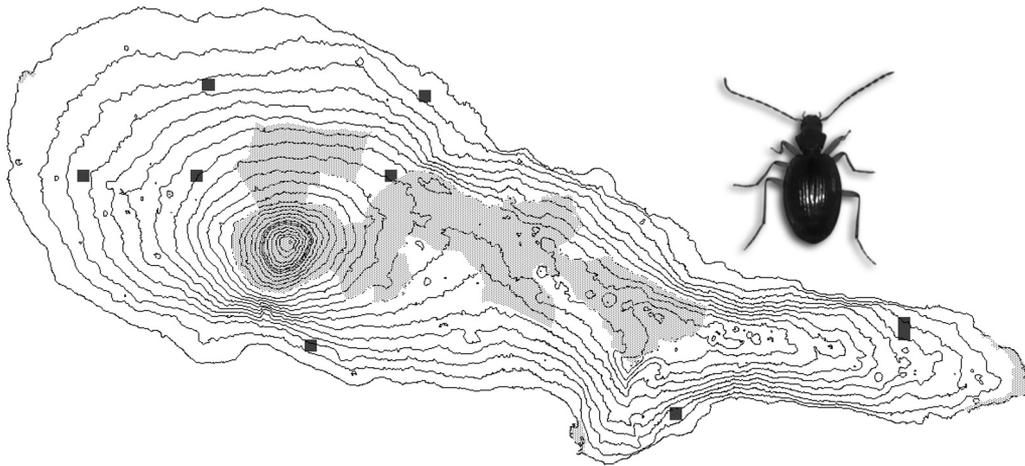


3. A UTILIZAÇÃO DO ATLANTIS – TIERRA 2.0 E DE FERRAMENTAS SIG PARA PREDIZER A DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E A ADEQUAÇÃO DO HABITAT DE ESPÉCIES ENDÉMICAS.

USING ATLANTIS – TIERRA 2.0 AND GIS ENVIRONMENTAL INFORMATION TO PREDICT THE SPATIAL DISTRIBUTION AND HABITAT SUITABILITY OF ENDEMIC SPECIES



CAPÍTULO 3

CHAPTER 3

A UTILIZAÇÃO DO ATLANTIS – TIERRA 2.0 E DE FERRAMENTAS SIG PARA PREDIZER A DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E A ADEQUAÇÃO DO HABITAT DE ESPÉCIES ENDÉMICAS.

USING ATLANTIS – TIERRA 2.0 AND GIS ENVIRONMENTAL INFORMATION TO PREDICT THE SPATIAL DISTRIBUTION AND HABITAT SUITABILITY OF ENDEMIC SPECIES

**Joaquín Hortal^{1,2*}, Paulo A. V. Borges^{1*}, Francisco Dinis¹, Alberto Jiménez-Valverde²,
Rosa M. Chefaoui², Jorge M. Lobo², Sandra Jarroca¹, Eduardo Brito de Azevedo¹,
Conceição Rodrigues¹, João Madruga¹, Jorge Pinheiro¹, Rosalina Gabriel¹, Francisco
Cota Rodrigues¹ & Ana R. Pereira¹**

¹Universidade dos Açores, Dep. de Ciências Agrárias – CITA-A, Terra-Chã, 9700-851 Angra do Heroísmo, Terceira, Açores, Portugal.

²Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, C/ José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid, Spain.

*e-mail: jhortal@mncn.csic.es (JH), pborges@mail.angra.uac.pt (PAVB)

Resumo: O conhecimento da distribuição de espécies raras requer muito esforço devido às dificuldades inerentes à detecção das suas populações. Neste capítulo, apresenta-se um exemplo de modelação da distribuição potencial de espécies endémicas de insectos, que constituem uma preocupação de conservação nos Açores. São analisados dados extraídos da base de dados ATLANTIS com o objectivo de desenvolver mapas preditivos da distribuição de quatro escaravelhos endémicos (Insecta, Coleoptera) na ilha Terceira: *Cedrurum azoricus azoricus* Borges & Serrano, 1993; *Trechus terceiranus* Machado, 1988; *Trechus terrabravensis* Borges, Serrano & Amorim, 2004; e *Alestrus dolosus* (Crotch, 1867). São usadas duas técnicas amplamente aplicadas nestas situações (BIOCLIM e BioMapper) de forma a desenvolver os mapas de distribuição, mas igualmente a obter a descrição do nicho ecológico de cada espécie. Todas as espécies, excepto *T. terceiranus*, apresentam grandes restrições de habitat. As outras três espécies parecem estar ambientalmente restringidas a duas áreas espaciais bem definidas, localizadas nas partes oeste (Serra de Santa Bárbara) e central (Terra Brava) da ilha Terceira. Contudo, enquanto *A. dolosus* estará potencialmente espalhado em ambas as áreas, de acordo com os seus requisitos de habitat, *C. azoricus azoricus* e *T. terrabravensis* parecem possuir adaptações ambientais muito mais restritivas. No entanto, como os dados sobre a distribuição conhecida destas espécies se revelaram escassos, a eficácia dos mapas de predição não é propriamente a ideal. Deste modo, é discutida de forma exaustiva a utilidade das técnicas utilizadas, num contexto de gestão da conservação. São igualmente discutidos os problemas surgidos durante o processo de modelação dos dados e como estes podem ser resolvidos. Finalmente são apresentadas sugestões para melhorar a informação a obter da base de dados ATLANTIS.

Abstract: Ranges of rare species require great efforts to be mapped due to the low detectability of their populations. In this chapter, we provide an example focusing on several endemic insect species of conservation concern in the Azores. We explore the use of data extracted from ATLANTIS database to develop predictive maps of the distribution of four endemic beetle species (Insecta, Coleoptera) in Terceira Island: *Cedrurum azoricus azoricus* Borges & Serrano, 1993; *Trechus terceiranus* Machado, 1988; *Trechus terrabravensis* Borges, Serrano & Amorim, 2004; and *Alestrus dolosus* (Crotch, 1867). We use two widely used methodologies (BIOCLIM and BioMapper) to develop such maps, as well as to provide a description of the niche of these species. All species except for *T. terceiranus* presented highly restricted habitat requirements. The other three species seem to be environmentally restricted to two spatially well-defined areas, placed in the west (Serra de Santa Bárbara) and the centre of the island (Terra Brava). However, while *A. dolosus* seems to be potentially widespread in these two areas according to its habitat requirements, *C. azoricus azoricus* and *T. terrabravensis* appear to have very restricted environmental adaptations. As data (recorded presences) for these species is scarce, the performance of the predictions was not ideal. Therefore, we discuss extensively the utility of such methodologies in the context of conservation management. We also discuss how the problems arose during this work can be overcome, and how ATLANTIS information could be improved.

1. Introduction

Nowadays, everybody agrees that the rate species become extinct is abnormally high. As a consequence, diversity of life is diminishing (Lawton & May 1995; Pimm *et al.* 1995, 1996; Chapin *et al.* 2000). This is one of the main environmental problems mankind has to face during the XXIth century (<http://www.biodiv.org>). Its solution depends on finding the answer to three consecutive questions: What is the true extent of the current crisis?; What are we doing wrong for the crisis to appear in the first place?; How can we diminish such critical effects? The first rational step is to obtain reliable knowledge of until unknown role of biodiversity and its functioning. Then we need to concentrate on how it can be preserved from human-induced impacts. Thus, scientists from many biological fields have changed or enlarged the focus of their investigations to create a new inter-disciplinary science called *Conservation Biology*, which tries to answer these three questions by providing a framework for the preservation of biodiversity.

Both life and human impacts occur in space. Therefore, conservation planning is in part a spatial exercise, where only biodiversity features that can be mapped are useful (Brooks *et al.* 2004a). Therefore, the role of biogeography (the biological field studying the geography of life; see Brown & Lomolino 1998) is of major importance to the development of Conservation Biology. Whittaker and collaborators (2005) have recently defined *Conservation Biogeography* as “*the application of biogeographical principles, theories, and analyses, being those concerned with the distributional dynamics of taxa individually and collectively, to problems concerning the conservation of biodiversity*”. However, current knowledge on biodiversity patterns and processes is yet insufficient to provide social actors and decision-makers with unquestionable models and scenarios to be used to decide conservation policies (see discussion in Whittaker *et al.* 2005). Conservation biology should thus provide a solid framework to conciliate current knowledge

1. Introdução

Presentemente, não existem dúvidas de que a taxa de extinção de espécies é anormalmente elevada, estando a diversidade biológica a diminuir (Lawton & May 1995; Pimm *et al.* 1995, 1996; Chapin *et al.* 2000), sendo esta diminuição um dos maiores problemas ambientais que a espécie humana tem de enfrentar durante o séc XXI (<http://www.biodiv.org>). A sua solução depende da resposta sucessiva a três questões: Qual a verdadeira extensão da crise actual?; Que estamos a fazer de modo errado que deu origem à crise existente?; Como podemos diminuir o impacto desses efeitos críticos? O primeiro passo racional para resolver o problema será obter um melhor conhecimento acerca do papel da biodiversidade e do seu funcionamento e também como pode ser defendida de impactos induzidos pelos seres humanos. Nesse sentido, cientistas de muitos campos da Biologia modificaram ou alargaram o foco das suas investigações para formar uma nova ciência interdisciplinar, a biologia da Conservação, que tenta responder às três questões apresentadas fornecendo uma estrutura para a planificação da preservação da biodiversidade.

O espaço é necessário à vida, e é no espaço que se observam os impactos que se exercem sobre os seres vivos. Consequentemente, a planificação da conservação é em parte um exercício espacial, onde apenas as características da biodiversidade que podem ser cartografadas são úteis (Brooks *et al.* 2004a). O papel da biogeografia (campo biológico que estuda a geografia dos seres vivos; ver Brown & Lomolino 1998) é essencial para o desenvolvimento da Biologia da Conservação. Whittaker e os seus colaboradores (2005) definiram recentemente Biogeografia da Conservação como “*a aplicação de princípios biogeográficos, teorias e análises respeitantes à dinâmica de distribuição de taxa, individuais ou colectivos, a problemas da conservação da biodiversidade*”. Contudo, o conhecimento dos padrões e processos da biodiversidade é ainda insuficiente para fornecer aos actores sociais e aos decisores, modelos e cenários seguros para a definição de políticas de conservação (ver discussão em Whittaker *et al.* 2005). A Biologia da Con-

servação deve fornecer uma estrutura sólida que consiga conciliar o conhecimento existente da biodiversidade, valioso mas parcial, com a necessidade urgente de um “esquema de valoração” onde o valor de conservação é usado como informação na geração de processos de decisão (ver Green *et al.* 2005 para um exemplo de esquema).

Apresenta-se seguidamente um exemplo de como o conhecimento, ainda que incompleto, da distribuição espacial de algumas espécies endêmicas dos Açores na Ilha Terceira, pode ser traduzido em respostas fiáveis acerca da sua ecologia e ocupação de solo, através dos dados de biodiversidade do programa ATLANTIS Tierra 2.0, da informação ambiental disponível em ambiente GIS e de algumas ferramentas estatísticas. Discutem-se ainda algumas fragilidades e melhorias potenciais deste conhecimento e como pode esta nova informação ser integrada na política de conservação.

2. Modelação preditiva para o planeamento da conservação

Conservação da biodiversidade e bases de dados

Para preservar as espécies na natureza devemos conservar os ecossistemas. Contudo, ao basear as nossas políticas de conservação apenas em tipos de ecossistemas podemos estar a desvalorizar as espécies como alvo prioritário da conservação (ver Lobo & Hortal 2003). Territórios pertencendo ao mesmo tipo de ecossistema ou tipo de uso do solo (definição em Pressey 2004) podem não incluir as mesmas espécies. Pode ser argumentado que espécies que desempenhem papéis semelhantes são redundantes, e assim, ao incluir um ou alguns exemplos de cada tipo de uso do solo (*i.e.* ecossistemas) numa rede de reservas é o suficiente para proteger toda a diversidade da vida. Contudo, a redundância é uma das vantagens fornecida pela biodiversidade à natureza. Estas espécies redundantes são um importante reservatório de adaptações, tornando-se mais ou menos abundantes nos territórios conforme as alterações das condições. Deste modo, a biodiversidade proporciona resiliência ao funcionamento dos ecossistemas (Yachi & Loreau 1999; Loreau *et*

on biodiversity, valuable but partial, with the urgent need of a ‘valorization scheme’ where conservation value acts as an input for decision making processes (see Green *et al.* 2005 for such an scheme).

We provide an example on how the partial knowledge about the spatial distribution of a few Azorean endemic species could be translated into reliable knowledge about their ecological and spatial responses in Terceira Island using ATLANTIS biodiversity database, GIS information and statistic tools. We also discuss current drawbacks and potential improvements to acquire such knowledge, and investigate how this new information can be integrated in conservation policies.

2. Predictive modelling for Conservation Planning

Biodiversity conservation and databases

To preserve species in nature we must conserve ecosystems. However, basing our conservation policies just on ecosystem types may underscore species as conservation targets (see Lobo & Hortal 2003). The land patches pertaining to the same kind of ecosystem or land type (see definition in Pressey 2004) may not host the same species checklists. It could be argued that species playing similar roles on similar land patches are redundant, so including just one or a few examples of each land type (*i.e.* ecosystem) in a reserve network is enough to protect all the diversity of life.

However, redundancy is one of the advantages provided by biodiversity to nature. These redundant species are an important reservoir of adaptations, becoming more or less abundant in land patches as conditions change. This way, biodiversity provides resiliency to ecosystem functioning (Yachi & Loreau 1999; Loreau *et al.* 2003). If our aim is to preserve biodiversity, species-based conservation programmes will capture much more of other kinds of diversity, not

only ecological ones, as well as the functions that biodiversity performs (Kitching 2000). Therefore, designing effective conservation policies requires a detailed knowledge of the spatial distribution of organisms (Miller 1994; Dennis & Williams 1995).

Using information of known *taxa* to define conservation priorities would at least guarantee their coverage as conservation targets in their own right (Brooks *et al.* 2004b).

Nowadays, computing tools and information-storage systems help in the design of protected-area networks that could be effective for all species within the territory considered. They facilitate i) the selection of biodiversity hotspots within national territories, and ii) the identification of sets of territorial units that would maximise the number and diversity of effectively protected species (see examples for mainland Portugal in Hortal *et al.* 2001, 2004 for the former, and in Araújo 1999, 2004 for the latter). Extensive and reliable biodiversity data will thus result in successful conservation programmes.

Data on the distribution of species provide the only information available to describe geographic patterns of biodiversity. In order to avoid the simplification of using the distribution of a reduced number of species to describe biodiversity, it is necessary to compile as much information about species distributions as possible.

This is one of the main aims of Project ATLÂNTICO (see Chapter 1). The more detailed the information is (both at spatial location and habitat description fields), the more useful it is for the monitoring and conservation of regional biodiversity (Austin 1998).

Species distribution ranges are dynamic and, due to population dynamics, they will be more likely to be reliable if maps based on spatial time series data longer than the species generation time are used to establish them (Fortin *et al.* 2005). Here, the role of the Natural History Museums and private collections and of former data stored in the scientific literature has become central, acting as a record of the past and present distribution of species, as well as of the temporal

al. 2003). Se o nosso objectivo é preservar a biodiversidade, programas de conservação baseados em espécies vão capturar muitos outros tipos de diversidade, não apenas ecológica, e ainda as funções que a biodiversidade desempenha (Kitching 2000). Assim, a concepção de políticas de conservação eficazes requer um conhecimento detalhado da distribuição dos organismos (Miller 1994; Dennis & Williams 1995). Usando a informação de *taxa* conhecidos para definir as prioridades da conservação permitiria pelo menos garantir a sua cobertura como alvos de conservação de direito próprio (Brooks *et al.* 2004b).

Presentemente, as ferramentas de computação e os sistemas de armazenamento de informação auxiliam na delimitação de redes de áreas protegidas que podem ser eficazes para todas as espécies dentro do território considerado. Facilitam i) a selecção de locais ricos em biodiversidade nos territórios nacionais, e ii) a identificação de conjuntos de unidades territoriais que maximizariam o número e a diversidade de espécies efectivamente protegidas (ver exemplos para Portugal continental em Hortal *et al.* 2001, 2004 para o primeiro caso e em Araújo 1999, 2004 para o segundo). Dados de biodiversidade detalhados e precisos resultarão em programas de conservação com sucesso.

Os dados de distribuição das espécies fornecem a única informação disponível para a descrição de padrões de biodiversidade geográficos. Para evitar a simplificação de usar um número reduzido de espécies na descrição da biodiversidade, é necessário compilar tanta informação quanta possível acerca das várias distribuições espaciais. Este é um dos principais objectivos do Projecto ATLÂNTICO (ver Capítulo 1). É certo que quanto mais detalhada for a informação (tanto no campo da localização espacial como no da descrição do habitat) maior a sua utilidade para a monitorização e conservação da biodiversidade regional (Austin 1998). Os limites geográficos da distribuição das espécies são dinâmicos, e devido à própria dinâmica das populações, os mapas de distribuição serão tanto mais precisos quanto mais longas as séries temporais que estão na sua base; estas séries devem ser superiores ao tempo necessário para o estabelecimento de uma gera-

ção (Fortin *et al.* 2005). Deste modo, o papel dos Museus de História Natural, das colecções privadas e de informação antiga registada na literatura científica é de primordial importância, funcionando como um registo das distribuições passadas e presentes, assim como das alterações nos padrões de biodiversidade (ver Suarez & Tsutsui 2004; Graham *et al.* 2004). Muitas iniciativas dedicam-se presentemente a recolher extensos dados de distribuição para os vários tipos de organismos (ver Edwards *et al.* 2000). Estes Atlas e bases de dados biológicos melhoraram o conhecimento da biodiversidade (Graham *et al.* 2004). Estas compilações exaustivas facultam uma vasta quantidade de informação acerca de um número crescente de espécies e *taxa* superiores. De entre estas iniciativas destaca-se o GBIF (Global Biodiversity Information Facility, ver <http://www.gbif.org>). De algum modo semelhante ao projecto “Genoma Humano”, esta iniciativa ambiciona fornecer acesso livre a dados de biodiversidade, via Internet.

Os arquipélagos da Macaronésia estão actualmente a desenvolver o seu próprio sistema de informação de biodiversidade. Nas Ilhas Canárias, a criação de uma base de dados sobre a biodiversidade terrestre iniciou-se em 1998 (Projecto BIOTA) e culminou na publicação de uma lista alargada da fauna e flora das Canárias (ver Izquierdo *et al.* 2001; Zurita & Arechavaleta 2003). O governo das Ilhas Canárias criou um programa de computador (Atlantis Tierra 2.0) para compilar e analisar as distribuições espaciais dos biota terrestres. Este programa foi escrito em Visual Basic; utiliza a linguagem SQL para desenvolver inquéritos e apresenta uma interface com todos os programas SIG. Nos arquipélagos dos Açores e Madeira, a implementação de bases de dados de biodiversidade, utilizando o mesmo programa Atlantis Tierra 2.0, iniciou-se em 2004. A ideia é coligir toda a informação publicada e não publicada acerca da distribuição das espécies (por exemplo, colecções entomológicas, herbários, registos privados não publicados), referenciados geograficamente a uma escala 500x500 m (e também a outra de resolução inferior, 5000x5000 m). Uma vez que tal informação esteja introduzida na base de dados, pode ser utilizada

changes in biodiversity patterns (see Suarez & Tsutsui 2004; Graham *et al.* 2004). Many initiatives are now gathering distributional data of organisms extensively (see Edwards *et al.* 2000). These atlases and biological databases have improved biodiversity assessment (Graham *et al.* 2004).

The exhaustive compilations they provide offer a vast amount of information about an increasing number of species and higher *taxa*. From among them the GBIF (Global Biodiversity Information Facility; see <http://www.gbif.org>) outstands. Similar to the ‘Human Genome Project’, this global initiative aims to provide free access to biodiversity data via the Internet.

Macaronesian archipelagos are now developing their own biodiversity information system. In the Canary Islands, the creation of a database on terrestrial biodiversity started in 1998 (Project BIOTA) and culminated in the publication of a comprehensive list of the Canarian fauna and flora (see Izquierdo *et al.* 2001; Zurita & Arechavaleta 2003).

The Government of the Canary Islands created a Software program (Atlantis Tierra 2.0) to compile and analyse the spatial distribution of terrestrial biota. This software was written in Visual Basic, using a common database environment; it uses the SQL language to develop interrogation queries and has an easy interface with all GIS software. In the Azorean and Madeiran archipelagos the implementation of the biodiversity database, using the Software Atlantis Tierra 2.0, started in 2004.

The idea is to collect all published and unpublished information on species distribution (*e.g.* entomological collections, herbaria, private unpublished records), geographically referred to a 500x500 m scale (as well as at a lower resolution; 5000x5000 m).

Once such information is introduced in the data-base, use it to perform analyses to be applied in Conservation Management at local and regional scales. Data on crude species distribution will be also available in the Internet.

The problem of biodiversity data coverage: the Wallacean shortfall

The experience of working in data-poor areas leads to the conclusion that such information is not enough to represent biodiversity patterns (Higgins *et al.* 2004; see, *e.g.* Lobo & Martín-Piera 2002; Martín-Piera & Lobo 2003).

After an exhaustive compilation, the data available in most databases shows a biased picture, with a number of spatial and taxonomic gaps. Two main shortfalls are associated with the use of biological data for conservation biogeography (see Whittaker *et al.* 2005):

- i) Current knowledge about overall biodiversity in the world is scarce and taxonomically and geographically biased (the Linnean shortfall; Brown & Lomolino 1998).
- ii) Adequate distributional data for many of the known species and higher *taxa* is also lacking (the Wallacean shortfall; Lomolino 2004), a gap that also suffers from taxonomic and geographic biases.

These two drawbacks lead to a conservation paradox: many of the most endangered species are also poorly known. Ranges of rare species require great efforts to be mapped due to the low detectability of populations, thus being disproportionately underestimated because any single presence data contributes a great proportion to delimitate it (Gaston 1994) and, in turn, to define the environmental niche. Here, conservation biogeography is impelled to go a step further to obtain a reliable picture of biodiversity.

Although the use of this information is associated with a number of problems (see, *e.g.* Dennis *et al.* 1999; Dennis & Thomas 2000; Dennis & Shreeve 2003; Gu & Swihart 2004; Molnar *et al.* 2004; Higgins *et al.* 2004; Cowling *et al.* 2004; Pressey 2004), this is the only basis available to describe the spatial distribution of species (Brooks *et al.* 2004b) from a pragmatic point of view. Irrespectively of the development of new sampling design methodologies (see, *e.g.* Hortal & Lobo 2005; Jiménez-Valverde & Lobo 2004), it

para realizar análises úteis na Gestão da Conservação a escalas locais e regionais. Os dados de distribuição não tratados ficarão igualmente disponíveis na Internet.

O problema da cobertura de dados de biodiversidade: O impedimento de Wallace

A experiência do trabalho em áreas para onde existem poucos dados de distribuição mostra que essa informação não é suficiente para representar os padrões de biodiversidade (Higgins *et al.* 2004; ver igualmente Lobo & Martín-Piera 2002; Martín-Piera & Lobo 2003). Após uma compilação exaustiva, os dados disponíveis na maioria das bases de dados mostram um cenário distorcido, com um certo número de imprecisões espaciais e taxonómicas. Existem dois problemas principais associados ao uso de dados biológicos para a conservação biogeográfica (ver Whittaker *et al.* 2005):

- i) O conhecimento presente acerca da biodiversidade geral do mundo é escasso e com distorções taxonómicas e geográficas (Impedimento Lineano; Brown & Lomolino 1998).
- ii) Faltam igualmente dados de distribuição adequados para muitas das espécies e *taxa* superiores (Impedimento de Wallace; Lomolino 2004), uma dificuldade que também inclui distorções taxonómicas e geográficas.

Estes dois problemas levam a um paradoxo de conservação: muitas das espécies mais ameaçadas encontram-se também entre as menos conhecidas. Os limites de distribuição das espécies raras necessitam de grande esforço para ser cartografadas devido à baixa detectabilidade das populações, ficando assim desproporcionalmente sub-estimadas uma vez que um único valor de presença contribui em grande proporção para a delimitar (Gaston 1994) e, por sua vez, para definir o seu nicho ambiental. Nestas circunstâncias, a conservação biogeográfica é impelida a dar novos passos para obter um cenário mais correcto da biodiversidade.

De um ponto de vista pragmático, embora a utilização desta informação esteja associada a numerosos problemas (*e.g.* Dennis *et al.* 1999; Dennis & Thomas 2000; Dennis & Shreeve 2003; Gu & Swihart 2004; Molnar *et al.* 2004; Higgins

et al. 2004; Cowling *et al.* 2004; Pressey 2004), esta é a única base disponível para descrever a distribuição espacial das espécies (Brooks *et al.* 2004b). Independentemente do desenvolvimento de novas metodologias de amostragem (*e.g.* Hortal & Lobo 2005; Jiménez-Valverde & Lobo 2004), está longe de ser realista pensar em obter uma boa cobertura de biodiversidade através de inventários exaustivos. Assim, muitos autores propuseram como alternativa a modelação da distribuição espacial e geográfica das espécies (Scott 1998; Lobo 2000). Esta aproximação pode ser muito interessante sobretudo para a maioria das espécies raras, ou em perigo ou com distribuição restrita, para as quais dados de confiança de distribuição são escassos e/ou ausentes. Neste capítulo, apresentamos um exemplo usando várias espécies endémicas de insectos que constituem uma preocupação de conservação na Ilha Terceira. Apesar de serem utilizadas várias técnicas de modelação, são igualmente identificados alguns problemas inerentes a este tipo de aproximação (ver a seguir).

Ferramentas SIG e modelação preditiva

Desde o início dos anos 90, o desenvolvimento de computadores pessoais e programas especializados melhorou a análise de dados ambientais e biológicos (Johnston 1999). Bases de dados tradicionais, amplamente utilizadas para acumular informação biológica, podem ser facilmente associadas a Sistemas de Informação Geográfica (SIG) utilizando a sua componente espacial (*e.g.* a localização espacial de um determinado local de amostragem, de um fragmento de floresta natural ou o local onde um milhafre dos Açores [*Buteo buteo rothschildi*] foi avistado). As actuais ferramentas SIG permitem gerir espacialmente bases de dados explícitas (onde a informação registada fica geograficamente localizada) e analisar os dados armazenados. Além disso, há ainda uma grande quantidade de informação ambiental desenvolvida e acumulada em ambientes SIG. O actual desenvolvimento de programas estatísticos e geoestatísticos (estatística geográfica) permite analisar e modelar esta informação. Finalmente, mas não menos importante, os desenvolvimentos na teoria ecológica e biogeográfica foram

is far from realistic to obtain a good biodiversity coverage through exhaustive inventories. As a consequence, many authors have proposed to model the spatial distribution and geographic responses on the species as an alternative (Scott 1998; Lobo 2000). This approach could be quite interesting for most rare, restricted and endangered species, for which reliable data is scarce and/or lacking.

In this chapter, we provide an example focusing on several endemic insect species of conservation concern in Terceira Island. Although modelling techniques are used, several problems concerning the application of such an approach are also identified (see below).

GIS tools and predictive modelling

Since the early 1990s, the development of Personal Computers and specialized software has improved the analysis of biological and environmental data (Johnston 1999). Traditional databases are extensively used to store biological information.

These data can be easily linked to a Geographic Information System (GIS) using its spatial component (*e.g.* the spatial location of the site where an Azorean buzzard individual [*Buteo buteo rothschildi*] was sighted, a laurisilva forest remnant exists, or a given survey took place). Current GIS tools allow to manage spatially explicit databases (where the recorded information is geographically located), and to analyze the stored data. In addition, there is a high amount of environmental information developed and stored in GIS environments.

Current development of statistic packages and geostatistics (geographic statistics) allow analyzing and modelling such information. Finally, developments of ecological and biogeographic theories have been translated into different methodologies, which are able to predict the distribution ranges and habitat suitability of species (see reviews at Guisan & Zimmermann 2000; Scott *et al.* 2002; Ferrier *et al.* 2002).

Most of these methodologies are based on modelling the responses of the species to

environmental conditions (i.e. modelling the environmental niche). According to Austin *et al.* (1990) the relationship of environmental gradients (temperature, precipitation, humidity, etc.) and the adequacy for the survival of the populations of a species follows a hump-shaped curve.

If such relationship with the environmental gradient (or gradients) is modelled using statistical tools (e.g. multiple regression), we obtain a model of the potential response of the species to such gradient(s) (see as example Fig. 1). This response can be modelled using presence and absence points (respectively, sites where the species has been recorded and others where it has been proven that it is not present).

The obtained models can serve as functions that compare environmental conditions with their suitability for the establishment of the species. These functions can be mapped using GIS tools and environmental information. The assembled map shows the potential distribution of the studied species, i.e. where the species might live and/or establish populations.

Such predictive models can easily be made from data for the presence and the absence of the species (see examples at Osborne & Tigar 1992; Brito *et al.* 1999). However, before using such information, it is necessary to previously distinguish true absences from a mere lack of information (see Gu & Swihart 2004 or discussion at Thuiller *et al.* 2004 and Araújo *et al.* 2005).

Presence data usually correspond to the true presence of the species, at least at the time they were recorded; only incorrect taxonomic identifications produce erroneous presences in data. In contrast to that, absences (interpreted as the lack of records of a species at a given site) could be the result of two factors: either the species is not present or, although it is present, it has not been recorded due to a lack of sampling effort or their cryptic nature.

From this, one can deduce that false absences are much more common than false presences. Therefore, we need to remove these inaccurate data from distributional maps (Palmer *et al.* 2003) and, specially, to be sure about the reliability of

traduzidos em diferentes metodologias capazes de prever os limites de distribuição e a adequação do habitat para as espécies (ver revisões em Guisan & Zimmermann 2000; Scott *et al.* 2002; Ferrier *et al.* 2002).

A maioria destas metodologias é baseada em modelos de resposta de espécies a condições ambientais, quer dizer ao seu nicho ambiental. De acordo com Austin *et al.* (1990), a relação entre gradientes ambientais (temperatura, precipitação, humidade, etc.) e a adequação para a sobrevivência das populações de uma espécie segue uma curva normal. Se tal relação com o gradiente ambiental (ou gradientes) é modelado utilizando ferramentas estatísticas (e.g. regressão múltipla), obtém-se um modelo de resposta potencial da espécie a tal(ais) gradiente(s) (ver exemplo na Fig. 1). Esta resposta pode ser modelada utilizando pontos de presença e de ausência (respectivamente, locais onde as espécies foram registadas e onde foi evidenciada a sua ausência). Os modelos obtidos constituem assim funções, que relacionam condições ambientais com a possibilidade de estabelecimento de espécies. Estas funções podem ser cartografadas utilizando ferramentas SIG e informação ambiental. Os mapas obtidos mostram a distribuição potencial das espécies estudadas, quer dizer, o local onde as espécies poderão viver e/ou estabelecer populações.

Os modelos preditivos podem ser criados facilmente, a partir de dados de presença e ausência da espécie (ver exemplos em Osborne & Tigar 1992; Brito *et al.* 1999). Contudo, antes de utilizar esta informação, é necessário separar previamente as verdadeiras ausências da mera falta de informação (ver Gu & Swihart 2004 ou a discussão em Thuiller *et al.* 2004 e Araújo *et al.* 2005). Os dados de presença correspondem à verdadeira presença da espécie, pelo menos à data do registo, e apenas identificações taxonómicas erróneas produzirão erros nos dados. Pelo contrário, a ausência de registos de uma espécie num dado local pode ser atribuída à verdadeira ausência da espécie, ou à ausência de registo, quer por falta de um esforço de amostragem eficaz, quer pelo seu carácter críptico. Como as falsas ausências são muito mais comuns que as falsas presenças, torna-se necessário filtrar este ruído dos dados

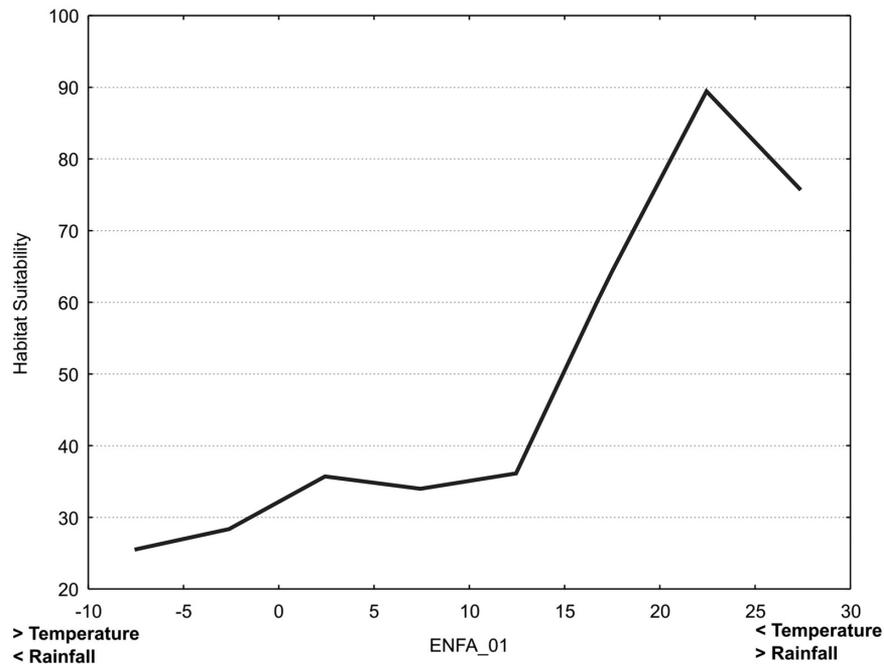


Figura 1. Adequação de Habitat para *Trechus terrabravensis* Borges, Serrano & Amorim, 2004 (Insecta, Coleoptera, Carabidae) ao longo do gradiente ambiental principal na Ilha Terceira (ENFA_01; valores negativos correspondem a áreas mais quentes, com menor precipitação e humidades relativas mais baixas; ver uma descrição abaixo e na Fig. 4). As condições ambientais alteram-se desde as temperaturas mais elevadas e precipitações mais baixas, à esquerda, para precipitações mais altas e temperaturas mais baixas, à direita. A Adequação de Habitat representa a adequabilidade (de zero a 100) das condições ambientais para a sobrevivência da espécie através do gradiente. O óptimo da espécie é encontrado na parte mais húmida do gradiente.

Figure 1. Habitat Suitability for *Trechus terrabravensis* Borges, Serrano & Amorim, 2004 (Insecta, Coleoptera, Carabidae) along the main environmental gradient in Terceira Island (ENFA_01; negative values are warmer areas with less precipitation and relative humidity, and positive values are relatively colder areas with extreme precipitation and humidity; see description below, and Fig. 4). Environmental conditions change from higher temperatures and lower precipitation on the left, to higher precipitation and lower temperatures on the right. Habitat Suitability represents the adequacy (from 0 to 100) of environmental conditions for the survival of the species throughout the gradient. Species optimum is found in the humid part of the gradient.

dos mapas de distribuição (Palmer *et al.* 2003) e, especialmente, assegurar-se de que são utilizadas as verdadeiras ausências (Anderson 2003). Contudo, mesmo quando não se consegue fazer esta distinção, é possível estimar a distribuição potencial de uma espécie, partindo apenas da informação acerca das presenças, utilizando diversas ferramentas disponíveis (ver por exemplo <http://www.unil.ch/biomapper/>, <http://www.cifor.cgiar.org/domain/>, <http://www.floramap-ciat.org/> ou <http://tsadev.speciesanalyst.net/>). Estas técnicas tentam determinar os intervalos das variáveis ambientais onde a espécie pode existir, tomando em consideração a amplitude das variáveis ambientais dos locais onde a espécie está presente (modelação baseada no nicho). Embora fornecendo

absences (Anderson 2003). However, when we are not able to make such an assessment, it is possible to use various other ways to estimate potential distributions solely relying on information about presences (see <http://www.unil.ch/biomapper/>, <http://www.cifor.cgiar.org/domain/>, <http://www.floramap-ciat.org/> or <http://tsadev.speciesanalyst.net/>).

These techniques try to determine the intervals of the environmental variables where a species is present, taking into account the range of environmental variables in which the species was present (niche based modelling). Although this technique provides a useful alternative in those cases when data on absences is not reliable, the subsequent

results have to be handled with caution (Brotons *et al.* 2004) because of the lack of zero points which would restrict the predictions according to the environmental limitations of the species (Zaniewski *et al.* 2002; Engler *et al.* 2004). Therefore, a greater number of presence points is needed in order to produce accurate models (Stockwell & Peterson 2002).

It is important to take into account that environmental variations are not the only factor shaping species distribution ranges, leading presence-only predictive techniques to overestimate range sizes. Other effects apart from the environmental responses of the species produce spatial modifications in their potential distributions, excluding them from areas where they could establish populations (Brown *et al.* 1996; Gaston 2003).

These effects can be corrected using information on the species absences (that is, including both 1 and 0 data), but not using just information on the presences. Three main sources of such spatial exclusions can easily be summed up (see Flather *et al.* 1997):

- At long and moderate time scales, historical contingent events shape the distributions of species (Ricklefs & Schluther 1993; Ricklefs 2004). A given *taxon* inhabits an area if suitable environmental conditions are present, but also if it was able to reach such area, and has not become extinct. This is specially important for islands, as their isolation excludes many species that are unable to reach them. Many other factors have shaped current species distributions through the past thousands of years, such as the effect of glaciations (*e.g.* Graham & Grimm 1990; Coope 1994; Dennis *et al.* 1995; Hewitt 1999; Hawkins & Porter 2003) and volcanic activity (particularly in oceanic islands). More recently, human-induced effects have joined this category, with an effect on the extinction of species due to the impact of human activities, and due the introduction of new species in far-away regions. These factors are clearly traceable with regard to the

uma possibilidade interessante, sempre que os dados de ausência não são de confiança, os resultados destas modelações devem ser interpretados com precaução (Brotons *et al.* 2004) devido à ausência dos pontos nulos que obviamente restringiriam as predições (Zaniewski *et al.* 2002; Engler *et al.* 2004) e, assim, um maior número de pontos de presença é necessário para produzir modelos fiáveis (Stockwell & Peterson 2002).

É importante considerar que as variações ambientais não são o único factor a moldar os limites de distribuição das espécies. De facto, as técnicas de predição de distribuição baseadas unicamente na presença das espécies tendem a sobrestimar a amplitude das distribuições. Outros efeitos produzem modificações espaciais nas distribuições potenciais das espécies, excluindo-as de áreas onde de acordo com as variáveis ambientais se poderiam estabelecer populações (Brown *et al.* 1996; Gaston 2003). Estes efeitos podem ser prontamente corrigidos se se utilizar também informação acerca da ausência das espécies (isto é, incluindo tanto dados 1 como 0), mas não usando apenas informação das presenças. Três principais fontes de exclusão espacial podem ser facilmente enunciadas (ver Flather *et al.* 1997):

- Em escalas temporais longas ou moderadamente longas, efeitos históricos moldam a distribuição das espécies (Ricklefs & Schluther 1993; Ricklefs 2004). Um dado *taxon* habita uma área, se há condições ambientais adequadas, mas também se foi capaz de alcançar essa área e não se extinguiu. Isto é especialmente importante em ilhas, uma vez que o seu isolamento exclui muitas espécies que são incapazes de as alcançar. Muitos outros factores modelaram as actuais distribuições de espécies durante os últimos milhares de anos, tal como o efeito das glaciações (ver por exemplo, Graham & Grimm 1990; Coope 1994; Dennis *et al.* 1995; Hewitt 1999; Hawkins & Porter 2003) e da actividade vulcânica (particularmente em ilhas oceânicas). Mais recentemente, efeitos induzidos pelo homem têm-se juntado a esta categoria, resultando na extinção das espécies devido ao impacto das actividades humanas e devido à introdução de novas espécies em regiões remotas. Estes facto-

res são claramente perceptíveis em relação à fauna dos Açores, como pode ser deduzido pelo estudo das espécies de artrópodes invasoras (ver Borges *et al.* 2005a) ou pela lista de mamíferos terrestres dos Açores (ver Apêndice 3). Originalmente teriam existido apenas duas espécies (morcegos), enquanto muitas outras espécies continentais (*e.g.* ratos, doninhas, etc.) aí se poderiam ter estabelecido.

- Os processos metapopulacionais podem excluir uma dada espécie de um conjunto de áreas, num determinado período de tempo (*e.g.* Hanski 1999; Roslin & Koivunen 2001 ou Debinski *et al.* 2001). Dependendo da dinâmica das metapopulações, nem todas as áreas com o mesmo uso do solo são ocupadas simultaneamente por indivíduos de uma dada espécie, mesmo se essa espécie está espalhada por uma determinada região, e aí encontra condições adequadas para a sua existência.
- A exclusão competitiva entre duas ou mais espécies pode também desempenhar um papel ao excluir uma delas de várias áreas (*e.g.* Brown 1984; Hanski & Cambefort 1991; Levine & D'Antonio 1999; Anderson *et al.* 2002; ou Finn & Gittings 2003). Tal como foi referido, uma espécie está presente num dado local se foi capaz de aí estabelecer populações. Supondo que as espécies A e B exploram o mesmo recurso num dado local (por exemplo na alimentação ou na nidificação), mas a espécie A tem já populações bem estabelecidas quando chegam os vagabundos (indivíduos migradores) da espécie B, estes seriam incapazes de se alimentar ou nidificar de modo adequado devido à forte competição com os indivíduos da espécie A.

Uma vez que os efeitos acima referidos podem excluir uma dada espécie de áreas com condições teoricamente adequadas para o seu estabelecimento, ao desenvolver mapas de distribuição potencial devem ter-se em consideração os aspectos a seguir enumerados:

Em primeiro lugar, a dimensão dos cenários de modelação preditiva deve ser preparada de acordo com os limites da distribuição da espécie, ou de uma região habitada pela espécie. Ao utilizar

original Azorean fauna, which did not include any terrestrial mammals (except bats), while many continental species could have been able to establish themselves (as can be deduced by studying arthropod invasive species; see Borges *et al.* 2005a).

- Metapopulational processes can exclude a given species from a number of land patches in a determined period of time (*e.g.* Hanski 1999; Roslin & Koivunen 2001 or Debinski *et al.* 2001). Depending on metapopulation dynamics, not all patches from a given land type are occupied at the same time by a given species, even if such species spread all over the region, and find suitable conditions in all patches of such land type.
- Competitive exclusion among two or more species may also play a role excluding one of them from several areas (*e.g.* Brown 1984; Hanski & Cambefort 1991; Levine & D'Antonio 1999; Anderson *et al.* 2002; or Finn & Gittings 2003). As commented before, a species is present at a given site if it has been able to establish populations there. Imagine that species A and B exploit the same resource (*e.g.*, for feeding or nesting). If species A has well established populations in a given site, when vagrants (migratory individuals) of species B arrive, those would be unable to feed or nest properly, due to the strong competition with individuals of species A.

As these three effects can exclude a given species from areas with suitable conditions, a number of considerations should be taken into account when developing actual distribution maps of such potential distribution maps:

First of all, the extent of predictive modelling scenarios should be set according to the limits of the species distribution, or a region inhabited by the species.

If we use predictive models outside the area where the species has been found, we are extrapolating rather than interpolating, so it is necessary to be very careful about the results obtained from these models (see Fielding &

Haworth 1995). Areas with high suitability, but far from presence points, should be carefully examined. As already shown with regard to the determination of true absence data for modelling, we need to determine if the lack of observations in such suitable areas is an effect of under-sampling, or if the species is effectively absent from such places.

Secondly, if information is available about species traits or historical events that could have caused the exclusion of the species (e.g., the presence of a competitor or food source for the former, or the area burnt in a known fire or covered by ice during the last glacial maximum for the latter), it should be included as a predictor in the modelling process.

Finally, yet another alternative should be considered. While including historical, metapopulation or competition processes in species distribution modelling is a difficult task, it can be assumed that their effects usually produce a spatial pattern, which differs from the pure environmental response of the species. As we are modelling spatial patterns of occurrence or habitat suitability, incorporating the spatial modifications in to the species environmental response could be used to overcome the lack of predictors accounting for such effects.

Here, including latitude and longitude as predictor variables can lead to good results (Legendre 1993; Legendre & Legendre 1998; see also Lobo & Martín-Piera 2002; Lobo *et al.* 2001, 2002; Hortal *et al.* 2001, 2004; and Hortal & Lobo 2001, 2002 for several applications).

Recent techniques use space-modified regressions to such inclusion of purely geographic patterns (spatial autoregressive models; see Lichstein *et al.* 2002; Dark 2004 or Tognelli & Kelt 2004).

Other authors have explored the idea of using spatial contagion as a predictor, *i.e.* the probability of finding populations from a given species decreases as distance to known populations of such species increases (see Araújo & Williams 2000; Segurado & Araújo 2004). The aim of all these techniques is to use the spatial structure of data

modelos preditivos fora da área onde a espécie foi encontrada, está-se a extrapolar em vez de interpolar, e é necessário ser especialmente cuidadoso acerca da interpretação dos resultados obtidos (ver Fielding & Haworth 1995). Áreas com elevada adequabilidade, mas distantes dos pontos de presença conhecidos, devem ser cuidadosamente examinados. Tal como foi mostrado em relação à determinação de verdadeiras ausências para modelação, é necessário determinar se a falta de observações em tais áreas adequadas é um efeito de sub-amostragem ou se a espécie está efectivamente ausente desses locais.

Em segundo lugar, a informação disponível acerca das características da espécie (por exemplo, competidores, alimentos) e de constrangimentos históricos (por exemplo, incêndios, glaciações) que poderiam ter levado à sua exclusão da área em estudo deve ser incluída como preditor no processo de modelação.

Finalmente, apesar da inclusão de processos históricos, de competição ou de dinâmica metapopulacional, na modelação espacial da ocorrência ou adequação do habitat, ser uma tarefa difícil, pode ser assumido que os seus efeitos produzem geralmente um padrão espacial, que difere da pura resposta ambiental da espécie e que a incorporação de modificações espaciais na resposta ambiental das espécies pode ser utilizada para ultrapassar a ausência de preditores que explicam esses efeitos. Neste caso, a inclusão de dados de latitude e longitude como variáveis preditivas pode conduzir a bons resultados (Legendre 1993; Legendre & Legendre 1998; ver também Lobo & Martín-Piera 2002; Lobo *et al.* 2001, 2002; Hortal *et al.* 2001, 2004; e Hortal & Lobo 2001, 2002 para várias aplicações). As técnicas mais recentes utilizam “regressões constrangidas por padrões espaciais” para as inclusões de padrões puramente geográficos (modelos espaciais autorregressores; ver Lichstein *et al.* 2002; Dark 2004; or Tognelli & Kelt 2004). Outros autores exploraram a ideia da utilização de contágio espacial como um preditor, *i.e.* a probabilidade de encontrar populações de uma dada espécie diminui com o aumento da distância às populações conhecidas da espécie (ver Araújo &

Williams 2000; Segurado & Araújo 2004). O objectivo de todas as técnicas referidas é utilizar a estrutura espacial dos dados como um preditor, de modo a ajudar a explicar os padrões espaciais não explicados pelos preditores convencionais.

Resumindo, existe presentemente uma variedade de métodos que permitem prever os limites de distribuição das espécies. Contudo, estes métodos também apresentam limitações e problemas vários, que é importante considerar: i) antes da predição (com a caracterização do nível de confiança e incluindo a totalidade dos dados de distribuição); ii) durante o processo de modelação (com a selecção correcta dos procedimentos preditivos, adequados aos dados disponíveis); e iii) após a predição (utilizando mapas preditivos no seu contexto, e considerando as suas limitações). Estas técnicas são poderosas, mas não produzem descrições perfeitas da realidade. Todavia a sua aplicação cuidadosa é a melhor maneira de as tornar ferramentas úteis no estudo da biodiversidade e na política de conservação.

3. Um exemplo prático

Apresenta-se seguidamente um exemplo de modelação de distribuição potencial para quatro espécies de escaravelhos endémicos (Insecta, Coleoptera) na Ilha Terceira. Modelam-se as distribuições destas espécies na Ilha Terceira, utilizando dois procedimentos de modelação de modo a encontrar estimativas conservadoras das áreas potencialmente adequadas para receber as suas populações. Comentam-se seguidamente os ganhos obtidos com estas predições, bem como a sua robustez e limitações.

Estas espécies endémicas pertencem às famílias Carabidae (*Cedrurum azoricus azoricus* Borges & Serrano, 1993; *Trechus terceiranus* Machado, 1988 e *Trechus terrabravensis* Borges, Serrano & Amorim, 2004) e Elateridae (*Alestrus dolosus* (Crotch, 1867)) (Fig. 2). Os três escaravelhos (Carabidae) são todos endémicos da ilha Terceira, enquanto o elaterídeo é endémico do arquipélago dos Açores. Um dos escaravelhos, *T. terceiranus* (Fig. 2c), é uma espécie troglóbia, o que significa que está adaptado à vida subterrânea e só pode ser encontrado dentro de tubos de lava, algares vulcâ-

as a predictor in order to account for spatial patterns not explained by conventional predictors.

As we have seen, nowadays there exists a variety of methods which allow predicting species distribution ranges. However, these methods also present important limitations and drawbacks, which is important to take into account i) before the prediction (with an assessment of the reliability and completeness of distributional data), ii) during the modelling process (with a correct selection of the predictive procedure, suited to the data available), and iii) after the prediction (using the predictive maps in their right context, taking into account their limitations).

Such techniques are powerful, but do not produce perfect descriptions of reality. Applying them with caution is the best way to make them useful for the study of biodiversity and conservation policy-making.

3. A practical example

Here we give an example of predictive modelling for four endemic ground-beetles (Insecta, Coleoptera) species in Terceira Island. We model the distributions of these species in Terceira Island, using two modelling procedures to provide both conservative and relaxed estimates of the areas potentially suitable to host their populations. We then comment on the gains obtained with such predictions, as well as on their reliability and limitations.

These endemic species belong to the families Carabidae (*Cedrurum azoricus azoricus* Borges & Serrano, 1993; *Trechus terceiranus* Machado, 1988 and *Trechus terrabravensis* Borges, Serrano & Amorim, 2004) and Elateridae (*Alestrus dolosus* (Crotch, 1867)) (Fig. 2).

The three ground-beetles (Carabidae) are all endemic to Terceira, while the elaterid is an Azorean endemic species. One of the species *T. terceiranus* (Fig. 2c) is a troglonian species, which means that it is adapted to the subterranean life and only found inside lava-tubes, volcanic pits or in the MSS ("Mesovoid Shallow



Figura 2. Fotos das quatro espécies de escaravelhos: a) *Alestrus dolosus* (Crotch, 1867); b) *Cedrorum azoricus azoricus* Borges & Serrano, 1993; c) *Trechus terceiranus* Machado, 1988; e d) *Trechus terrabravensis* Borges, Serrano & Amorim, 2004.

Figure 2. The pictures of the four beetle species: a) *Alestrus dolosus* (Crotch, 1867); b) *Cedrorum azoricus azoricus* Borges & Serrano, 1993; c) *Trechus terceiranus* Machado, 1988; and d) *Trechus terrabravensis* Borges, Serrano & Amorim, 2004.

Substratum”) (Borges & Oromí 2005). Therefore, recent lava terrain with small crevices is generally suitable for this species. *C. azoricus azoricus* (Fig. 2b) and *T. terrabravensis* (Fig. 2d) are species adapted to live in the hyper-humid soil of the Laurisilva. The elaterid *A. dolosus* (Fig. 2a) is commonly found under the bark of the endemic tree *Juniperus brevifolia* and also in dead branches of other trees.

Raw information was obtained from literature and completed by the recent work of BALA group (“Biodiversity of Arthropods from the Laurisilva of the Azores”; Borges *et al.* 2004, 2005b), and is stored in the current version of the Azorean ATLANTIS database (February 2005). In this database the presence of a species is recorded at a 500x500 meter grid system, each time has been captured or observed.

The spatial locations where species were previously recorded (*i.e.* their observed distribution) are shown in Figure 3. Note that the number of presence points is quite low for all four species, namely 12 for *A. dolosus*, 10 for *T. terceiranus*, and just 5 for *C. azoricus azoricus* and 6 for *T. terrabravensis*.

nicos ou no meio subterrâneo superficial (MSS, “Mesovoid Shallow Substratum”) (Borges & Oromí 2005). Terrenos lávicos recentes, com pequenas crateras, são geralmente adequados para esta espécie. As espécies *C. azoricus azoricus* (Fig. 2b) e *T. terrabravensis* (Fig. 2d) estão adaptadas a viver no solo hiper-húmido da Laurisilva. O elaterídeo *A. dolosus* (Fig. 2a) é geralmente encontrado sob a casca da árvore endémica, cedro-do-mato *Juniperus brevifolia*, e em ramos mortos de outras árvores.

Os dados foram obtidos a partir da literatura e completados pelo trabalho de campo do grupo BALA (Biodiversidade de Artrópodes da Laurisilva dos Açores) (Borges *et al.* 2004, 2005b), e estão presentemente armazenados na Base de Dados ATLANTIS (Fevereiro de 2005). Nesta base de dados, a presença da espécie é registada numa grelha de 500x500 m cada vez que foi capturada ou observada. As localizações espaciais onde as espécies foram previamente registadas (*i.e.* as suas distribuições observadas) podem ver-se na Figura 3. Note-se que o número de pontos de presença é bastante baixo para cada uma das quatro espécies: 12 para *A. dolosus*, 10 para *T. terceiranus*, e apenas 5 para *C. azoricus azoricus* e 6 para *T. terrabravensis*.

Origem dos dados ambientais

Uma base de dados espacial detalhada, incluindo informação explícita sobre a ilha Terceira, está presentemente armazenada em ambiente SIG por F. O. Dinis, J. Hortal e P. A. V. Borges, no Departamento de Ciências Agrárias da Universidade dos Açores, utilizando o programa e formatação Idrisi (Clark Labs 2004). A resolução espacial de mapas “*raster*” (os que guardam a informação para cada um dos pontos de uma janela bem definida; ver Johnston 1999) nesta base de dados SIG é de 100x100 m. Como a informação biológica foi guardada numa resolução inferior (tamanho superior da grelha), todos os mapas da base de dados foram transformados para uma resolução de 500x500 m (ver discussão em Hortal & Lobo 2002, 2005). Foram incluídas quatro categorias de mapas e utilizadas nas análises posteriores:

- i) Um modelo de elevação digital (MED, mapa de altitudes) e mapas derivados. Um modelo “*raster*” de MED foi desenvolvido utilizando a interpolação das curvas de altitude da carta digital dos Serviços Cartográficos do Exército. O declive e a exposição foram usados na criação deste mapa.

Origin of environmental data

A comprehensive database of spatially explicit information for Terceira Island is currently being stored in a GIS environment by F. O. Dinis, J. Hortal and P. A. V. Borges, at the Departamento de Ciências Agrárias of the Universidade dos Açores, using Idrisi software and data formats (Clark Labs 2004). Spatial resolution of raster maps (those which store information for each one of the pixels of a well-defined window; see Johnston 1999) in this GIS database is 100x100 m. As biological information was stored at a lower resolution (higher grid cell size), all maps in the database were resized to a 500x500 m resolution (see discussion at Hortal & Lobo 2002, 2005). Four categories of maps are currently included, and have been used as predictors in latter analyses:

- i) A Digital Elevation Model (DEM, map of altitudes) and derived maps. A raster DEM was developed by interpolating the altitude curves of the Digital Chart developed by the Cartographic Service of the Portuguese Army. Slope and aspect maps were developed from such map.

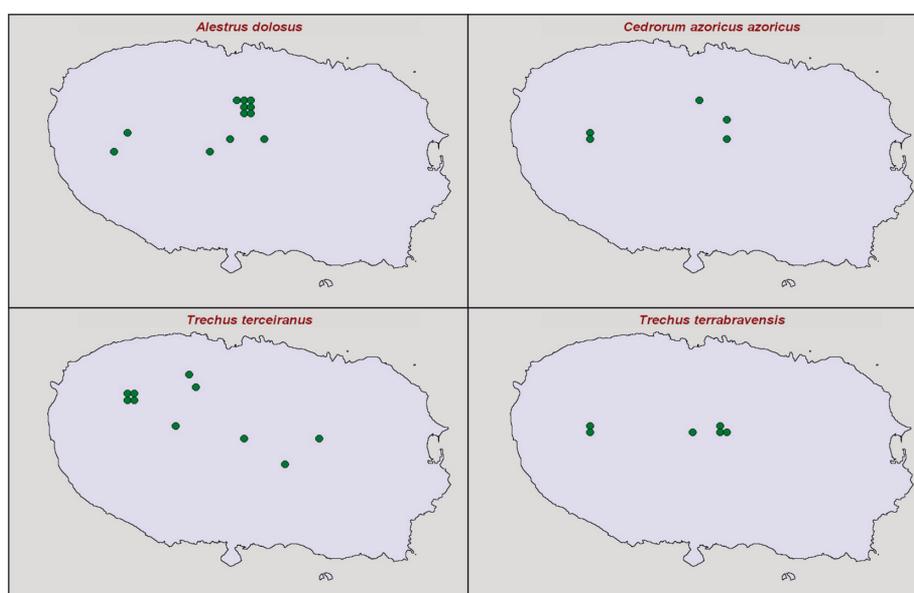


Figura 3. Pontos de presença (distribuição observada) das quatro espécies de Coleoptera estudadas na ilha Terceira. Os dados foram obtidos a partir da versão actual da base de dados ATLANTIS – Açores (Fevereiro de 2005, ver texto).

Figure 3. Presence points (observed distribution) of the four studied Coleoptera species in Terceira Island. Data comes from the current version of the ATLANTIS Açores database (February 2005; see text).

- ii) Climate data comes from the CIELO Model (Azevedo 1996; Azevedo *et al.* 1999), developed to simulate local climate in island environments. CIELO is a physically based model that simulates the climatic variables in an island using data from the synoptic reference of a meteorological station. The domain of computation is a raster GIS parameterized with a DEM. The grid is oriented following the direction of the air circulation of masses through a specific algorithm. The model consists of two main sub-models. One, relative to the advective component simulation, assumes the Foehn effect to reproduce the dynamic and thermodynamic processes occurring when an air mass moves over an island. This makes it possible to simulate air temperature, air humidity, cloudiness and precipitation, as they are influenced by orography along the trajectory of air masses over the island. The second concerns the radiative component as affected by the clouds of orographic origin, and the shadow produced by the relief. The CIELO model has been calibrated and validated to Terceira Island, and is now available through CLIMAAT project (CLIMAAT Interreg_IIB, MAC 2.3/A3; Azevedo 2003). In this work, we have used as predictors the monthly values for precipitation, *i.e.* maximum, minimum and mean temperature, potential evapotranspiration, and maximum and minimum relative humidity (7 variables x 12 months = 84 variables).
- iii) Geology data comes from a reclassification of the Lloyd & Collis (1981) map, from the digital version of Rodrigues (2002), reclassified according to Cota Rodrigues (2002), in order to account for information on soil composition and age. Additional data on soil classification was obtained from Pinheiro (1990) and Pereira (2004). Seven maps with the proportion of each main type of soil were developed. Further details are given in Dinis *et al.* (in preparation).
- iv) At present, no complete information about land cover is available. However, we used as
- ii) Os dados de clima são fornecidos pelo modelo CIELO (Azevedo 1996; Azevedo *et al.* 1999), desenvolvidos para simular as variáveis climáticas locais no ambiente de uma ilha. O modelo CIELO tem uma estrutura física que simula as variáveis climáticas numa ilha, utilizando dados das referências sinópticas de uma estação meteorológica. O domínio de computação é um SIG “*raster*” parametrizado com um MED. A grelha é orientada seguindo a direcção da circulação de massas de ar através de um algoritmo específico. O modelo é composto por dois sub-modelos principais. Um, relativo à simulação das componentes advectivas, assume o “Efeito de Foehn” para reproduzir os processos dinâmicos e termodinâmicos que ocorrem quando uma massa de ar passa sobre uma ilha. Assim se torna possível simular a temperatura atmosférica, a humidade relativa do ar, a nebulosidade e a precipitação, tal como são influenciadas pela orografia ao longo do trajecto das massas de ar sobre a ilha. O segundo sub-modelo reporta-se à componente radiativa, tal como é afectada pelas nuvens de origem orográfica e a sombra produzida pelo relevo. O modelo CIELO foi calibrado e validado para a Ilha Terceira, e está disponível através do projecto CLIMAAT (CLIMAAT Interreg_IIB, MAC 2.3/A3; Azevedo 2003). Neste trabalho foram utilizados como preditores os valores mensais da precipitação, *i.e.* temperatura máxima, mínima e média, evapotranspiração potencial e humidade relativa máxima e mínima (7 variáveis x 12 meses = 84 variáveis).
- iii) Os dados de geologia utilizados referem-se a uma reclassificação do mapa de Lloyd & Collis (1981) a partir da versão digital de Rodrigues (2002), reclassificada de acordo com Cota Rodrigues (2002), de modo a considerar a informação sobre a composição e a idade do solo. Outros dados sobre a classificação do solo foram obtidos através de Pinheiro (1990) e Pereira (2004). Foram desenvolvidos sete mapas com a proporção dos tipos principais de solo. Outros detalhes são apresentados em Dinis *et al.* (em preparação).
- iv) Presentemente, não está disponível informação completa acerca da cobertura do solo. Contudo,

foi usado um preditor calculado a partir da proporção de cada célula ocupada por restos de floresta natural, obtidos a partir da cobertura dos polígonos desenvolvidos a partir de imagens de detecção remota por L. V. Nunes e P. A. V. Borges (ver Borges *et al.* 2005a).

Outras informações acerca da localização espacial das estradas, caminhos e cursos de água foram obtidas a partir de cartas digitais desenvolvidas pelos Serviços Cartográficos do Exército.

Modelação preditiva de Adequação de Habitat

Na ausência de uma estimativa determinando quais as áreas que estão suficientemente bem amostradas para identificar verdadeiras ausências para as quatro espécies em estudo, foram utilizados dois métodos baseados apenas em dados de presença. Um deles, a Análise Bioclimática e Sistema Preditivo (Busby 1991; a partir de agora referido como BIOCLIM), identifica as áreas com condições de habitat semelhantes àquelas onde as espécies estão presentes, usando os envelopes bioclimáticos (ver abaixo), fornecendo uma estimativa conservadora da sua distribuição potencial. O outro método, BioMapper (Hirzel *et al.* 2004a), usa uma metodologia mais desenvolvida para i) descrever o nicho realizado de cada espécie (recorrendo à chamada Análise Factorial do Nicho Ecológico) e ii) extrapolar a Adequação de Habitat em cada ponto de território (ver abaixo), fornecendo uma estimativa mais liberal das distribuições potenciais destas quatro espécies. Ambos os métodos descrevem as características de habitat que são adequadas para estas espécies de acordo com as condições dos locais onde elas estão presentes. Deste modo caracterizam-se tanto as principais condições ambientais de cada espécie como a sua distribuição na Terceira. Tal como já foi referido, os mapas obtidos não devem ser considerados como preditores da verdadeira presença destas espécies, mas da adequação das condições do habitat para poderem albergar populações.

BIOCLIM (Busby 1991; ver também Williams & Busby 1991; Margules *et al.* 1994; Beaumont *et al.*

predictor the proportion of each cell occupied by natural forest remnants, obtained from the polygon coverage developed from remote-sensing imagery by L. V. Nunes and P. A. V. Borges (see Borges *et al.* 2005a).

Additional information about the spatial location of roads, pathways and water courses was obtained from the Digital Chart developed by the Cartographic Service of the Portuguese Army.

Predictive modelling of Habitat Suitability

In absence of any assessment determining which areas are well-sampled enough to identify true absences for any of the four species, we have used two different methods based just in presence data. One of them, Bioclimate Analysis and Prediction System (Busby 1991; hereafter referred to as BIOCLIM), identifies the areas with habitat conditions similar to those where the species are present by using bioclimatic envelopes (see below), providing a conservative estimate of their potential distributions.

The other, BioMapper (Hirzel *et al.* 2004a), uses a more developed methodology to i) describe the realized niche of each species (using the so-called Ecological Niche Factor Analysis) and ii) extrapolate the Habitat Suitability in each pixel of the territory (see below), providing a more relaxed estimate of the potential distributions of these four species. Both methods describe the habitat characteristics that are suitable for these species according to the conditions of the sites where the species are present. This way we characterize both, the main environmental response of each species, as well as their potential distributions in Terceira.

As commented before, the maps obtained should not be taken as predictions of a true presence of these species, but of the adequacy of the habitat conditions to host their populations.

BIOCLIM (Busby 1991; see also Williams & Busby 1991; Margules *et al.* 1994; Beaumont

et al. 2005) - niche-based envelope modelling is probably the simplest method used to predict species distributions from data on habitat characteristics. In a first step the scores of the pixels where each species is present are extracted. Then, the range of habitat conditions (environmental predictors) where the species has been found are identified as suitable. In the case of continuous variables, the interval between the maximum and minimum scores in the presence points is qualified as suitable for the presence of the species. In the case of qualitative variables, the categories where the species is present are also qualified as suitable.

The result is a group of new binomial variables (1/0 scores; one per predictor) that account for the suitability of each pixel according to each predictor. Only these pixels suitable for all predictors are qualified as suitable for the species presence. Pixels included in this category are mapped as “Effectively Suitable Areas”.

As it is unlikely that the areas where species have been found accurately identify the minimum and maximum scores of each environmental predictor where the species can be present (see below), we include a second category to the BIOCLIM analyses.

In the case of continuous predictors, the intervals of potentially suitable conditions are extended to the minimum-maximum interval plus the standard deviation of the presences (that is, from minimum - standard deviation, to maximum + standard deviation). Suitable pixels for the qualitative predictors are identified the same way as for Effectively Suitable Areas. Pixels accounting for suitable in all ‘extended intervals’ and qualitative variables are mapped as “Potentially Suitable Areas”.

BIOCLIM is commonly used for paleoclimatic analyses (*e.g.* Mooney 1997; Eeley *et al.* 1999; Dimitriadis & Cranston 2001; Gallagher *et al.* 2003; Marra *et al.* 2004), as it provides a restrictive view of the realized niche of the species that can be easily extrapolated to the past (see, however, a criticism on such methods in

2005) - modelação baseada no envelope do nicho, é provavelmente o método mais simples que permite prever a distribuição das espécies a partir de dados das características do habitat. Num primeiro passo, são extraídos os totais dos pontos onde cada espécie está presente. Seguidamente, a amplitude de condições do habitat (preditores ambientais) onde as espécies foram encontradas é identificada como adequada. Identificam-se condições adequadas para a presença das espécies, calculando o intervalo entre os valores máximos e mínimos obtidos nos pontos de presença, no caso das variáveis contínuas, e, no caso das variáveis qualitativas, consideram-se adequadas todas as categorias onde a espécie se encontra. O resultado é um grupo de novas variáveis binomiais (valores 1/0; um por predictor) que explicam a adequabilidade de cada ponto de acordo com cada predictor. Apenas os pontos adequados para todos os preditores são qualificados como adequados para as espécies em presença. Os pontos incluídos nesta categoria são cartografados como “Áreas Efectivamente Adequadas”.

Como é improvável que as áreas onde as espécies foram efectivamente encontradas identifiquem o mínimo e o máximo dos preditores ambientais que determinam se a espécie pode realmente estar presente (ver abaixo), inclui-se uma segunda categoria de análises BIOCLIM. No caso dos preditores contínuos, os intervalos com condições potencialmente adequadas são alargados ao intervalo mínimo – máximo mais o seu desvio padrão, quer dizer, desde o mínimo menos o desvio padrão até ao máximo mais o desvio padrão. Os pontos adequados para os preditores qualitativos são identificados do mesmo modo como para as Áreas Efectivamente Adequadas. Os pontos com valores adequados para todos os “intervalos alargados” e para as variáveis qualitativas são cartografados como “Áreas Potencialmente Adequadas”.

O BIOCLIM é de utilização comum em análises paleoclimáticas (*e.g.* Mooney 1997; Eeley *et al.* 1999; Dimitriadis & Cranston 2001; Gallagher *et al.* 2003; Marra *et al.* 2004), uma vez que fornece uma visão restritiva do nicho realizado das espécies, e que pode ser facilmente extrapolado

para o passado (ver, contudo, críticas a este método em Rodríguez 1999; Rodríguez & Nieto 2003). A sua utilização para prever alterações de amplitude, devido a alterações climáticas, deve igualmente ser aceite com precaução; embora o modelo possa fornecer os padrões gerais de alteração na riqueza de espécies, ele pode falhar na determinação correcta das alterações na distribuição de cada uma das espécies, considerada individualmente (ver Beaumont *et al.* 2005). Assim, utilizaram-se as Áreas Efectivamente Adequadas como uma medida conservadora dos locais com condições adequadas para o estabelecimento das espécies e as Áreas Potencialmente Adequadas como uma estimativa mais liberal desses locais.

BioMapper (Hirzel *et al.* 2004a; disponível gratuitamente em <http://www.unil.ch/biomapper>) - este programa implementa uma metodologia baseada na descrição do nicho juntamente com informação SIG, para produzir mapas preditivos de Adequação de Habitat, ou seja, a distribuição potencial. Esta metodologia, inicialmente desenvolvida por Hirzel e pelos seus colaboradores (Hirzel 2001; Hirzel *et al.* 2001, 2002, 2004b; Hirzel & Arlettaz 2003), foi utilizada com sucesso para cartografar e caracterizar os nichos espaciais de outras espécies de artrópodes (*e.g.* Gallego *et al.* 2004; Chefaoui *et al.* 2005). Devido à sua simplicidade e resultados gráficos, dispõe de grande potencial para uso em educação e divulgação. São necessários dois passos para desenvolver estes mapas.

Primeiro, utiliza-se a Análise Factorial do Nicho Ecológico (AFNE) para caracterizar as respostas de cada espécie às principais variações ambientais na área estudada, através dos dados de presença. Um número de factores ortogonais é computado das variáveis ambientais utilizadas como preditores (*i.e.* variáveis não relacionadas que explicam a variabilidade ambiental). Estes factores são computados para fornecer a diferenciação máxima entre as condições médias no território estudado e as condições médias onde as espécies são encontradas. Portanto, elas devem traduzir as principais tendências ambientais que a espécie tem de enfrentar na área estudada (Hirzel *et al.* 2002). A resposta das

Rodríguez 1999; Rodríguez & Nieto 2003). Its use to predict range shifts due to climate change may be also taken with caution; although it may provide the general pattern of changes in species richness, it may fail in determining accurately changes in the distributions of single species (see Beaumont *et al.* 2005).

Thus, we have used the Effectively Suitable Areas as a conservative estimation of the sites with suitable conditions for the establishment of the species. In the same way, Potentially Suitable Areas constitute a relaxed estimation of such places.

BioMapper (Hirzel *et al.* 2004a; freely available at <http://www.unil.ch/biomapper>) - this software program implements a niche-description-based methodology together with GIS information to produce predictive maps of Habitat Suitability (that is, potential distribution).

First developed by Hirzel and collaborators (Hirzel 2001; Hirzel *et al.* 2001, 2002, 2004b; Hirzel & Arlettaz 2003), such methodology has been successfully used to map and characterize the spatial niches of other arthropod species (*e.g.* Gallego *et al.* 2004; Chefaoui *et al.* 2005). Due to its simplicity and his graphic outputs, it also has a great potential for educational and divulgative use. Two steps are needed to develop such maps.

First, the Ecological Niche Factor Analysis (ENFA) is used to characterize the response of each species to the main environmental variations in the studied area by means of presence data.

A number of orthogonal factors are computed from the environmental variables used as predictors (*i.e.* unrelated variables that account for the environmental variability). These factors are computed to account for the maximum differentiation between mean conditions for the studied territory, and mean conditions where the species is found.

Therefore, they are supposed to summarize the main environmental traits the species has to face in the studied region (Hirzel *et al.* 2002). The response of the species to such environmental gradients is the realized niche of the species (the

environmental conditions where the species is able to survive; see Figs. 1 and 4), *i.e.* the spatial expression of its fundamental niche with regard to habitat conditions. The first factor (Marginality Factor) accounts for the marginality of the species, focusing on how far are suitable conditions for the species from the mean conditions of the region. The other factors (Specialization Factors) account for their respective responses to other minor environmental gradients. ENFA analysis identifies two key components of species realized niches: *marginality*, a measure of the distance between species niche and the mean environmental conditions of the region (*i.e.* the higher the *marginality*, the more extreme the conditions with regard to the area studied), and *tolerance*, which measures how the species tolerates environmental variations in the analysed territory (varying from 0 to 1; *i.e.* the closer to 0, the more specialist the species).

Once the ENFA factors are computed, Habitat Suitability scores are calculated for each map pixel according to the responses of the species

espécies a estes gradientes ambientais é o nicho realizado da espécie (as condições ambientais onde a espécie é capaz de sobreviver; ver Figs. 1 e 4), *i.e.* a expressão espacial do seu nicho fundamental em relação às condições do habitat. O primeiro factor (Factor de Marginalidade) explica a marginalidade da espécie, focando na distância até onde as condições ambientais são adequadas para a espécie, isto a partir das condições médias da região. Os outros factores (Factores de Especialização) explicam as suas respostas respectivas a outros gradientes ambientais menores. A análise AFNE identifica dois componentes chave dos nichos realizados das espécies: *marginalidade*, uma medida de distância entre o nicho das espécies e as condições ambientais médias de uma região (*i.e.* quanto maior a marginalidade, mais extremas são as condições em relação à área estudada), e a *tolerância*, que mede como as espécies toleram as variações ambientais no território analisado (variando de 0 a 1; *i.e.* quanto mais próximo de zero mais especialista é a espécie).

Uma vez computados os factores AFNE, calculam-se para cada ponto do mapa os resultados de

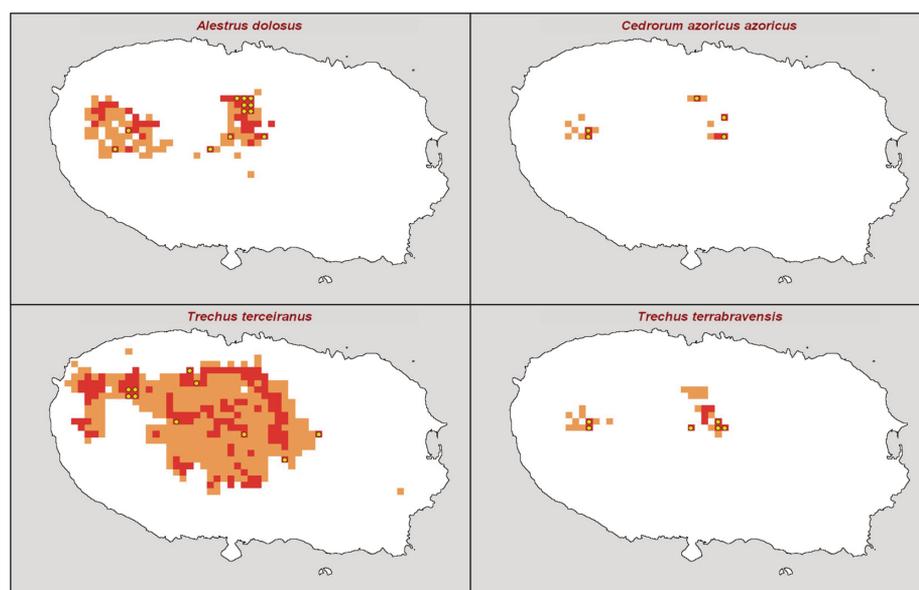


Figura 4. Mapas preditivos da Adequação de Habitat para as quatro espécies endémicas, obtidos com a metodologia alargada BIOCLIM (baseada na metodologia proposta por Busby 1991, ver texto). As Áreas Efectivamente Adequadas são apresentadas a vermelho e as Áreas Potencialmente Adequadas são apresentadas a cor-de-laranja claro. Os pontos amarelos indicam os pontos de presença inicial (ver Fig. 3).

Figure 4. Predictive maps of Habitat Suitability for the four endemic species obtained with the extended BIOCLIM methodology (based on the methodology proposed by Busby 1991; see text). Effectively Suitable Areas are shown in red, and Potentially Suitable Areas in light orange. Yellow points are the initial presence data (see Fig. 3).

Adequação de Habitat, de acordo com as respostas da espécie para cada factor e cartografa-se a sua distribuição na área em análise. Em seguida, resultados de adequação parcial são computados para cada factor como a percentagem das distâncias aos valores medianos observados para as presenças. A *Adequação do Habitat* é obtida como uma média ponderada destas adequações parciais, de acordo com a variabilidade explicada por cada factor, e cartografada utilizando mapas de factor AFNE (Hirzel *et al.* 2002). Duas medidas de como o modelo de adequação resultante explica os dados observados podem ser usadas: *Informação Explicada*, que traduz a variabilidade total da distribuição das espécies explicada pelo modelo, e a *Especialização Explicada*, que inclui a variabilidade adicional de Factores de Marginalidade e Especialização não incluídos na medida da Informação Explicada (Hirzel *et al.* 2004a). De notar que ambas as medidas são derivadas de dados observados, e não se fazem estimativas em relação ao modo como o modelo pode ser extrapolado ao resto do território.

Resultados das predições

Os mapas BIOCLIM identificam Áreas Potencialmente Adequadas e Efectivamente Adequadas na ilha (ou área em estudo). Todas as espécies, excepto *T. terceiranus* apresentam grandes restrições de habitat (ver Quadro 1 e Fig. 4). As outras três espécies parecem estar ambientalmente restritas a duas áreas espaciais bem definidas, localizadas nas partes oeste (Serra de Santa Bárbara) e central (Terra Brava) da ilha Terceira. Contudo, enquanto *A. dolosus* parece estar potencialmente espalhado em ambas as áreas, de acordo com os seus requisitos de habitat, *C. azoricus azoricus* e *T. terrabravensis* parecem possuir adaptações ambientais muito restritivas.

As quatro análises AFNE efectuadas com o BioMapper identificaram os factores principais (Factores de Marginalidade, um por espécie) relacionados com o principal gradiente ambiental na Ilha Terceira (Fig. 5; ver também Fig. 6). Apesar destes Factores de Marginalidade serem derivados de diferentes dados de presença, os quatro factores encontram-se altamente correlacionados, mostrando

to each factor and their distribution in the region is mapped. Then, partial suitability scores are computed for each factor as the percent distance to the median scores of observed presences. *Habitat Suitability* is obtained as a weighted average of these partial suitabilities, according to the variability explained by each factor, and mapped using the ENFA factor maps (Hirzel *et al.* 2002).

Two measures of how the resulting suitability model explains the observed data are used: *Explained Information*, which accounts for the total variability of the species distribution explained by the model, and *Explained Specialisation*, which does for additional variability on the Marginality and Specialisation Factors not included in the *Explained Information* measure (Hirzel *et al.* 2004a). Note that both measures are derived from observed data, and no assessment of how the model can be extrapolated to the rest of the territory is made.

Prediction results

BIOCLIM maps identify Effectively Suitable and Potentially Suitable Areas throughout the island (or studied area). All species except for *T. terceiranus* presented highly restricted habitat requirements (see Table 1 and Fig. 4). The other three species seem to be environmentally restricted to two spatially well-defined areas, placed in the west (Serra de Santa Bárbara) and the centre of the island (Terra Brava). However, while *A. dolosus* seems to be potentially widespread in these two areas according to its habitat requirements, *C. azoricus azoricus* and *T. terrabravensis* appear to have very restricted environmental adaptations.

The four ENFA analyses carried out with BioMapper identified first factors (Marginality Factors, one per species) related to the main environmental gradient in Terceira Island (Fig. 5; see also Fig. 6). Although these Marginality Factors were derived from different presence data, the four of them were highly correlated, showing that such gradient is also of main

Quadro 1. Resultado das predições efectuadas pelo programa BIOCLIM para as quatro espécies de escaravelhos endémicas. N corresponde ao número inicial de pontos (células ATLANTIS, ver texto) onde a espécie foi realmente encontrada. ES corresponde ao número de pontos indentificados como Áreas Efectivamente Adequadas, *i.e.* incluídas no critério BIOCLIM clássico; PS corresponde ao número de pontos indentificado como Áreas Potencialmente Adequadas, *i.e.* incluindo o critério alargado de BIOCLIM (ver texto); TOTAL corresponde ao número total de células das duas categorias anteriores. As percentagens correspondem às proporções de pontos de cada categoria, no que se refere a todos os pontos 500x500 m usados na análise (1719).

Table 1. Results from the BIOCLIM predictions of the four endemic beetle species. N is the initial number of pixels (ATLANTIS cells, see text) where the species has been found. ES is the number of pixels identified as Effectively Suitable Areas, *i.e.* included in the classical BIOCLIM criterion; PS is the number of pixels identified as Potentially Suitable Areas, *i.e.* included in the extended BIOCLIM criterion (see text); TOTAL is the total number of cells pertaining to these two categories. Percentages correspond to the proportion of pixels of each category with respect to all 500x500 pixels used in the analysis (1719).

	N	ES	PS	TOTAL
<i>Alestrus dolosus</i>	12	41 (2.4%)	72 (4.2%)	113 (6.6%)
<i>Cedrorum azoricus azoricus</i>	5	6 (0.3%)	10 (0.6%)	16 (0.9%)
<i>Trechus terceiranus</i>	10	129 (7.5%)	303 (17.6%)	432 (25.1%)
<i>Trechus terrabravensis</i>	6	10 (0.6%)	20 (1.2%)	30 (1.8%)

environmental influence on their spatial responses. Such a gradient ranges from coastal and low-altitude hillside areas, with a drier and warmer climate (negative scores), to the extremely humid and relatively colder high-altitude areas and mountainsides (positive scores). The rest of the factors (2 or 3 Specialisation Factors; see Table 2) were related to habitat (presence of native forests) and soil (5 different types of soils).

All species were highly marginal with respect to the main gradient, with marginality scores higher than 10, except for *T. terceiranus* (Table 2). Such marginality is suited to their environmental preferences.

The former three species (*C. azoricus azoricus*, *T. terrabravensis* and *A. dolosus*) presented optimal habitat suitabilities close to the humid extreme of the gradient, while *T. terceiranus* seems to prefer less extreme humid conditions (Fig. 6). Specialization was very close to 0 for the four species (Table 2), emphasizing the importance of the soil and habitat in the specialization factors.

Explained information and explained specialisation were always higher than 90%, even reaching 1 in the case of *T. terceiranus* (see Table 2). Figure 7 shows the spatial distributions of the Habitat Suitability scores predicted by the ENFA

que esse gradiente deverá ser a principal influência nas respostas espaciais. A amplitude altitudinal verifica-se entre as zonas de costa e áreas pouco montanhosas de baixa altitude, com climas mais secos e quentes (valores negativos), e as áreas extremamente húmidas e relativamente frescas das áreas de maior altitude e mais montanhosas (valores positivos). Os restantes factores (Factores de Especialização 2 ou 3; ver Quadro 2) estão relacionados com o habitat (presença de florestas naturais) e solo (cinco tipos diferentes de solo).

Todas as espécies foram largamente marginais em relação ao gradiente principal, com factores de marginalidade superiores a 10, excepto *T. terceiranus* (Quadro 2). Esta marginalidade é adequada às suas preferências ambientais. As outras três espécies (*C. azoricus azoricus*, *T. terrabravensis* e *A. dolosus*) apresentam adequação de habitat óptimas próximo do extremo mais húmido do gradiente, enquanto *T. terceiranus* parece preferir condições de humidade menos extremas (Fig. 6). Os valores de especialização estão muito próximos de zero para as quatro espécies (Quadro 2), enfatizando a importância do tipo de solo e do habitat como factores de especialização. Os valores de explicação, tanto para a informação como para a especialização foram sempre superiores a 90%, alcançando mesmo 1, no caso de *T. terceiranus* (ver

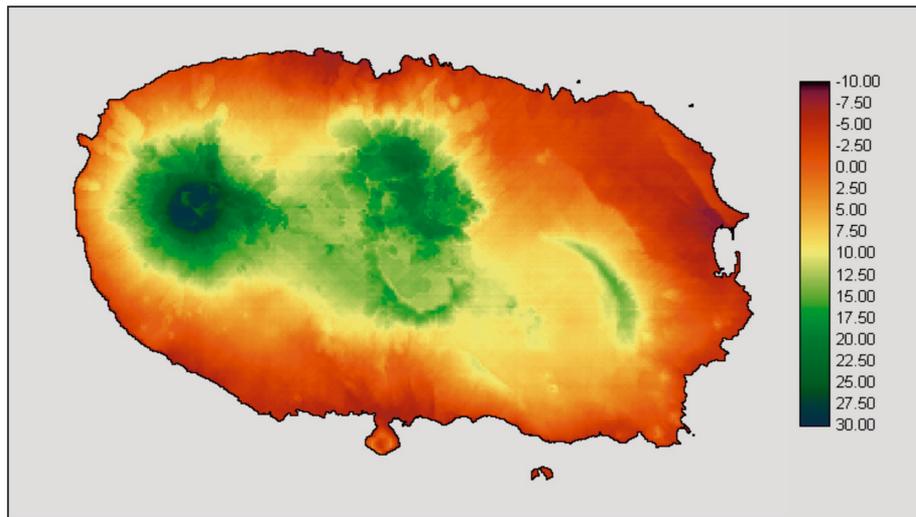


Figura 5. A distribuição espacial dos principais gradientes ambientais da Ilha Terceira está, sobretudo, relacionados com a precipitação, humidade, temperatura e altitude. Os valores negativos correspondem a áreas de baixa altitude, com temperaturas mais elevadas e valores mais baixos de precipitação e humidade relativa, e valores mais elevados correspondem a maiores altitudes e ambientes extremamente húmidos e relativamente frescos. Este mapa corresponde ao Factor de Marginalidade Externa para *Trechus terceiranus* (citado como ENFA_01 na Fig. 6).

Figure 5. Spatial distribution of the main environmental gradient in Terceira Island, mainly related to precipitation, humidity, temperature and altitude. Negative scores correspond to low-altitude areas, with high temperatures and low precipitation and humidity scores, and positive scores correspond to high altitudes and extremely humid and relatively colder environments. The map shown corresponds to the Marginality Factor for *Trechus terceiranus* (quoted as ENFA_01 in Fig. 6).

Quadro 2. Resultados das análises AFNE efectuadas para as quatro espécies de coleópteros endémicos. N.Fact. é o número de factores significativos extraídos pela análise AFNE. Expl.Inf. corresponde à Informação Explicada, e Expl.Spec. corresponde à Especialização Explicada. Ver definições no texto.

Table 2. Results from the ENFA analyses carried out for the four endemic beetle species. N.Fact. is the number of significant factors extracted by the ENFA analysis. Expl.Inf. is the Explained Information, and Expl.Spec. the Explained Specialisation. See definitions in the text.

	N.Fact.	Expl.Inf.	Expl.Spec.	Marginality	Tolerance
<i>Alestrus dolosus</i>	4	0.96	0.93	10.7	$1.45 \cdot 10^{-09}$
<i>Cedrorum azoricus azoricus</i>	3	0.97	0.95	11.8	$1.02 \cdot 10^{-09}$
<i>Trechus terceiranus</i>	3	1	1	7.3	$4.07 \cdot 10^{-09}$
<i>Trechus terrabravensis</i>	4	0.96	0.92	11.2	$1.36 \cdot 10^{-09}$

models of the four endemic beetles. In general, these maps produce an apparently detailed version of the maps developed with BIOCLIM, providing less restrictive estimations of Habitat Suitability. BioMapper identifies a higher quantity of areas with high suitability than classical BIOCLIM estimations (Effectively Suitable Areas), and even for the predictions of *C. azoricus azoricus* and *T. terrabravensis* distributions carried out with the

Quadro 2). A Figura 7 mostra a distribuição espacial dos valores de Adequação de Habitat preditos pelos modelos AFNE para os quatro coleópteros endêmicos. Em geral, estes mapas produzem uma versão aparentemente detalhada dos mapas desenvolvidos com o programa BIOCLIM, fornecendo estimativas menos restritivas de Adequação de Habitat. O programa BioMapper identifica uma quantidade maior de áreas com Adequação de Habitat,

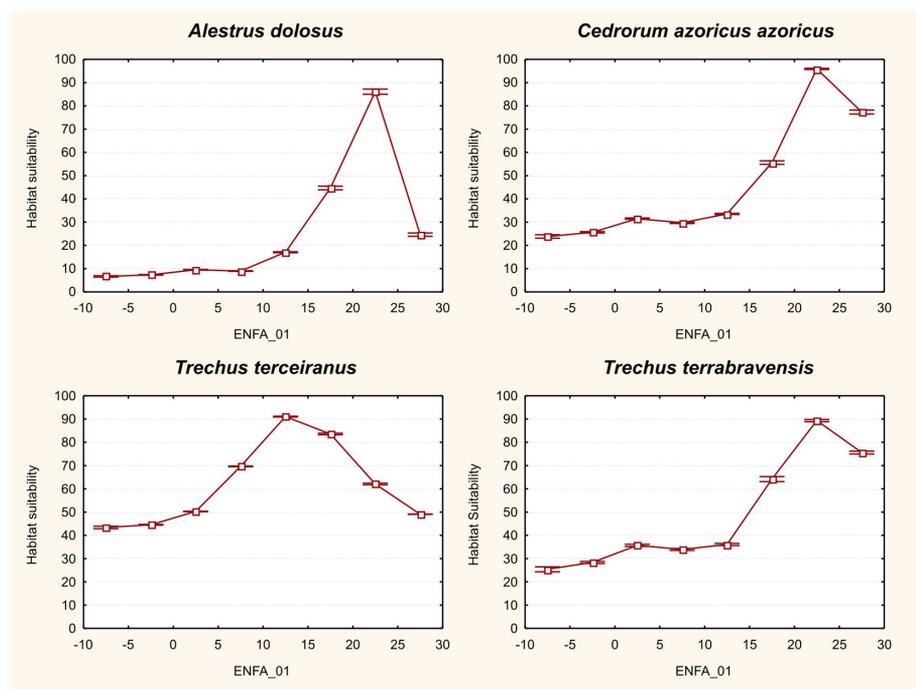


Figura 6. Adequação de Habitat para as quatro espécies de coleópteros endêmicos estudadas ao longo do gradiente ambiental definido pelo primeiro factor, obtido a partir de técnicas de análise de AFNE (Factor de Marginalidade; ENFA_01). Adequação de Habitat representa a adequação (de zero a 100) das condições ambientais para a sobrevivência da espécie através do gradiente, e os pontos e parêntesis representam os valores médios e desvios padrão dos valores de adequação obtidos em oito intervalos consecutivos dos valores de ENFA_01. Neste gradiente, o extremo esquerdo corresponde a áreas próximas da costa, com altitudes, precipitação e humidade menores, e temperaturas mais altas enquanto o extremo direito se refere a áreas em altitudes mais elevadas, onde as temperaturas são inferiores e a precipitação e humidade alcançam valores mais elevados e extremos. Apesar das quatro análises AFNE terem obtido valores diferentes para cada Factor de Marginalidade, estes estavam altamente correlacionados. Assim, utilizou-se o factor obtido para a análise de *Trechus terceiranus* para representar os quatro coleópteros, de modo a que os quatro gráficos pudessem ser comparáveis. Ver Chefaoui *et al.* (2005) para mais detalhes no desenvolvimento e interpretação deste tipo de gráficos.

Figure 6. Habitat Suitability for the four studied species along the environmental gradient defined by the first factor obtained by means of the ENFA analysis (Marginality Factor; ENFA_01). Habitat Suitability represents the adequacy (from 0 to 100) of environmental conditions for the survival of the species throughout the gradient, and points and brackets represent mean scores and standard deviations of the suitability scores obtained in 8 consecutive lags of ENFA_01 values. In this gradient, the left extreme corresponds to areas near to the coast, with lower altitude, less precipitation and humidity, and higher temperatures, and the right refers to high-altitude areas, where temperatures are lower, and precipitation and humidity reach extreme scores. Although the four ENFA analyses obtained different Marginality Factors, they were highly correlated. Thus, we have used the factor obtained in the *Trechus terceiranus* analysis to represent the four beetle species, in order to the graphs to be comparable. See Chefaoui *et al.* (2005) for further details on the development and interpretation of this kind of graphics.

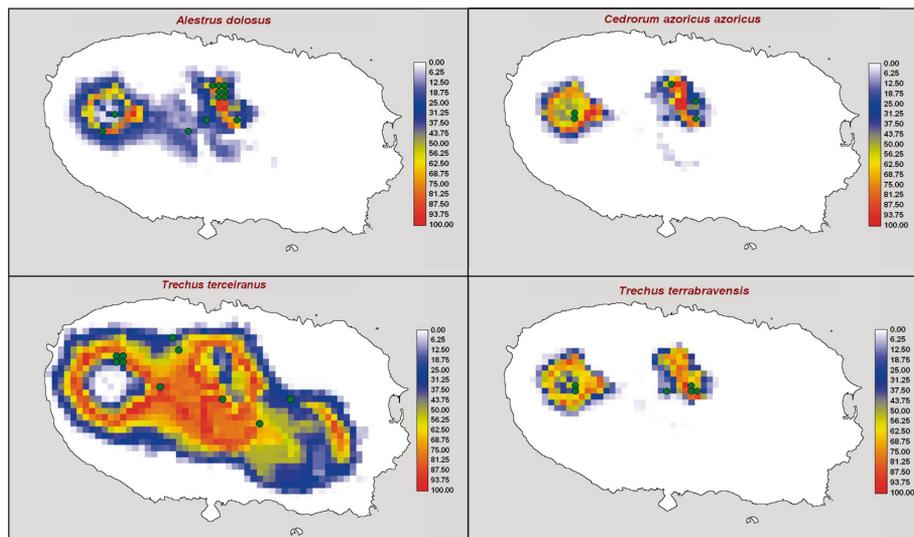


Figura 7. Mapas preditivos de Adequação de Habitat para as quatro espécies endêmicas estudadas. As barras da esquerda representam valores de adequação de zero (branco) a 100 (vermelho), obtidos com BioMapper (Hirzel *et al.* 2004a; ver texto). As cores quentes representam áreas de adequação elevada, enquanto as cores frias representam áreas de baixa adequação de habitat. Os pontos verdes correspondem aos dados iniciais de presença (ver Fig. 3).

Figure 7. Predictive maps of Habitat Suitability for the four endemic species. Left bars are suitability scores, from 0 (White) to 100 (red), obtained with BioMapper (Hirzel *et al.* 2004a; see text). Warmer colours represent areas of high suitability, whereas colder colours are areas of low suitability. Green points are the initial presence data (see Fig. 3).

sendo mais elevada do que as estimativas clássicas obtidas com BIOCLIM (Áreas Efectivamente Adequadas) e, no caso de *C. azoricum azoricum* e *T. terrabravensis* até para as predições de distribuição alargadas (*i.e.* Áreas Potencialmente Adequadas) (ver Figs. 4 e 7).

O mapa preditivo para *T. terceiranus* reflecte a ubiquidade potencial desta espécie no ambiente subterrâneo. A maioria das áreas de altitude média, afastadas da costa são pelo menos moderadamente adequadas à sua presença, incluindo os declives mais suaves da Serra de Santa Bárbara (a grande caldeira vulcânica que ocupa a zona oeste da ilha), a Terra Brava (na zona central da ilha) e também a Serra do Cume (na parte leste da ilha). Este resultado deve ser considerado com precaução, uma vez que *T. terceiranus* é uma espécie cavernícola e alguns locais podem ser inadequados à sua ocorrência, devido à ausência de habitats subterrâneos adequados. Sabe-se que esta espécie é muito sensível à impermeabilidade do solo provocada por pastoreio intensivo, um factor não incluído nas análises AFNE. Assim, o aumento da informação sobre dados de distribuição em zonas de pastagem inten-

‘extended’ BIOCLIM (*i.e.* Potentially Suitable Areas) (see Figs. 4 and 7).

The predictive map for *T. terceiranus* reflects the potential ubiquity of this species in the underground environment. Most of the mean altitude areas placed far from the coast are moderately or highly suitable, including also the lower slopes of Serra de Santa Bárbara (the big volcanic caldera occupying the western side of the island), Terra Brava (in the centre of the Island) and also the Serra do Cume elevations in the eastern part of the island.

This result should be taken with caution, as *T. terceiranus* is a cavernicolous species and some places may be disadvantageous to its occurrence due to the absence of a suitable subterranean habitat. This species is highly sensitive to underground soil impermeability in intensive pastures, a factor not included in the environmental variables used for the ENFA analysis. Thus, further information and data gathering on the distribution of intensive pasture within the island will surely improve current predictions about the potential distribution of the species.

The map for *A. dolosus* shows high suitability scores at the slopes of the Serra de Santa Bárbara, and Terra Brava. These areas correspond to the native forest nowadays remaining in the island.

As this species needs native or non-native undisturbed forests to live in, the obtained potential distribution partially reflects the location of this type of habitats in Terceira island. Although the main spatial patterns shown in the *A. dolosus* predictive map seem to make sense, it is important to note that the performance of the predictive maps is poor (see *Prediction validation and error assessment* below).

It is remarkable that the potential distributions of *T. terrabravensis* and *C. azoricus azoricus* obtained with BioMapper largely overlap with the distribution of native primary Laurissilva forests in Terceira Island. This indicates that the environmental variables used were also good surrogates for this type of habitat, where the populations of both species are restricted. However, their distributions seem to be very restricted even inside these areas, rendering a pattern of extreme habitat selection that is pointed out by the small potential distributions shown by the BIOCLIM maps.

Prediction validation and error assessment

Before using the predictive maps, we need to evaluate their accuracy to describe the actual distribution of these four species. As commented before, explained information and explained specialization do not hold true for the predictive power of the BioMapper model.

They only provide an assessment about how well data is explained by the model, but not about how well the model produces accurate extrapolations. We thus study Habitat Suitability predictions made with BioMapper in the presence points of each species. BIOCLIM predictions do not even provide such assessment, as all points are included in the ‘restrictive’ BIOCLIM predictions.

The best way to assess the real accuracy of the predictions is to use external empirical

siva melhorará, seguramente, as predições actuais acerca da distribuição potencial da espécie na ilha.

O mapa para *A. dolosus* evidencia valores elevados de adequação de habitat nas encostas da Serra de Santa Bárbara, e na Terra Brava. Estas áreas correspondem presentemente à distribuição das zonas de floresta natural que restam na ilha. Como esta espécie necessita de florestas, nativas ou não, para a sua sobrevivência, a distribuição potencial obtida, reflecte parcialmente a localização deste tipo de habitats na ilha Terceira. Apesar dos principais padrões espaciais obtidos nos mapas de distribuição preditiva de *A. dolosus* parecerem fazer sentido, é importante assinalar que a legitimidade dos mapas de predição é baixa (ver *Validação da Predição e Erro de Avaliação*, a seguir). É interessante observar que as distribuições potenciais de *T. terrabravensis* e *C. azoricus azoricus* obtidas através do programa BioMapper se sobrepõem com a distribuição actual da floresta Laurissilva primária na Ilha Terceira. Isto parece indicar que as variáveis ambientais utilizadas são bons substitutos para este tipo de habitat, onde se encontram as populações de ambas as espécies. Contudo, mesmo dentro destas áreas naturais, as distribuições destas espécies parecem cingir-se a zonas particulares, traduzindo um padrão de selecção de habitat restrito, assinalado pelas distribuições potenciais observadas nos mapas obtidos com o programa BIOCLIM.

Validação da Predição e Erro de Avaliação

Antes da utilização de mapas preditivos, é necessário avaliar a sua precisão para descrever a distribuição conhecida de cada uma destas quatro espécies. Como foi anteriormente referido, a informação explicada e a especialização explicada não se adequam perfeitamente em relação ao poder preditivo do Modelo BioMapper. Estas apenas fornecem uma avaliação acerca de quão bem os dados são explicados pelo modelo, mas não quão certas serão as suas extrapolações. Estudaram-se assim as predições para a Adequação de Habitat feitas com o BioMapper para os pontos de presença de cada espécie. As predições do programa BIOCLIM não fornecem tal possibilidade de avaliação,

uma vez que todos esses pontos são incluídos nos cálculos das suas predições restritivas.

A melhor maneira de avaliar a verdadeira precisão dos mapas criados pelo modelo é a utilização de dados empíricos externos. Para uma das espécies, *T. terceiranus*, foi possível determinar novos pontos de distribuição após o desenvolvimento dos modelos e esses pontos foram usados para avaliar a confiança dos mapas preditivos desta espécie.

Desempenho das predições de BioMapper. Os valores de Adequação de Habitat para os pontos de presença apresentaram grande variabilidade; a sua amplitude de variação e desvios-padrão foram elevados para as quatro espécies (Quadro 3). As quatro espécies apresentavam valores médios de adequação próximos de 60% nos seus pontos de presença, mas com pontos mínimos abaixo de 50% (e de 20% nos casos de *A. dolosus* e *T. terceiranus*). Em resumo, todos os mapas evidenciavam valores baixos para a Adequação de Habitat nos próprios pontos utilizados para os desenvolver, e as suas estimativas eram igualmente muito variáveis para as áreas onde as espécies estão presentes. Isto significa que, apesar das descrições do nicho obtidas com AFNE poderem corresponder às respostas actuais destas espécies ao gradiente ambiental encontrado na Terceira, os mapas preditivos desenvolvidos destas respostas não são uma boa predição da sua verdadeira distribuição na ilha.

data to determine how predicted maps perform outside the data used for building such models. New distribution points for *T. terceiranus* were available after the development of our models. We have evaluated the reliability of the predicted maps for that species using these points. No such data was available for the other three species.

Performance of BioMapper predictions. Habitat Suitability scores in presence points presented high variability; their range of variation and standard deviations were high for the four species (Table 3). The four species presented average suitability scores around 60% in their presence points, but with minimum scores below 50% (and below 20% in the case of *A. dolosus* and *T. terceiranus*). As a summary, all the maps presented low Habitat Suitability scores in the points used to develop them, and their estimates were also highly variable for the areas where the species is present. This means that, although niche descriptions obtained with ENFA could respond to the actual responses of these species to the environmental gradients found in Terceira, the predictive maps developed from these responses are not a good prediction of their true distribution in the island.

Quadro 3. Avaliação do desempenho dos modelos de Adequação de Habitat do BioMapper, a partir da presença das espécies originalmente usadas para criação do modelo como conjunto de validação (ver texto). *N* corresponde ao número de células utilizadas para comparação; *Min* corresponde ao valor de Adequação de Habitat mínimo encontrado nas células de presença; *Max* corresponde ao valor máximo encontrado; *Range* corresponde à diferença entre ambos os valores anteriores; *Mean* corresponde à Adequação de Habitat média e *SD* corresponde ao desvio padrão.

Table 3. Evaluation of the performance of the BioMapper Habitat Suitability models using the species presences used for model development as validation set (see text). *N* is the number of cells used for comparison; *Min* is the minimum Habitat Suitability score in the presence cells; *Max* is the maximum score; *Range* is the difference between both scores; *Mean* is the average Habitat Suitability, and *SD* its Standard Deviation.

	N	Min	Max	Mean	Range	SD
<i>Alestrus dolosus</i>	12	11.4	87.5	60.0	76.1	27.0
<i>Cedrorum azoricus azoricus</i>	5	43.8	94.5	59.5	50.7	20.3
<i>Trechus terceiranus</i>	10	15.5	93.8	55.8	78.3	27.5
<i>Trechus terrabravensis</i>	6	40.0	92.9	61.5	52.9	18.8

Empirical validation of predictive maps for *Trechus terceiranus*. While we were developing this chapter, new information on the distribution of *T. terceiranus* has been included in the ATLANTIS database (I. R. Amorim, unpublished data), corresponding to four new ATLANTIS 500x500 grid cells. We have evaluated the performance of both, BIOCLIM and BioMapper for this species by observing their predictions in these four cells (see Table 4). Only one of the four points was placed in a place identified as Effectively Suitable Area by the ‘restrictive’ BIOCLIM estimation, with the other three placed in sites identified as Potentially Suitable Areas by the ‘extended’ estimation. Such underestimation of the ‘restrictive’ BIOCLIM is consistent with the low number of points used for the development of the model. As commented before, it is unrealistic to assume that we have captured the whole range of environmental conditions for the areas inhabited by *T. terceiranus* after concentrating on just a few points. The performance of the BioMapper predictive map was also poor, because one point was even placed in an area with a predicted Habitat Suitability of only 20%. Thus, the presence of the species is not accurately predicted neither by the ‘restrictive’ BIOCLIM nor by BioMapper. Only the distribution area

Validação empírica dos mapas preditivos para *Trechus terceiranus*. Enquanto se desenvolvia este capítulo, novas informações acerca da distribuição de *T. terceiranus* foram incluídas na base de dados ATLANTIS (I. R. Amorim, dados não publicados), correspondendo a quatro novas células ATLANTIS de 500x500 m. Avaliou-se o desempenho dos dois programas utilizados, BIOCLIM e BioMapper, para esta espécie, analisando-se o seu desempenho nas novas quatro células confirmadas com presença (ver Quadro 4). Apenas um dos quatro pontos foi colocado num local identificado como Área Efectivamente Adequada pela estimativa “restritiva” BIOCLIM, enquanto as outras três foram colocadas em locais identificados como Áreas Potencialmente Adequadas pela estimativa “alargada”. A subestimação do modelo “restritivo” é consistente com o baixo número de pontos usado no desenvolvimento do modelo. Tal como foi comentado antes, é irrealista assumir que foi captada toda a amplitude de condições nas áreas habitadas por *T. terceiranus*, já que foram usados poucos pontos. O desempenho do mapa preditivo de BioMapper também foi fraco, tendo inclusivamente um dos pontos sido locado numa área com Adequação de Habitat apenas de 20%. Assim, a presença desta espécie não foi adequadamente estimada nem pelo BIOCLIM “restritivo” nem pelo BioMapper e apenas a área

Quadro 4. Validação empírica dos mapas preditivos para *Trechus terceiranus*, desenvolvidos com BIOCLIM e BioMapper (Figs. 4 e 7, respectivamente). As quatro células são quadrículas de 500x500 m do programa ATLANTIS (tal como na notação UTM 1km²) que apresentam novas citações para a espécie (I.R. Amorim, dados não publicados), que não foram usados no desenvolvimento dos mapas preditivos. PS e ES são categorias destas células no mapa preditivo BIOCLIM (ver texto), respectivamente, Áreas Potencialmente Adequadas (BIOCLIM “alargado”) e Áreas Efectivamente Adequadas (BIOCLIM clássico). Os valores de BioMapper são os valores que representam a Adequação de Habitat nesse mapa preditivo.

Table 4. Empirical validation of the *Trechus terceiranus* predictive maps, developed with BIOCLIM and BioMapper (Figs. 4 and 7, respectively). The four cells are 500x500 m ATLANTIS squares (as in the UTM 1 km² notation) that host newly obtained sites of the species (I.R. Amorim, unpublished data), which were not used for the development of the predictive maps. PS and ES are the categories of these cells in the BIOCLIM predictive map (see text), namely Potentially Suitable Areas (‘extended’ BIOCLIM) and Effectively Suitable Areas (classical BIOCLIM). BioMapper scores are the Habitat Suitability scores of each cell in such predictive map.

Cell	BIOCLIM	BioMapper
26S7892-1	PS	20.52
26S7790-1	PS	59.16
26S7789-3	PS	77.2
26S7687-4	ES	88

de distribuição calculada com o programa BIOCLIM “alargado” inclui estes quatro novos pontos. Estas estimativas parecem prever bem a distribuição desta espécie, contudo, não há qualquer estimativa acerca da predição das ausências da espécie. Apenas novas amostragens padronizadas do Meio Subterrâneo Superficial (MSS), um dos habitats onde a espécie ocorre, poderão fornecer informação adicional acerca da presença da espécie e acerca das suas verdadeiras ausências, e permitir clarificar como é que as previsões “alargadas” de BIOCLIM se ajustam à distribuição real desta espécie no subsolo da Terceira.

Apesar dos padrões apresentados via BioMapper poderem fazer sentido numa primeira observação, a escassez dos dados resultou num modelo de baixa confiança. Em resumo, as quatro espécies estão presentes em células estimadas como de pouca adequação, de modo que estes mapas não podem ser utilizados para extrapolar as distribuições das quatro espécies endémicas estudadas. Apenas as previsões “alargadas” efectuadas pelo programa BIOCLIM parecem incluir todos os novos pontos de presença. Torna-se, pois necessária informação adicional para obter mapas mais precisos na descrição actual destas espécies.

4. Problemas e vantagens da modelação preditiva da Adequação de Habitat

As metodologias SIG e a estatística actual podem permitir o estudo e a cartografia das respostas espaciais de espécies de interesse ou importantes em termos de conservação, como aconteceu com as quatro espécies de escaravelhos endémicos que têm vindo a ser analisadas neste trabalho. Contudo, tal como foi observado no exemplo anterior, muitos problemas podem ser detectados ao longo do processo de modelação. A acumulação destes problemas pode questionar tanto a precisão dos mapas preditivos como a sua utilidade. Este trabalho mostra que, apesar da informação obtida pelo programa ATLANTIS poder ser muito útil *a priori* para a investigação da biodiversidade e avaliação da conservação, trabalho adicional pode ser necessário

predicção pelo ‘extended’ BIOCLIM inclui estes novos quatro pontos. Assim, tal estimativa parece prever bem a distribuição desta espécie. Contudo, não se faz qualquer avaliação acerca de como se prevê a ausência da espécie. Portanto, amostragem adicional padronizada do MSS substrato (um dos habitats onde esta espécie habita), que permita obter pontos adicionais de presença e verdadeiras ausências, irá clarificar como se ajustam as previsões do ‘extended’ BIOCLIM à distribuição real desta espécie no ambiente subterrâneo.

Embora os padrões mostrados nos mapas BioMapper possam fazer sentido numa primeira análise visual, a escassez dos dados resultou numa baixa fiabilidade do modelo. Em suma, as quatro espécies estão presentes em células previstas como pouco adequadas, pelo que estes mapas não podem ser utilizados para extrapolar as distribuições das quatro espécies endémicas estudadas. Apenas o ‘extended’ BIOCLIM parece incluir todos os novos pontos de presença. É necessária mais informação para obter mapas que descrevam a distribuição real destas espécies.

4. Pitfalls and advantages of predictive modelling of Habitat Suitability

Actual statistical and GIS methodologies may allow the study and mapping of the spatial responses of the species of interest or conservation concern, as happened with the four endemic beetle species which were analysed here. However, as we have seen in the example, many problems have been found during the process. Such accumulation of problems could question both the accuracy of the predictive maps, and their utility. Our work shows that, although ATLANTIS information could be very useful *a priori* for biodiversity investigation and conservation evaluation, additional work may be necessary to improve its utility and accuracy in representing spatial patterns of Azorean biodiversity. At present, such problems may be seen as minor drawbacks that can easily be overcome.

Many times, the absence of good information has led land managers to rely in their decisions on the previously gathered knowledge of several other experts. However, using solely the assessment of experts to determine the distribution of species in the development of conservation programmes is, to say the least, risky, and will probably result in future management errors and failures.

In a recent study, Seoane *et al.* (2005) demonstrate that distribution models built on statistics can perform with greater accuracy than the assumptions of experts. Refining species distribution models when they are not accurate enough is more effective than drawing distribution maps from scratch based on the knowledge of a given expert.

Using good quality data to develop management strategies improves their successful application; as they are taken from reliable information, such decisions are more likely to be effective for the long term. Thus, further investment in new survey campaigns to obtain more accurate information is preferable to supplementing current fragmentary knowledge with the aid of experts.

Although economic costs may be higher in the short term, the expected gains are best in terms of the ratio concerning costs and conservation success. We enumerate three guidelines to improve both the data available, and the methodologies used to analyse it.

Quality of GIS data. Both the amount and the spatial resolution of GIS environmental information about Terceira Island are of high quality. Almost all commonly mapped environmental variables were available, so an optimal GIS database for this island needs little additional information. Similar GIS databases for the rest of the Azorean islands will assure a good use of the ATLANTIS data in the future. In this case, data problems were only associated to the lack of specific information about several characteristics of the niches of the species.

para melhorar a sua utilidade e precisão na representação espacial dos padrões de biodiversidade nos Açores. Presentemente, tais problemas podem ser considerados como pequenas fragilidades da base de dados, aliás, facilmente ultrapassáveis.

Muitas vezes, a ausência de informação de confiança leva os gestores a apoiar-se em conhecimento recolhido por outros especialistas. Contudo, a utilização exclusiva das avaliações dos peritos para determinar a distribuição das espécies no desenvolvimento de programas de conservação é, no mínimo, arriscada e poderá resultar em erros e falhas de gestão. Num estudo recente, Seoane *et al.* (2005) demonstraram que os modelos de distribuição baseados em estatísticas apresentam desempenhos mais correctos do que os baseados em opiniões de peritos. Refinar modelos de distribuição das espécies quando estes não são suficientemente correctos é mais eficaz do que desenhar mapas de distribuição a partir do zero, apenas a partir do conhecimento de um dado perito. O uso de dados de boa qualidade para desenvolver estratégias de gestão melhora o sucesso da sua aplicação; e se partem de informação de confiança, essas decisões são provavelmente mais eficazes durante mais tempo. Assim, o investimento adicional em novas campanhas de campo é preferível ao aumento de conhecimento fragmentado com a ajuda de peritos. Apesar dos custos económicos poderem ser superiores a curto prazo, os ganhos esperados são maiores em termos da razão entre o custo efectivo e o sucesso de conservação. Seguidamente enumeram-se três directivas para melhorar as bases de dados disponíveis, bem como as metodologias utilizadas para as analisar.

Qualidade dos dados SIG. Tanto a quantidade como a resolução espacial do ambiente SIG acerca da ilha Terceira são de grande qualidade. Quase todas as variáveis ambientais geralmente cartografadas se encontravam disponíveis, de modo que uma base de dados SIG óptima necessita de pouca informação adicional, nesta ilha. Bases de dados de qualidade semelhante para as restantes ilhas do arquipélago assegurarão um bom uso dos dados do programa ATLANTIS, no futuro. Neste caso, os

problemas de dados estiveram apenas associados à falta de informação específica acerca de várias características do nicho das espécies.

Um trabalho recente e não publicado, Chefaoui (2005) mostra que os resultados da modelação preditiva de uma espécie herbívora são francamente melhorados quando se inclui no modelo, informação específica acerca da distribuição das espécies vegetais de que a espécie se alimenta. Os mapas de distribuição potencial de uma emblemática borboleta ibérica, *Graellsia isabelae*, desenvolvidos a partir de dados ambientais comuns (características do solo e do clima), melhoraram muito quando os dados de distribuição da espécie de *Pinus* em que esta borboleta se alimenta (dados da versão actualizada do Mapa de Florestas Digital Espanhol; Ruiz de la Torre 2002) foram incluídos como preditores.

Esta informação adicional, adequada ao conhecimento dos requisitos de cada espécie, deve permitir produzir melhores mapas dos quatro escaravelhos endémicos agora estudados. Por exemplo, *T. terrabravensis* é provavelmente uma espécie húmida, encontrada em sistemas complexos de fracturas e buracos profundos dos terrenos basálticos das florestas da Terra Brava e Caldeira da Serra de Santa Bárbara, que estão cobertos por um denso material de musgos e fetos produzindo um solo muito ensombrado (Borges *et al.* 2004). Por outro lado, a espécie parece preferir folhada dominada pelas espécies de louro (*Laurus azorica*) e azevinho (*Ilex perado* ssp. *azorica*) da Macaronésia. Assim, a inclusão da informação acerca da distribuição de solos com fracturas de grandes dimensões, bem como a distribuição das florestas nativas dominadas por árvores com folhas grandes, melhorariam certamente a precisão do mapa preditivo. Do mesmo modo, por exemplo, o conhecimento de dados acerca da distribuição do tipo de floresta onde *C. azoricus azoricus* habita, ou acerca da compactação do solo que pode afectar a distribuição de *T. terceiranus*, pode melhorar a precisão dos seus modelos. A disponibilidade de informação exacta sobre a composição e características da vegetação e tipos de solo parecem fundamentais para a utilização dos dados ATLANTIS. A obtenção e/ou disseminação dessa informação deve consequentemente ser encorajada.

In a recent unpublished work, Chefaoui (2005) shows that the results of the predictive modelling of a plant-eating species are largely improved when specific information on the observed distribution of vegetation species where the species feeds is included in the set of predictors.

The potential distribution maps of an emblematic Iberian butterfly species, *Graellsia isabelae*, developed from common environmental data (climate and soil characteristics), were highly improved when information about the distribution of the *Pinus* species where this species feeds (coming from the updated version of the Spanish Digital Forests Map; Ruiz de la Torre 2002), were used as predictors.

Such additional information, suited to the knowledge about the requirements of each species, should allow us to produce better maps of the four endemic beetles here studied. For example, *T. terrabravensis* is probably a litter species, found in the complex system of cracks and deep holes of the basaltic terrain of the forests in Terra Brava and the Caldeira de Santa Bárbara, which are covered by a dense carpet of mosses and ferns that produce a shady ground floor (Borges *et al.* 2004).

Moreover, the species seems to prefer leaf litter dominated by the Macaronesian Laurel (*Laurus azorica*) and the Azorean Holly Tree (*Ilex perado* ssp. *azorica*).

Thus, including information about the distribution of soils with large crevices, as well as the distribution of large-leaf dominated native forests used for his model, will improve the accuracy of the predictive map. In the same way, data on *e.g.* the distribution of the type of forest where *C. azoricus azoricus* inhabits, or on the soil compactness that may affect *T. terceiranus* distribution, will improve the reliability of their respective models.

The availability of accurate information about the composition and characteristics of vegetation and soil types appears to be a keystone for the use of ATLANTIS data.

The gathering and/or dissemination of such information should consequently be encouraged.

Quality and quantity of biological data. As we have seen, the exhaustive compilation of all the information available in current literature and collections, it is not enough to describe accurately the species distribution patterns of the studied endemics.

More information is needed about the sites where the species are present, as well as about where they are truly absent. The only exhaustive arthropod sampling carried out in Terceira is that of the BALA project (Borges *et al.* 2000, 2004, 2005a, b, c).

This survey is restricted to native forest remnants, thus limiting current knowledge on arthropod biodiversity patterns to these habitats. To improve ATLANTIS data, further surveys on other habitats are needed. By adopting a well-developed survey planning, little additional sampling effort can result in a high improvement of the utility of this database.

The new transects of BALA that are currently being sorted out will help in the resolution of parts of this problem, as well as the sampling programme conducted by F. Dinis in different habitats in Terceira Island. Following the protocol developed by Hortal & Lobo (2005) to select grid cells for sampling, the environmental coverage of the surveyed areas will allow obtaining reliable predictive maps with a limited set of areas and little additional effort. Dinis *et al.* (in preparation) have developed such a design for Terceira's pasturelands and exotic forests, and a number of transects similar to that of the BALA project have been carried out in 2004, and will be completed in 2005.

Distributional data obtained from such surveys will surely fill in many of the current gaps in ATLANTIS data. However, in order for this database to be reliable and useful, additional investment on biodiversity surveys is needed to cover all habitats in the several islands. Typically, the little cost of such sampling effort would result in an important improvement of the quality of such database.

Another main drawback of data in such databases is the lack of information about the absence

Qualidade e quantidade de dados biológicos. Tal como foi apresentado, a compilação exhaustiva de toda a informação disponível na literatura e nas colecções conhecidas não foi suficiente para descrever com precisão a distribuição dos padrões das espécies endémicas estudadas. É necessária mais informação acerca dos locais onde as espécies estão presentes, e também acerca daqueles onde elas se encontram verdadeiramente ausentes. A única amostragem de artrópodes exhaustiva e sistemática efectuada na ilha Terceira foi efectuada no âmbito do Projecto BALA (Borges *et al.* 2000, 2004, 2005 a, b, c), que estudou os fragmentos de floresta natural dos Açores, limitando o conhecimento dos padrões da biodiversidade de artrópodes a estes habitats. Para melhorar os dados do ATLANTIS, são necessárias outras amostragens noutros habitats. Adoptando um plano de investigação cuidadoso, um esforço de amostragem relativamente reduzido pode resultar em melhorias significativas da utilidade desta base de dados. Os novos transectos do Projecto BALA, que estão neste momento a ser triados, assim como os programas de amostragem conduzidos por F. Dinis em diferentes habitats da ilha Terceira, hão-de contribuir para a solução deste problema. Assim, seguindo o protocolo desenvolvido por Hortal & Lobo (2005) para seleccionar células de amostragem, a cobertura ambiental das áreas amostradas permitirá obter mapas preditivos de maior confiança com um conjunto relativamente pequeno de áreas e pouco esforço adicional. Dinis *et al.* (em preparação) desenvolveram um protocolo para as pastagens e florestas de espécies exóticas e um número de transectos semelhante aos do projecto BALA foram montados em 2004 e mais serão montados em 2005. Os dados de distribuição obtidos destes estudos poderão preencher as lacunas existentes nos dados ATLANTIS. Contudo, para que esta base de dados seja da maior confiança e utilidade, são necessários investimentos adicionais em estudos de biodiversidade para todos os habitats das várias ilhas. Tipicamente, o pequeno custo de semelhante esforço de amostragem resultaria numa melhoria importante da qualidade dessa base de dados.

Outra limitação dos dados neste tipo de bases de dados é a falta de informação acerca da ausência

de espécies de uma determinada área ou quadrícula (ver acima). Os dados disponíveis para as ausências, bem como informação acerca das condições de locais inapropriados para as espécies (as suas restrições ambientais), podem ser incluídos no processo de modelação, melhorando assim a descrição quantitativa do nicho ecológico. Por outro lado, a utilização de dados de ausência torna possível a aplicação de outras técnicas de modelação que provaram ser mais robustas e de maior confiança do que os métodos que dependem apenas das presenças, tais como, por exemplo, regressões logísticas (Brotons *et al.* 2004; Lehmann *et al.* 2002; Reineking & Schröder 2003). Estes dados podem ser obtidos de duas maneiras: i) durante o trabalho de campo, registando as áreas onde a espécie foi intensivamente procurada, mas não foi encontrada; ou ii) aquando da determinação das unidades territoriais com esforços de amostragem exaustivos e/ou inventários mais ou menos completos (*e.g.* Soberón & Llorente 1993; Lobo & Martín-Piera 2002; Jiménez-Valverde & Hortal 2003; ou Hortal *et al.* 2004). Contudo, quando se utilizam os dados de uma base de dados biológica, é por vezes difícil avaliar qual o real esforço de amostragem efectuado em cada célula, e até que ponto se completou a análise em cada unidade territorial (*e.g.* versão das ilhas Canárias da base de dados ATLANTIS; J. Hortal, J.M. Lobo e A. Jiménez-Valverde, dados não publicados). Deste modo, recomenda-se que seja reunida toda a informação relevante quer durante as amostragens, quer durante a digitalização das bases de dados, de modo a estimar o esforço de amostragem de cada célula e, assim, garantir o seu melhor uso. O tempo dispendido na quantificação do esforço de amostragem em cada célula será amplamente compensado. Isto significa que se deve sempre escrever informações acerca do esforço de amostragem nos livros de campo e/ou etiquetas das amostragens (assim como nas publicações que derivem dessas fontes), e deve incluir-se tal informação na base de dados, que depois permitirá evidenciar um retrato muito mais fiel dos padrões de biodiversidade.

of a species in a given area or grid cell (see upwards). Available data on the absences as well as, information about the conditions of places inhospitable to the species (its environmental restrictions) can be included in the modelling procedure, thus improving the quantitative description of the entire environmental niche. Moreover, using absence data makes it possible to apply other modelling techniques which have proved to be more robust and reliable than methods which rely only on presences such as, for example, logistic regressions (Brotons *et al.* 2004; Lehmann *et al.* 2002; Reineking & Schröder 2003). Such data can be obtained in two ways: i) during field work, while recording these areas where a species has been intensively searched for, and has not been found; or ii) while determining the territorial units with exhaustive sampling efforts and/or more or less complete inventories (*e.g.* Soberón & Llorente 1993; Lobo & Martín-Piera 2002; Jiménez-Valverde & Hortal 2003; or Hortal *et al.* 2004).

However, when one uses the data from a biological database it is sometimes difficult to measure true sampling effort which were carried out in each cell, and even the completeness of the survey in these territorial units (*e.g.* the Canarian version of ATLANTIS database; J. Hortal, J.M. Lobo and A. Jiménez-Valverde, unpublished data). Therefore, it is recommended to gather relevant information both during the surveys, and during the digitalization of the database, in order to adequately assess the sampling effort carried out in a cell, and to guarantee its success. It is well worth spending some extra time on quantifying the amount of sampling effort carried out during each field journey. This means one should write information about the amount of sampling effort in field notebooks and/or on sample labels (as well as in the publications derived from such sources), and one should include such information in the database, which then ensures that one can obtain a much better picture of biodiversity patterns.

Methodological developments. After having taken into account these drawbacks associated to data gathering, the reliability of the predictive maps developed from the ATLANTIS data will surely be high for many of the species of interest. However, current predictive modelling methodologies can be improved in many ways. In this work we have developed maps of the potential distribution of these four species. However, as discussed before, the real distribution of many species is affected by other factors, not only by its niche.

Due to the joint effect of i) historical factors, that produce the exclusion of species from several areas, and ii) population spatial dynamics, that usually makes the populations of a species to show a spatially aggregated pattern. This means that it is more probable to find a population as the distance to other populations diminishes.

Even if one takes into consideration the possible sampling effort gaps, it is more probable that unknown populations are placed nearer currently known populations than in areas far from current presence points (see discussion above). Further-more, the populations inhabiting nearby areas can easily establish a flux of migrant individuals which enhances the persistence of populations in suboptimal or disturbed areas (Araújo & Williams 2000).

Due to this spatially autocorrelated pattern (*i.e.* spatially aggregated), including the spatial distance to currently known populations as a variable during the development of Habitat Suitability maps produces a better representation of the true distribution of species (J. M. Lobo unpublished data).

In addition, as the coverage of known absences is scarce, Habitat Suitability models and vegetation maps can be used to identify areas where the species is definitely absent due to the existence of environmental conditions or habitats which are unsuitable for the species.

This means one needs to build predictive models with methods based on presences (such as the one used in this work) in order to obtain “pseudo-absences” and afterwards, with these

Desenvolvimentos metodológicos. Depois de considerar as limitações associadas à recolha dos dados, a confiança dos mapas preditivos desenvolvidos a partir dos dados do ATLANTIS será certamente elevada para muitas das espécies de interesse. Contudo, as metodologias de modelação que existem presentemente podem ainda ser melhoradas de muitos modos. Neste trabalho foram desenvolvidos mapas de distribuição potencial para quatro espécies. Contudo, tal como foi discutido anteriormente, as reais distribuições de muitas espécies são afectadas por outros factores, que não apenas o seu nicho ecológico, nomeadamente, o efeito conjunto dos i) factores históricos, que produzem a exclusão de espécies de várias áreas, e ii) dinâmica espacial das populações, que geralmente pode levar a que as populações possuam padrões espaciais agregados. Isto significa que é mais provável encontrar uma determinada população à medida que a distância a outras populações diminui. Mesmo que se considerem as lacunas no esforço de amostragem, é mais provável que populações desconhecidas estejam colocadas mais próximo das populações já conhecidas do que em áreas afastadas dos pontos de presença anteriormente assinalados (ver discussão acima). Além disso, as populações que estão localizadas em áreas próximas podem mais facilmente estabelecer fluxos de indivíduos migrantes que melhoram a persistência das populações em áreas degradadas ou com perturbações (Araújo & Williams 2000). Devido a este padrão espacial autocorrelacionado (*i.e.* espacialmente agregado), a inclusão da variável “distância espacial às populações conhecidas num determinado momento” na produção dos mapas de Adequação de Habitat, melhora a representação da verdadeira distribuição da espécie (J. M. Lobo, dados não publicados). Além disso, quando o conhecimento de ausências reais é escasso, os modelos de Adequação de Habitat e os mapas de vegetação podem ser utilizados para identificar áreas onde as espécies estejam definitivamente ausentes devido à existência de condições ambientais ou habitats não que são adequados para as espécies. Isto significa que é necessário desenvolver modelos preditivos com métodos baseados em presenças (tal como os que foram

utilizados neste trabalho), de modo a obter pseudo-ausências e, num segundo momento, com esses zeros “artificiais” e presenças conhecidas, seria necessário gerar modelos preditivos com técnicas diferentes e mais robustas (ver por exemplo, Zaniewski *et al.* 2002; Engler *et al.* 2004). Um protocolo de modelação incluindo a avaliação desses dados e uma metodologia mista de predição será aplicada no futuro para melhorar os dados de distribuição de novas versões do ATLANTIS.

5. Conclusões

Utilizando a informação da base de dados ATLANTIS, foi possível caracterizar os nichos ambientais e cartografar as distribuições potenciais de quatro escaravelhos endémicos dos Açores. Contudo, embora os mapas de predição desenvolvidos forneçam uma visão esquemática dos principais padrões de distribuição espacial, mostrando a distribuição potencial das espécies, a sua precisão não é suficientemente adequada em relação às necessidades em gestão da conservação. Devido à escassez dos dados, a cobertura observada dos nichos é selectiva e, portanto, produz predições potencialmente enviesadas. Esta falta de precisão é inquestionavelmente a principal limitação destes modelos.

São propostas diversas maneiras de melhorar os dados actualmente introduzidos no programa ATLANTIS e os mapas preditivos da distribuição espacial das espécies. Foram usados como exemplo quatro espécies relativamente bem conhecidas e mesmo assim foram reveladas algumas falhas do procedimento. Deste modo, o conhecimento acerca da distribuição e diversidade da maioria das espécies de artrópodes menos conhecidas é obviamente escasso e enviesado. Maior número de amostragens é necessário para obter um melhor conhecimento da cobertura dos padrões de distribuição dos artrópodes da Terceira. Um delineamento adequado deste trabalho de campo pode permitir a maximização da cobertura da ilha. Enquanto os estudos de pastagens (a cobertura vegetal mais comum da ilha) e florestas exóticas estão neste momento a ser realizadas, outros habitats podem necessitar de amostragem adicional. Foram também identificadas outras limita-

“artificial” zeros and known presences, one needs to generate predictive models with different, more robust techniques (see, for example, Zaniewski *et al.* 2002; Engler *et al.* 2004). A modelling protocol including such data assessment and a mixed predictive methodology will be applied in the future to improve the distributional data of the next versions of ATLANTIS.

5. Concluding remarks

While using information from the ATLANTIS database, we have been able to characterize the environmental niches and map the potential distributions of four Azorean endemic beetles. However, although these predicted maps provide a schematic view of the main spatial patterns depicting the potential distribution of the species, their reliability is not adequate enough with regard to the accuracy needed for management purposes. Due to data scarceness, the observed coverage of the niches is selective and, therefore, produces potentially biased spatial predictions. This lack of accuracy is clearly the most important drawback of the models.

We propose several ways to improve the current ATLANTIS data and the predictive maps of spatial distribution. We have used as an example four relatively well-known species, and many drawbacks have appeared. Thus, our knowledge about the distribution and diversity of the majority of lesser-known arthropod species is obviously scarce and biased. More sampling effort on arthropod populations is needed to obtain a better coverage of the spatial patterns of their distribution in Terceira.

An adequate spatial design of such surveys may allow the maximization of such coverage. While studies about pasturelands (the most common land cover type in the island) and exotic forests in Terceira are currently under way, other habitats may need additional sampling. We have also identified other pitfalls on how data is gathered, that can be avoided by i) recording

additional information on the absences during the survey, ii) exhaustively including such information in the ATLANTIS database, and iii) the analytical identification of areas where the species is certainly absent due to unsuitable habitat conditions.

Additional improvements on GIS data and, more importantly, methodological developments are expected to produce more reliable maps, which should prove useful for conservation and ecological studies.

6. Acknowledgements

We wish to thank Regina Meneses for her kind review of writing and style of the English version. JH was supported by a Portuguese FCT “Fundação para a Ciência e Tecnologia” grant (BPD/20809/2004), and by the Fundación BBVA project “Yámana - Diseño de una red de reservas para la protección de la biodiversidad en América del Sur Austral utilizando modelos predictivos de distribución con taxones hiperdiversos”. FD was supported also by a FCT grant (BD/13197/2003). AJ-V holds a CSIC/MNCN/Comunidad de Madrid grant. JH, AJ-V and JML had additional support from the Spanish MEC project CGL2004-04309/BOS. Climate data was obtained from Project CLIMAAT, PIC - INTERREG_3B (MAC 2.3/A3). Digital information of Terceira was obtained within Project ATLÂNTICO – INTERREG IIIB, with permission of “Instituto Geográfico do Exército” under contract nº 047/CCO/2003.

ções no modo de obter dados, que podem ser evitadas se i) houver registo adicional de informação acerca das ausências das espécies durante a amostragem; ii) esta informação for exaustivamente incluída na base de dados ATLANTIS; e iii) a identificação analítica das áreas de onde a espécie está ausente, devido a condições inadequadas do habitat. Melhorias adicionais de dados SIG e, mais importante, desenvolvimentos metodológicos poderão produzir mapas de maior confiança, que poderão ser úteis para estudos ecológicos e de conservação.

6. Agradecimentos

Gostaríamos de agradecer a amabilidade de Regina Meneses pela revisão e correcção da versão inglesa deste capítulo. JH foi suportado pela bolsa Post-Doc da FCT (Fundação para a Ciência e Tecnologia) BPD/20809/2004, e pela Fundación BBVA projecto “Yámana - Diseño de una red de reservas para la protección de la biodiversidad en América del Sur Austral utilizando modelos predictivos de distribución con taxones hiperdiversos”. FD foi suportado pela Bolsa de Doutoramento da FCT BD/13197/2003. AJ-V possui uma bolsa da Comunidade Autónoma de Madrid (CSIC/MNCN). JH, AJ-V e JML receberam igualmente apoios do projecto espanhol MEC (CGL2004-04309/BOS). Os dados climáticos foram obtidos do projecto CLIMAAT, PIC - INTERREG_3B (MAC 2.3/A3). A informação digital da Terceira foi obtida no âmbito do projecto ATLÂNTICO – INTERREG IIIB, com autorização do Instituto Geográfico do Exército, tendo por base o contrato de cedência de dados nº 047/CCO/2003.

7. Bibliografia (References)

- Andelman, S.J. & Fagan, W.F. (2000) Umbrellas and flagships: Efficient conservation surrogates or expensive mistakes? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **97**, 5954-5959.
- Anderson, R.P. (2003) Real vs. Artefactual absences in species distributions: tests for *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, **30**, 591-605.
- Anderson, R.P., Peterson, A.T. & Gómez-Laverde, M. (2002) Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos*, **98**, 3-16.
- Araújo, M.B. (1999) Distribution patterns of biodiversity and the design of a representative reserve network in Portugal. *Diversity and Distributions*, **5**, 151-163.
- Araújo, M.B. (2004) Matching species with reserves - uncertainties from using data at different resolutions. *Biological Conservation*, **118**, 533-538.
- Araújo, M.B., Thuiller, W., Williams, P.H. & Reginster, I. (2005) Downscaling European species atlas distributions to a finer resolution: implications for conservation planning. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 17-30.
- Araújo, M.B. & Williams, P.H. (2000) Selecting areas for species persistence using occurrence data. *Biological Conservation*, **96**, 331-345.
- Austin, M.P. (1998) An ecological perspective on biodiversity investigations: examples from Australian eucalypt forests. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **85**, 2-17.
- Austin, M.P., Nicholls, A.O. & Margules, C.R. (1990) Measurement of the realized qualitative niche: environmental niches of five *Eucalyptus* species. *Ecological Monographs*, **60**, 161-177.
- Azevedo, E.B. (1996) *Modelação do Clima Insular à Escala Local. Modelo CIELO aplicado à ilha Terceira*. PhD Thesis, Universidade dos Açores, Angra do Heroísmo.
- Azevedo, E.B. (2003) *Projecto CLIMAAT - Clima e Meteorologia dos Arquipélagos Atlânticos*. PIC Interreg_IIIB - Mac 2.3/A3.
- Azevedo, E.B., Pereira, L.S. & Itier, B. (1999) Modelling the local climate in island environments: water balance applications. *Agricultural Water Management*, **40**, 393-403.
- Beaumont, L.J., Hughes, L. & Poulsen, M. (2005) Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modelling*, in press.
- Borges, P.A.V., Aguiar, C., Amaral, J., Amorim, I.R., André, G., Arraiol, A., Baz, A., Dinis, F., Enghoff, H., Gaspar, C., Ilharco, F., Mahnert, V., Melo, C., Pereira, F., Quartau, J.A., Ribeiro, S., Ribes, J., Serrano, A.R.M., Sousa, A.B., Strassen, R.Z., Vieira, L., Vieira, V., Vitorino, A. & Wunderlich, J. (2005b) Ranking protected areas in the Azores using standardized sampling of soil epigeal arthropods. *Biodiversity and Conservation*, **14**, 2029-2060.
- Borges, P.A.V., Azevedo, E.B. & Borba, A. (2005c) Biodiversidade e conservação da natureza em ilhas oceânicas: o caso dos Açores. In *Millenium Ecosystem Assessment - Portuguese Edition* (ed E. H. M. Pereira *et al.*), pp. in press. Gradiva, Lisboa.
- Borges, P.A.V., Lobo, J.M., Azevedo, E.B., Gaspar, C., Melo, C. & Nunes, V.L. (2005a) Invasibility and species richness of island endemic arthropods: a general model of endemic vs. exotic species. *Journal of Biogeography*, in press.
- Borges, P.A.V. & Oromí, P. (2005) The Azores. In *Encyclopaedia Biospeologica. Tome Ia Amérique et Europe* (eds C. Juberthie & V. Decu). Société de Biospéologie, Moulis.
- Borges, P.A.V., Serrano, A.R.M. & Amorim, I.R. (2004) New species of cave-dwelling beetles (Coleoptera: Carabidae: Trechinae) from the Azores. *Journal of Natural History*, **38**, 1303-1313.
- Borges, P.A.V., Serrano, A.R.M. & Quartau, J.A. (2000) Ranking the Azorean Natural Forest Reserves for conservation using their endemic arthropods. *Journal of Insect Conservation*, **4**, 129-147.
- Brito, J.C., Crespo, E.G. & Paulo, O.S. (1999) Modelling wildlife distributions: Logistic Multiple Regression vs Overlap Analysis. *Ecography*, **22**, 251-260.
- Brooks, T., da Fonseca, G.A.B. & Rodrigues, A.S.L. (2004a) Protected areas and species. *Conservation Biology*, **18**, 616-618.
-

- Brooks, T., da Fonseca, G.A.B. & Rodrigues, A.S.L. (2004b) Species, data, and conservation planning. *Conservation Biology*, **18**, 1682-1688.
- Brotons, L., Thuiller, W., Araújo, M.B. & Hirzel, A.H. (2004) Presence-absence versus presence-only based habitat suitability models for bird atlas data: the role of species ecology and prevalence. *Ecography*, **27**, 285-298.
- Brown, J.H. (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, **124**, 255-279.
- Brown, J.H. & Lomolino, M.V. (1998) *Biogeography*. Second edition Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Brown, J.H., Stevens, G.C. & Kaufman, D.M. (1996) The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 597-623.
- Busby, J.R. (1991) BIOCLIM - A bioclimate analysis and prediction system. In *Nature Conservation: Cost effective biological surveys and data analysis* (eds C.R. Margules & M.P. Austin). CSIRO, Melbourne.
- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.V. & Díaz, S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**, 234-242.
- Chefaoui, R.M. (2005) *Aplicación de los modelos de distribución potencial a la conservación de una especie protegida: Graellsia isabelae (Lepidoptera: Saturniidae)*. MSc, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Chefaoui, R.M., Hortal, J. & Lobo, J.M. (2005) Potential distribution modelling, niche characterization and conservation status assessment using GIS tools: a case study of Iberian *Copris* species. *Biological Conservation*, **122**, 327-338.
- Clark Labs (2004) *Idrisi Kilimanjaro version 14.02. GIS software package*. Clark Labs, Clark University, Worcester, MA.
- Coope, G.R. (1994) The response of insect faunas to glacial-interglacial climatic fluctuations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **344**, 19-26.
- Cota Rodrigues, F. (2002) *Hidrogeologia da Ilha Terceira (Açores-Portugal)*. PhD Thesis, Universidade dos Açores, Angra do Heroísmo.
- Cowling, R.M., Knight, A.T., Faith, D.P., Ferrier, S., Lombard, A.T., Driver, A., Rouget, M., Maze, K. & Desmet, P.G. (2004) Nature conservation requires more than a passion for species. *Conservation Biology*, **18**, 1674-1676.
- Dark, S.J. (2004) The biogeography of invasive alien plants in California: an application of GIS and spatial regression analysis. *Diversity and Distributions*, **10**, 1-9.
- Debinski, D.M., Ray, C. & Saveraid, E.H. (2001) Species diversity and the scale of the landscape mosaic: do scales of movement and patch size affect diversity? *Biological Conservation*, **98**, 179-190.
- Dennis, R.L.H. & Shreeve, T.G. (2003) Gains and losses of French butterflies: test of predictions, under-recording and regional extinction from data in a new atlas. *Biological Conservation*, **110**, 131-139.
- Dennis, R.L.H., Shreeve, T.G. & Williams, W.R. (1995) Affinity gradients among European butterflies: evidence and historical component to species distributions. *Entomologist's Gazette*, **46**, 141-153.
- Dennis, R.L.H., Sparks, T.H. & Hardy, P.B. (1999) Bias in butterfly distribution maps: the effects of sampling effort. *Journal of Insect Conservation*, **3**, 33-42.
- Dennis, R.L.H. & Thomas, C.D. (2000) Bias in butterfly distribution maps: the influence of hot spots and recorder's home range. *Journal of Insect Conservation*, **4**, 73-77.
- Dimitriadis, S. & Cranston, P.S. (2001) An Australian Holocene climate reconstruction using Chironomidae from a tropical volcanic maar lake. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **176**, 109-131.
- Edwards, J.L., Lane, M.A. & Nielsen, E.S. (2000) Interoperability of biodiversity databases: biodiversity information on every desktop. *Science*, **289**, 2312-2314.
- Eeley, H.A.C., Lawes, M.J. & Piper, S.E. (1999) The influence of climate change on the distribution of indigenous forest in KwaZulu-Natal, South Africa. *Journal of Biogeography*, **26**, 595-617.
- Engler, R., Guisan, A. & Rechsteiner, L. (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.
- Ferrier, S., Watson, G., Pearce, J. & Drielsma, M. (2002) Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. I. Species-level modelling. *Biodiversity and Conservation*, **11**, 2275-2307.
- Fielding, A.H. & Haworth, P.H. (1995) Testing the generality of bird-habitat models. *Conservation Biology*, **9**, 1466-1481.

- Finn, J.A. & Gittings, T. (2003) A review of competition in north temperate dung beetle communities. *Ecological Entomology*, **28**, 1-13.
- Flather, C.H., Wilson, K.R., Dean, D.J. & McComb, W.C. (1997) Identifying gaps in conservation networks: of indicators and uncertainty in geographic-based analysis. *Ecological Applications*, **7**, 531-542.
- Fortin, M.-J., Keitt, T.H., Maurer, B.A., Taper, M.L., Kaufman, D.M. & Blackburn, T.M. (2005) Species' geographic ranges and distributional limits: pattern analysis and statistical issues. *Oikos*, **108**, 7-17.
- Gallagher, S.J., Greenwood, D.R., Taylor, D., Smith, A.J., Wallace, M.W. & Holdgate, G.R. (2003) The Pliocene climatic and environmental evolution of southeastern Australia: evidence from the marine and terrestrial realm. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, **193**, 349-382.
- Gallego, D., Canovas, F., Esteve, M.A., Galian, J. & Schwerdtfeger, F. (2004) Descriptive biogeography of *Tomicus* (Coleoptera : Scolytidae) species in Spain. *Journal of Biogeography*, **31**, 2011-2024.
- Gaston, K.J. (1994) *Rarity*. Chapman & Hall, London.
- Gaston, K.J. (2003) *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press, Oxford.
- Graham, C.H., Ferrier, S., Huettman, F., Moritz, C. & Peterson, A.T. (2004) New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 497-503.
- Graham, R.W. & Grimm, E.C. (1990) Effects of global climate change on the patterns of terrestrial biological communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **5**, 289-292.
- Green, R.E., Balmford, A., Crane, P.R., Mace, G.M., Reynolds, J.D. & Turner, R.K. (2005) A Framework for Improved Monitoring of Biodiversity: Responses to the World Summit on Sustainable Development. *Conservation Biology*, **19**, 56-65.
- Gu, W. & Swihart, R.K. (2004) Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife-habitat models. *Biological Conservation*, **116**, 195-203.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147-186.
- Hanski, I., ed. (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. (1991) Spatial processes. In *Dung Beetle Ecology* (eds I. Hanski & Y. Cambefort), pp. 283-304. Princeton University Press, New Jersey.
- Hawkins, B.A. & Porter, E.E. (2003) Relative influences of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 475-481.
- Hewitt, G.M. (1999) Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**, 87-112.
- Higgins, J.V., Ricketts, T.H., Parrish, J.D., Dinerstein, E., Powell, G., Palminteri, S., Hoekstra, J.M., Morrison, J., Tomasek, A. & Adams, J. (2004) Beyond Noah: Saving species is not enough. *Conservation Biology*, **18**, 1672-1673.
- Hirzel, A.H. (2001) *When GIS come to life. Linking landscape- and population ecology for large population management modelling: the case of Ibex (Capra ibex) in Switzerland*. PhD, University of Lausanne, Lausanne.
- Hirzel, A., Helfer, V. & Métral, F. (2001) Assessing habitat-suitability models with a virtual species. *Ecological Modelling*, **145**, 111-121.
- Hirzel, A.H. & Arlettaz, R. (2003) Modeling habitat suitability for complex species distributions by environmental-distance geometric mean. *Environmental Management*, **32**, 614-623.
- Hirzel, A.H., Hausser, J., Chessel, D. & Perrin, N. (2002) Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, **83**, 2027-2036.
- Hirzel, A.H., Hausser, J. & Perrin, N. (2004a) *Biomapper 3.0 Laboratory for Conservation Biology*. University of Lausanne, Lausanne.
- Hirzel, A.H., Posse, B., Oggier, P.-A., Crettenand, Y., Glenz, C. & Arlettaz, R. (2004b) Ecological requirements of a reintroduced species, with implications for release policy: the Bearded vulture recolonizing the Alps. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 1103-1116.
- Hortal, J., Garcia-Pereira, P. & Garcia-Barros, E. (2004) Butterfly species richness in mainland Portugal: Predictive models of geographic distribution patterns. *Ecography*, **27**, 68-82.

- Hortal, J. & Lobo, J.M. (2001) A preliminary methodological approach to model the spatial distribution of biodiversity attributes. In *Spatio-temporal modelling of environmental processes. Proceedings of the 1st Spanish workshop on spatio-temporal modelling of environmental processes* (eds J. Mateu & F. Montes), pp. 211-229. Publicacions de la Universitat Jaume I, Castelló de la Plana.
- Hortal, J. & Lobo, J.M. (2002) Una metodología para predecir la distribución espacial de la diversidad biológica. *Ecología* (n.s.), **16**, 151-178.
- Hortal, J. & Lobo, J.M. (2005) An ED-based protocol for the optimal sampling of biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, in press.
- Hortal, J., Lobo, J.M. & Martín-Piera, F. (2001) Forecasting insect species richness scores in poorly surveyed territories: the case of the Portuguese dung beetles (Col. Scarabaeinae). *Biodiversity and Conservation*, **10**, 1343-1367.
- Izquierdo, I., Martín, J.L., Zurita, N. & Arechavaleta, M. (2001) *Lista de Especies Silvestres de Canarias. Hongos, Plantas y Animales*. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente, Gobierno de Canarias, Santa Cruz de Tenerife.
- Jiménez-Valverde, A. & Hortal, J. (2003) Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, **8**, 151-161.
- Jiménez-Valverde, A. & Lobo, J.M. (2004) Un método sencillo para seleccionar puntos de muestreo con el objeto de inventariar taxones hiperdiversos: El caso práctico de las familias *Araneidae* y *Thomisidae* (*Araneae*) en la Comunidad de Madrid, España. *Ecología* (n.s.), **18**, 297-308.
- Johnston, C.A. (1999) *Geographic Information Systems in Ecology*. First edn. Blackwell Science, Oxford.
- Kitching, R. (2000) Biodiversity, hotspots and defiance. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 484-485.
- Lawton, J.H. & May, R.M. (1995) *Extinction Rates*. Oxford University Press, Oxford.
- Legendre, P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**, 1659-1673.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical Ecology*. Second english edn. Elsevier, Amsterdam.
- Lehmann, A., Overton, J.M. & Austin, M.P. (2002) Regression models for spatial prediction: their role for biodiversity and conservation. *Biodiversity and Conservation*, **11**, 2085-2092.
- Levine, J.M. & D'Antonio, C.M. (1999) Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, **87**, 15-26.
- Lichstein, J.W., Simons, T.R., Shiner, S.A. & Franzreb, K.E. (2002) Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs*, **72**, 445-463.
- Lloyd, E.F. & Collis, S.K. (1981) *Geothermal Prospection - Ilha Terceira, Açores*. Geological Report. Secretaria Regional do Comércio e Indústria - Laboratório de Geociências e Tecnologia, Ponta Delgada.
- Lobo, J.M. (2000) ¿Es posible predecir la distribución geográfica de las especies basándonos en variables ambientales? In *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PriBES 2000* (eds F. Martín-Piera, J.J. Morrone & A. Melic), pp. 55-68. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza.
- Lobo, J.M., Castro, I. & Moreno, J.C. (2001) Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, **73**, 233-253.
- Lobo, J.M. & Hortal, J. (2003) Modelos predictivos: Un atajo para describir la distribución de la diversidad biológica. *Ecosistemas*, 2003/1.
- Lobo, J.M., Lumaret, J.P. & Jay-Robert, P. (2002) Modelling the species richness of French dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) and delimiting the predictive capacity of different groups of explanatory variables. *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 265-277.
- Lobo, J.M. & Martín-Piera, F. (2002) Searching for a predictive model for species richness of Iberian dung beetle based on spatial and environmental variables. *Conservation Biology*, **16**, 158-173.
- Lomolino, M.V. (2004) Conservation Biogeography. In *Frontiers of Biogeography: new directions in the geography of nature* (eds M.V. Lomolino & L.R. Heaney), pp. 293-296. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Loreau, M., Mouquet, N. & Gonzalez, A. (2003) Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**, 12765-12770.

- Margules, C.R., Austin, M.P., Mollison, D. & Smith, F. (1994) Biological Models for Monitoring Species Decline - Construction and Use of Data-Bases. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **344**, 69-75.
- Marra, M.J., Smith, E.G.C., Shulmeister, J. & Leschen, R. (2004) Late Quaternary climate change in the Awatere Valley, South Island, New Zealand using a sine model with a maximum likelihood envelope on fossil beetle data. *Quaternary Science Reviews*, **23**, 1637-1650.
- Martín-Piera, F. & Lobo, J.M. (2003) Database records as a sampling effort surrogate to predict spatial distribution of insects in either poorly or unevenly surveyed areas. *Acta Entomológica Ibérica e Macaronésica*, **1**, 23-35.
- Molnar, J., Marvier, M. & Kareiva, P. (2004) The sum is greater than the parts. *Conservation Biology*, **18**, 1670-1671.
- Mooney, S. (1997) A fine-resolution paleoclimatic reconstruction of the last 2000 years, from Lake Keilambete, southeastern Australia. *Holocene*, **7**, 139-149.
- Osborne, P.E. & Tigar, B.J. (1992) Interpreting bird atlas using logistic models: an example from Lesotho, Southern Africa. *Journal of Applied Ecology*, **29**, 55-62.
- Palmer, M., Gómez-Pujol, L., Pons, G.X., Mateu, J. & Linde, M. (2003) Noisy data and distribution maps: the example of *Phylan semicostatus* Mulsant and Rey, 1854 (Coleoptera, Tenebrionidae) from Serra de Tramuntana (Mallorca, Western Mediterranean). *Graellsia*, **59**, 389-398.
- Pereira, A.R. (2004) *Esboço Pedológico da Ilha Terceira*. BSc Thesis, Universidade dos Açores, Angra do Heroísmo.
- Pimm, S.L., Gittleman, J.L., Russell, G.J. & Brooks, T.M. (1996) Extinction rates. *Science*, **273**, 293-297.
- Pimm, S.L., Russell, G.J., Gittleman, J.L. & Brooks, T.M. (1995) The future of biodiversity. *Science*, **269**, 347-350.
- Pinheiro, J. (1990) *Estudo dos principais tipos de solos da ilha Terceira-Açores*. PhD thesis, Universidade dos Açores, Angra do Heroísmo.
- Pressey, R.L. (2004) Conservation planning and biodiversity: Assembling the best data for the job. *Conservation Biology*, **18**, 1677-1681.
- Reineking, B. & Schröder, B. (2003) Computer-intensive methods in the analysis of species-habitat relationships. In *GfÖ Arbeitskreis Theorie in der Ökologie* (eds H. Reuter, B. Breckling & A. Mittwollen), pp. 100-117. P. Lang Verlag, Frankfurt.
- Ricklefs, R.E. (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**, 1-15.
- Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (1993) Species diversity: Regional and historical influences. In *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives* (eds R.E. Ricklefs & D. Schluter), pp. 350-363. The University of Chicago Press, London.
- Rodrigues, M.C.M. (2002) *Recursos Hídricos e Património Natural - Aplicação de uma metodologia de suporte ao ordenamento do Sítio de Interesse Comunitário da Zona do Complexo Central da ilha Terceira*. MSc. Thesis, Universidade dos Açores, Angra do Heroísmo.
- Rodríguez, J. (1999) Use of cenograms in mammalian palaeoecology. A critical review. *Lethaia*, **32**, 331-347.
- Rodríguez, J. & Nieto, M. (2003) Influencia paleoecológica en mamíferos cenozoicos: limitaciones metodológicas. *Coloquios de Paleontología*, Vol. Ext. **1**, 459-474.
- Roslin, T. & Koivunen, A. (2001) Distribution and abundance of dung beetles in fragmented landscapes. *Oecologia*, **127**, 69-77.
- Ruiz de la Torre, J. (2002) *Mapa Forestal de España. Escala 1:200.000. Memoria General*. Ministerio de Medio Ambiente. Organismo Autónomo Parque Nacionales, Madrid.
- Scott, J.M. (1998) Large-area mapping of biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **85**, 34-47.
- Scott, J.M., Heglund, P.J., Haufler, J.B., Morrison, M., Raphael, M.G., Wall, W.B. & Samson, F., eds. (2002) *Predicting species occurrences: Issues of accuracy and scale*. Island Press, Covelo, California.
- Segurado, P. & Araújo, M.B. (2004) An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*, **31**, 1555-1568.
- Seoane, J., Bustamante, J. & Díaz-Delgado, R. (2005) Effect of expert opinion on the predictive ability of environmental models of bird distribution. *Conservation Biology*, **19**, 512-522.

- Soberón, J. & Llorente, J. (1993) The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, **7**, 480-488.
- Stockwell, D.R.B. & Peterson, A.T. (2002) Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling*, **148**, 1-13.
- Suarez, A.V. & Tsutsui, N.D. (2004) The value of museum collections for research and society. *Bioscience*, **54**, 66-74.
- Thuiller, W., Brotons, L., Araújo, M.B. & Lavorel, S. (2004) Effects of restricting environmental range data to project current and future species distributions. *Ecography*, **27**, 165-172.
- Tognelli, M.F. & Kelt, D.A. (2004) Analysis of determinants of mammalian species richness in South America using spatial autoregressive models. *Ecography*, **27**, 427-436.
- Whittaker, R.J., Araujo, M.B., Paul, J., Ladle, R.J., Watson, J.E.M. & Willis, K.J. (2005) Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, **11**, 3-23.
- Williams, W.D. & Busby, J.R. (1991) The Geographical-Distribution of *Triops-Australiensis* (Crustacea, Notostraca) in Australia - a Biogeoclimatic Analysis. *Hydrobiologia*, **212**, 235-240.
- Yachi, S. & Loreau, M. (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**, 1463-1468.
- Zaniewski, A.E., Lehmann, A. & Overton, J.M. (2002) Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. *Ecological Modelling*, **157**, 261-280.
- Zurita, N. & Arechavaleta, M. (2003) Banco de datos de Biodiversidad de Canarias. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **32**, 293-294.

