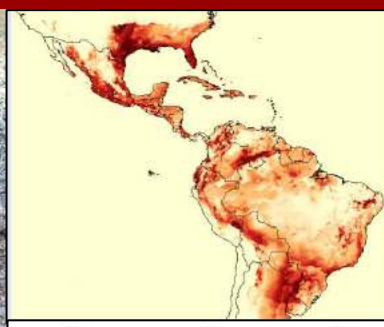
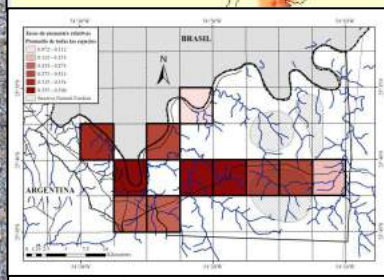
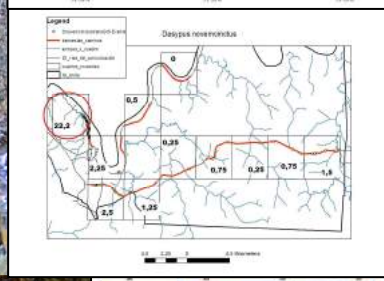
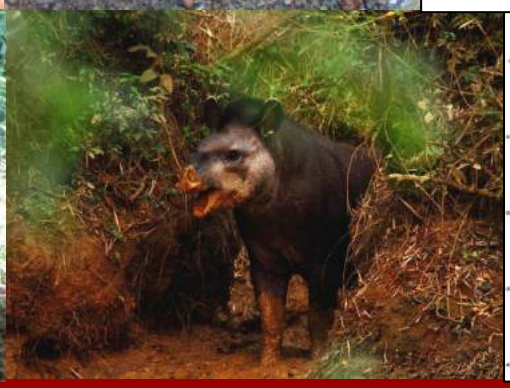
Tesis Doctoral

M.Sc. Guillermo E. Gil y Carbó

Modelos de distribución y su aplicación en la conservación de mamíferos terrestres sudamericanos





Director de Tesis

Dr. Jorge Miguel Lobo

Tutor Académico

Manuel B. Morales Prieto

Madrid, 2017

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS
Programa de Ecología

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS

Programa de Ecología

Modelos de distribución y su aplicación en la conservación de mamíferos terrestres sudamericanos

Memoria presentada para optar al Grado de Doctor por

Guillermo Eduardo Gil y Carbó

Director de tesis

JORGE MIGUEL LOBO
Departamento de Biogeografía y Cambio Global
Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC)

Tutor Académico

MANUEL B. MORALES PRIETO
Departamento Interuniversitario de Ecología
Facultad de Ciencias
Universidad Autónoma de Madrid

Madrid, 2017

A mi padre y mi madre,
quienes, con la palabra y el ejemplo permanente, me inculcaron el valor del estudio y del esfuerzo.

A mi esposa y mis hijos,
los que me acompañaron y apoyaron incondicionalmente en este proyecto personal.

A la memoria de Juan Carlos Chebez.

AGRADECIMIENTOS

A mi director de tesis, Dr. Jorge M. Lobo (CSIC-MNCN), a mi co-director temporario Dr. Alberto Jiménez-Valverde, a mi tutor Manuel Morales Prieto (Dpto. Ecol.-UAM) y a mis directores laborales, la Lic. Paula Cichero (DRNEA-APN) y el Dr. Andrés Bosso (DRNEA-APN), por el total apoyo brindado en la ejecución del presente trabajo. También a los Sres. Juan C. Chebez†, Andrés Bosso y al Dr. Ulyses Pardiñas por brindar generosamente datos aún no publicados y, en el último caso, asesorar sobre datos dudosos. Al personal de la DRNEA-APN ya que su esfuerzo permitió mi dedicación de a este trabajo. Al apoyo fundamental en los muestreos de campo de los Gpques. G. Garzón, L. Giménez, J. Cieslik†, H. García Paz, J. Mackoviak, S. Muñoz, R. Castillo, E. Militello, C. Belloni, J. Calo, O. Cañete, las Bióls. S. Fabri y N. Hilgert. A J. Anfuso y S. Elsegood por el acceso a huellas de animales de cautiverio. A R. Wallace por el envío de Base de Datos Nacional de Mamíferos Medianos y Grandes de Bolivia, en prensa. También a los Sres. D. Tirira, A. Bodrati, R. Arispe, I. Hoermann, M. Rinas, A. Giraudo, P. Crawshaw y J. Rehg por brindar generosamente registros de la especie y/o detalles no publicados. A A. Paviolo, K. DeMatteo y T. de Oliveira por los aportes de sus investigaciones, a J. C. Chebez†, A. Johnson † y E. White, por compartir sus conocimientos de localidades y su fauna, a D. Flores y A. García López, por facilitar la revisión de la colección del MACN-Ma. A O. Lucía Hernández por su colaboración con el GIS. A los Sres. J. Woronovicz, O. Olivera, M. Chudy, V. Zemunich por su disposición y observaciones de campo. A L. Branch y M. Alvarez por corregir traducciones. Este estudio se realizó con el financiamiento de la Administración de Parques Nacionales y del Programa Alban de Alto Nivel de la Unión Europea para América Latina, beca Nº E07D400298AR.

INDICE

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....1

INTRODUCCIÓN GENERAL.....2

El atajo de los modelos de distribución.....5

Los SDMs como herramienta para la conservación.....11

Diseño de reservas y planes de conservación.....12

Evaluación de impacto ambiental y manejo de recursos.....12

Restauración ecológica.....13

Riesgo de impactos de especies invasoras, incluyendo patógenos.....13

Efectos del calentamiento global sobre la biodiversidad y los ecosistemas.....14

Aplicación de SDMs para la conservación en Argentina.....14

OBJETIVOS DE LA TESIS.....15

ÁREA DE ESTUDIO.....17

ESPECIES TRATADAS.....32

Ratón espinoso (*Abrawayaomys chebezi*).....33

Distribución:.....33

Ecología y comportamiento:.....33

Conservación:.....34

Ratón de los campos de Serra do Mar (*Akodon serrensis*).....34

Distribución:.....34

Ecología y comportamiento:.....34

Conservación:.....35

Ratón de Philip Myers (*Akodon philipmyersi*).....35

Distribución:.....35

Ecología y comportamiento:.....35

Conservación:.....35

Ratón hocicudo enano (*Brucepattersonius nov. sp.*).....36

Distribución:.....36
Ecología y comportamiento:.....36
Conservación:.....37
Ratón arborícola colorado (*Juliomys pictipes*).....37
Distribución:.....37
Ecología y comportamiento:.....37
Conservación:.....38
Zorro vinagre (*Speothos venaticus*).....38
Distribución:.....38
Ecología y comportamiento:.....38
Conservación:.....39
Armadillo de nueve bandas *(Dasypus novemcinctus)*.....39
Distribución:.....39
Ecología y comportamiento:.....40
Conservación:.....40
Mapache cangrejero (*Procyon cancrivorus*).....41
Distribución:.....41
Ecología y comportamiento:.....41
Conservación:.....42
Corzuela colorada (*Mazama americana*).....42
Distribución:.....42
Ecología y comportamiento:.....42
Conservación:.....43
Corzuela enana (*Mazama nana*).....43
Distribución:.....44
Ecología y comportamiento:.....44
Conservación:.....44

Pecarí de labios blancos *(Tayassu pecari)*.....44
Distribución:.....45
Ecología y comportamiento:.....45
Conservación:.....45
Pecarí de collar (*Pecari tajacu*).....46
Distribución:.....46
Ecología y comportamiento:.....46
Conservación:.....47
Tapir (*Tapirus terrestris*).....48
Distribución:.....48
Ecología y comportamiento:.....48
Conservación:.....49
Agutí de Azara (*Dasyprocta azarae*).....49
Distribución:.....49
Ecología y comportamiento:.....50
Conservación:.....50
Paca (*Cuniculus paca*).....50
Distribución:.....51
Ecología y comportamiento:.....51
Conservación:.....51
ESTRUCTURA DE LA TESIS.....51
Bibliografía.....52
CAPÍTULO 2. EL USO DE MODELOS PREDICTIVOS DE DISTRIBUCIÓN PARA EL DISEÑO DE MUESTREOS DE ESPECIES POCO CONOCIDAS.....1
Resumen.....2
Abstract.....2
Introducción.....3

Materiales y métodos.....5
Área de estudio:.....5
Especies tratadas:.....7
Datos de presencia:.....8
Modelos de distribución:.....9
Resultados.....15
Abrawayaomys chebezi:.....15
Akodon philipmyersi:.....15
Akodon serrensis:.....15
Brucepattersonius sp.:.....16
Juliomys pictipes:.....16
Discusión.....21
Utilidad de estos modelos en el caso de especies con datos insuficientes:.....21
Fiabilidad de las predicciones:.....22
Resolución de la información utilizada:.....23
Ubicación de nuevas localidades a prospectar:.....24
Disminución del área potencial por efectos antrópicos:.....24
Bibliografía.....26
CAPÍTULO 3. SITUACIÓN DEL ZORRO VINAGRE (SPEOTHOS VENATICUS) EN EL EXTREMO SUR DE SU DISTRIBUCIÓN (ARGENTINA) 1
Resumen.....2
Abstract.....3
Introducción.....4
Métodos.....6
Área de estudio:.....6
Origen de la información biológica:.....7
Modelos de distribución:.....9

Disminución del área de distribución y presencia en área protegidas:.....14

Resultados.....15

Discusión.....21

Bibliografía.....26

CAPÍTULO 4. ¿SON ÚTILES LOS MODELOS DE NICHO ECOLÓGICO REALIZADOS A GRAN ESCALA PARA DETERMINAR LA VARIACIÓN EN LA ABUNDANCIA LOCAL DE ESPECIES EMBLEMÁTICAS? EL CASO DEL PARQUE NACIONAL IGUAZÚ.....1

Resumen.....2

Abstract.....2

Introducción.....3

Materiales y métodos.....7

Datos de abundancia.....7

Datos de presencia.....10

Las variables climáticas.....12

Modelos de nicho ecológico.....12

Análisis de la relación entre favorabilidad ambiental y abundancia.....13

Resultados.....15

Discusión.....18

Bibliografía.....21

Material suplementario.....37

CAPÍTULO 5. RELACIÓN ENTRE VARIABLES AMBIENTALES DE ESCALA LOCAL Y ABUNDANCIAS.....1

Introducción.....2

Materiales y métodos.....7

Área de estudio:.....7

Datos de abundancia:.....8

Variables ambientales:.....12

Presencia del Sistema Ecológico:.....13

Distancia al río Iguazú protegido:.....15
Distancia al río Iguazú desprotegido:.....17
Distancia a los arroyos:.....17
Distancia a barreros:.....18
Distancia a chacras:.....18
Distancia a zonas silvestres:.....19
Distancia a otras áreas protegidas:.....20
Distancia a pinares:.....20
Distancia al aeropuerto:.....21
Distancia a rutas pavimentadas:.....21
Distancia a rutas terradas con tránsito:.....21
Distancia a rutas terradas sin tránsito:.....22
Distancia a senderos:.....22
Distancia a edificios:.....22
Análisis estadístico.....24
Resultados.....28
Dasypus novemcinctus:.....28
Dasyprocta azarae:.....30
Mazama americana:.....32
Mazama nana:.....33
Cuniculus paca:.....33
Procyon cancrivorus:.....35
Tapirus terrestris:.....37
Discusión.....40
Dasypus novemcinctus:.....43
Dasyprocta azarae:.....45
Mazama americana:.....46

Mazama nana:....46

Cuniculus paca:....46

Procyon cancrivorus:....47

Tapirus terrestris:....48

Conclusión....52

Actividades en un ámbito de conservación (dentro del PN Iguazú):....52

Actividades en un ámbito rural tradicional (fuera del PN Iguazú):....52

Actividades en un ámbito de conservación o rural tradicional (dentro o fuera del PN Iguazú):....53

Bibliografía....54

Apéndice I....68

Apéndice II....69

CAPÍTULO 6. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES....1

Identificación de sitios propicios de especies con pocos registros....2

Resumen gráfico de la identificación de sitios propicios de especies con pocos registros....3

Mapeo de la distribución real de especies con muchos registros, amplia distribución, pero baja densidad y poca visibilidad....4

Resumen gráfico del mapeo de la distribución real de especies con muchos registros, amplia distribución, pero baja densidad y poca visibilidad....5

Exploración de la relación entre las abundancias locales y los valores de favorabilidad obtenidos mediante SDMs....6

Resumen gráfico de la exploración de la relación entre las abundancias locales y los valores de favorabilidad obtenidos mediante SDMs....7

Análisis de la asociación, a escala local, entre variables ambientales y las abundancias....8

Resumen gráfico del análisis de la asociación, a escala local, entre variables ambientales y las abundancias....9

Consideraciones finales....11

Bibliografía....12

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

INTRODUCCIÓN GENERAL

El área de distribución de una especie está determinada por factores que operan con diferentes intensidades y a diferentes escalas tanto espaciales como temporales (Gaston, 2003). Una especie habita aquellos lugares en los que las condiciones abióticas le son favorables, en donde la comunidad de especies permite su coexistencia, y en los lugares accesibles que pudieron ser colonizados tanto en tiempos evolutivos como ecológicos (Avise, 2000; Soberón y Peterson, 2005; Barve et al., 2011). Todo este conjunto de factores interactúan dinámicamente para producir la compleja entidad que representa la distribución geográfica de una especie. El rango geográfico es, por tanto, una expresión espacial de la ecología y biología evolutiva de las especies (Brown 1995); los rangos de distribución se desplazan, contraen, expanden y fragmentan en respuesta a los cambios ambientales globales (Guisan et al., 2013). El estudio de los patrones de distribución, por tanto, tiene un alto potencial para proporcionar información relevante que puede ser utilizada para entender la historia evolutiva de una especie (Richards et al., 2007), y también para guiar el manejo de las especies y las políticas de conservación (por ejemplo, Guisan y Thuiller, 2005 o Acevedo et al., en prensa).

Obtener información fiable sobre la distribución de las especies es, por tanto, una cuestión biológica central, tanto desde un punto de vista básico como aplicado (Brown y Lomolino, 1998). En la actualidad, el incremento en la potencia de computación, la existencia de redes mundiales de comunicación, y el desarrollo de los Sistemas de Información Geográfica, ha permitido el surgimiento de diferentes iniciativas destinadas a compilar y visualizar datos masivos de información sobre la distribución de las especies (Guralnick et al., 2007), cuyo ejemplo más destacable puede ser la iniciativa Global Biodiversity Information Facility (GBIF; ver http://www.gbif.org/). Esta información es la fuente básica utilizada para generar mapas

de distribución; sin embargo, el control de la calidad de los datos es un primer paso esencial para poder utilizar dicha información con el objeto de construir mapas de distribución (Chapman, 2005). Los errores debidos a una mala georreferenciación y a sesgos de muestreo son muy comunes, y los registros para los cuales exista alguna duda taxonómica deben ser evaluados de manera crítica (por ejemplo, Dennis et al., 1999; Hortal et al., 2001; Martín Piera y Lobo, 2003; Reutter et al., 2003; Graham et al., 2004; Kadmon et al., 2004; Martínez-Meyer, 2005; Hortal et al., 2008; Jiménez-Valverde et al., 2010). En el momento de georreferenciar, se obtiene una precisión o error del cálculo, ya sea del GPS o de métodos sobre mapas, así los registros se pueden filtrar para conservar sólo aquellos que sean lo suficientemente precisos para el análisis (Jiménez-Valverde et al., 2010). Sea como fuere, los sesgos de muestreo y de compilación de información sobre los rangos de distribución son uno de los problemas fundamentales que nos impiden obtener datos de distribución fiables y que dificultan la realización de modelos de distribución con valor predictivo (Hortal et al., 2008; ver Figura 1).

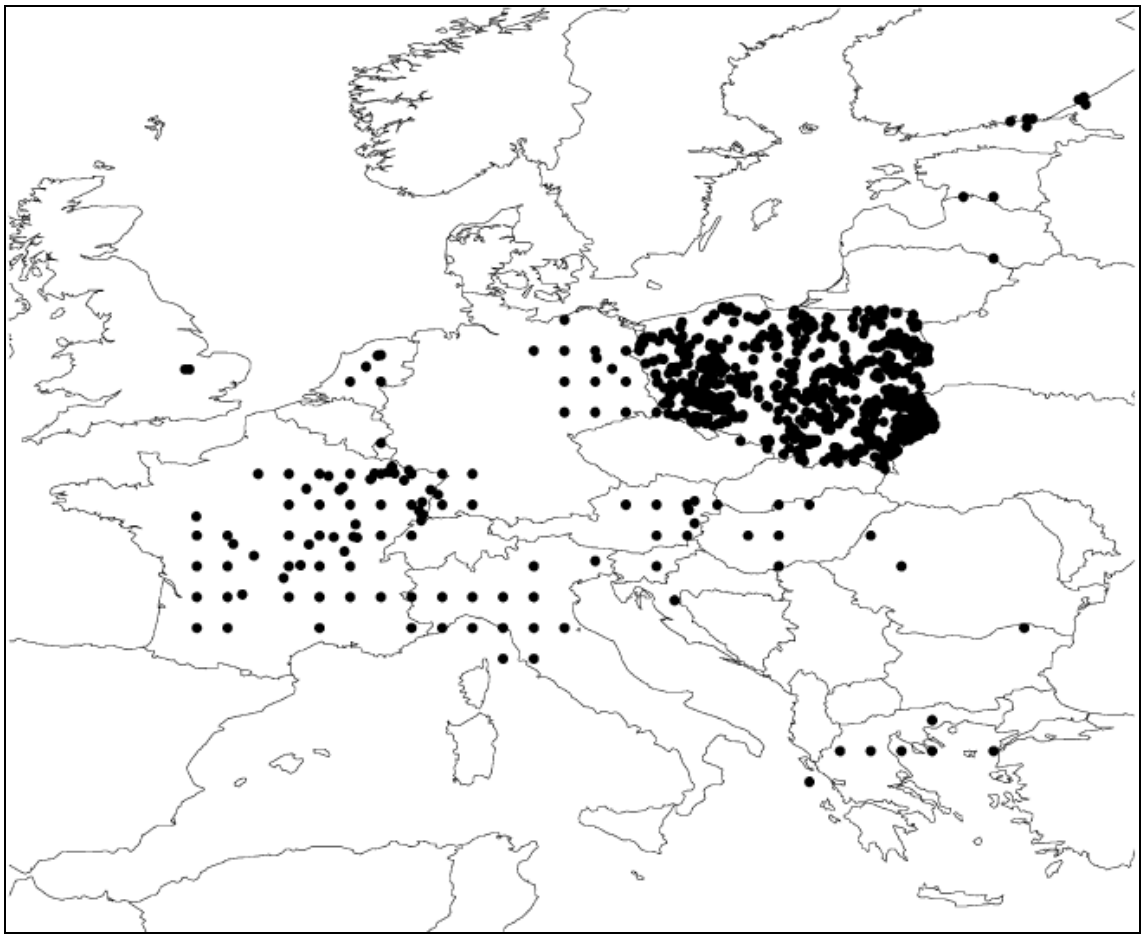


Figura 1.- Mapa de ocurrencias conocidas de la mariposa *Lycaena dispar*, basado en datos de la Global Biodiversity Information Facility (GBIF, http://www.gbif.org). La alta densidad de puntos en Polonia, comparada con las densidades más bajas (o nulas) en los países que la rodean ilustra el sesgo de muestreo. La disposición regular de la mayoría de puntos situados fuera de Polonia refleja una precisión distinta de georreferenciación, y puede sesgar los resultados de un análisis que use todo el conjunto de datos (Fuente: Jiménez-Valverde et al., 2010).

En consecuencia, es importante evaluar *a priori* la distribución espacial de los muestreos, de manera que estén lo más homogéneamente distribuidos a lo largo territorio. De lo contrario, las distribución de los datos de presencia tenderá a representar la distribución del esfuerzo muestreo, ejerciendo una influencia decisiva sobre los resultados proporcionados por cualquier proceso de modelización que busque predecir la distribución de los organismos a través de datos parciales (Lobo, 2008; Aarts et al., 2011). La densidad de datos en las áreas que están excesivamente representadas

debido al sesgo de muestreo, necesita ser reducida para que esta sea acorde en toda su área de distribución (Jiménez-Valverde et al., 2010). Finalmente, después de la depuración de los datos y el control de calidad, la estimación del rango de distribución puede realizarse sólo si el tamaño de la muestra es suficiente como para permitir la construcción de modelos de manera eficaz (Jiménez-Valverde et al., 2009a, b; Wisz et al., 2008). Estos pasos iniciales de recopilación de datos y control de calidad son, sin duda, los que consumen más tiempo, pero también son los más importantes si se quieren obtener resultados fiables (Jiménez-Valverde et al., 2010).

El atajo de los modelos de distribución

Con el objetivo de superar las limitaciones impuestas por la escasez y sesgo en los datos de presencia de las especies, durante las dos últimas décadas han adquirido una gran importancia los denominados modelos de distribución de especies o modelos de nicho ecológico (Guisan y Zimmermann, 2000; Soberón y Peterson 2005) (en esta tesis nos referiremos a ellos con el término genérico de modelos de distribución de especies, SDMs, del inglés *species distribution models*). Estas técnicas pretenden interpolar e incluso extrapolar la información cartográfica parcial existente sobre los organismos, a fin de obtener estimaciones fiables capaces de representar su distribución a partir de datos incompletos (Guisan y Zimmermann, 2000). Se trata, en esencia, de utilizar información georreferenciada sobre la distribución de las especies, conjuntamente con diversas variables ambientales que actúan como predictores, a fin de elaborar funciones estadísticas con capacidad predictiva (Figura 2). A pesar de la aparente sencillez del concepto, el número de técnicas posibles ha crecido de una manera significativa (Elith et al., 2006), y los métodos y teoría en los que se apoya esta

disciplina se han desarrollado hasta el extremo de que, recientemente, se han publicado dos libros dedicados exclusivamente a los SDMs (Franklin 2009; Peterson et al., 2011).

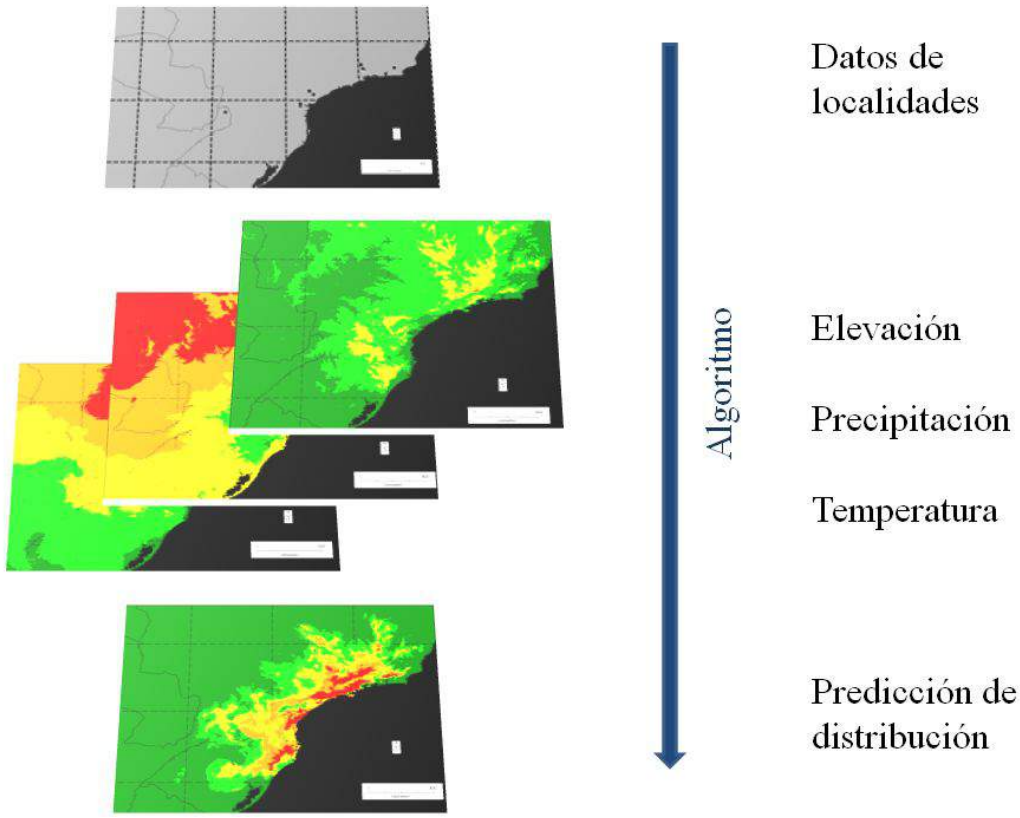


Figura 2.- Proceso de modelización de la distribución de una especie empleando, como factores explicativos, variables ambientales almacenadas en un Sistema de Información Geográfica.

Como muestran las anteriores monografías, y como bien ilustra el crecimiento exponencial de artículos publicados en los último años (Figura 3; Lobo et al., 2010), el campo de los SDMs está en pleno desarrollo en todas sus facetas. En un campo de investigación en tal estado de ebullición es normal, y deseable, la existencia de opiniones contrarias y la generación de debate. Uno de los más llamativos y relevantes es el creado en torno a la naturaleza del objeto de modelización, es decir, a si los

modelos estiman el nicho ecológico de las especies o simplemente su rango geográfico (ver Warren 2012 y Soberón 2014, y las referencias en ellos citadas).

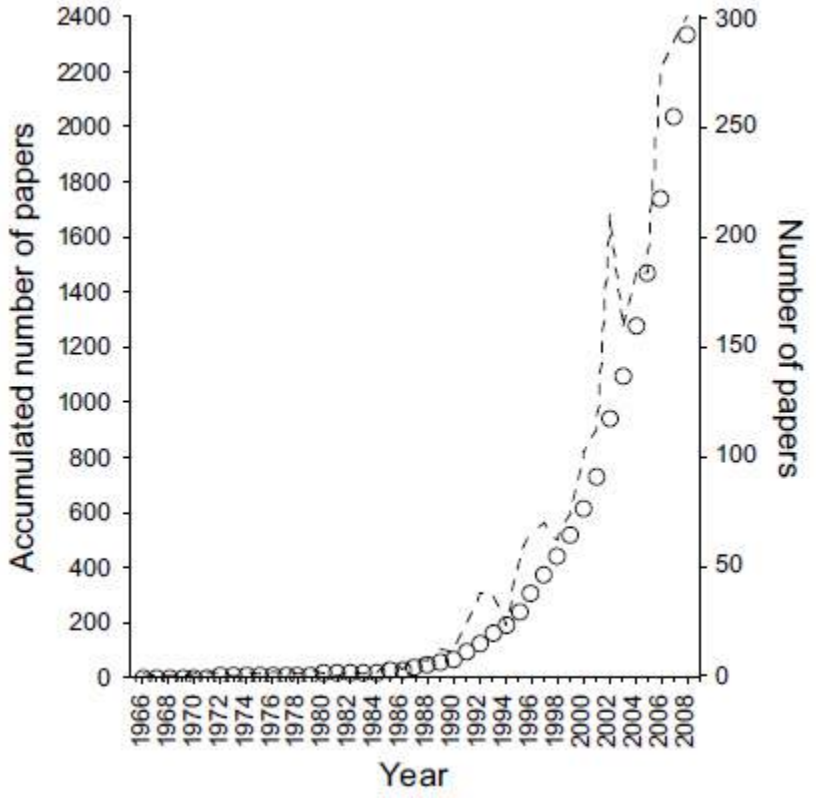


Figura 3.- Crecimiento exponencial de artículos publicados sobre SDM en los últimos años (Fuente: Lobo et al., 2010).

Dado que la variable dependiente corresponde prácticamente siempre a la distribución de las especies en formato binomial (1,0), los modelos son, esencialmente, modelos de distribución. Sin embargo, la distribución puede ser potencial o real, dependiendo de si se desea obtener una representación geográfica de todas las áreas ambientalmente favorables o solo de aquellas que han podido ser colonizadas. La entidad estimada por lo modelos, probablemente, se encuentre siempre en un lugar entre

los dos extremos del gradiente real↔potencial (Figura 4; Soberón, 2007; Jiménez-Valverde et al., 2008).

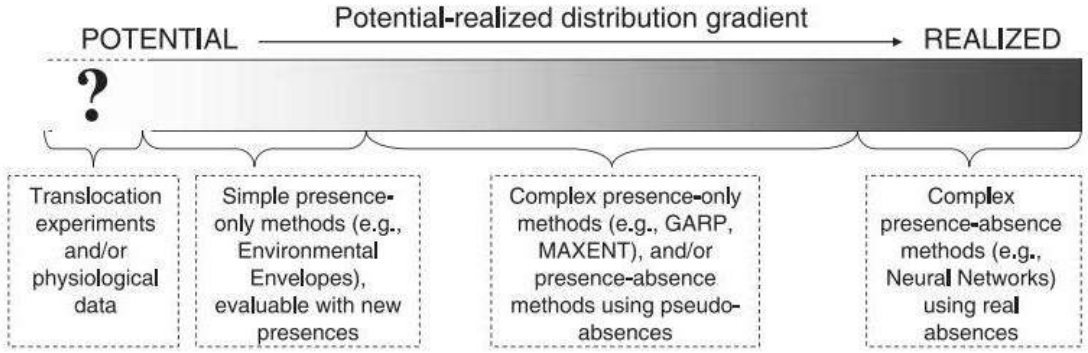


Figura 4.- Gradiente de métodos y resultados de los modelos, entre una distribución potencial y una real (Fuente: Jiménez-Valverde et al., 2008).

Para obtener representaciones que se acerquen a la distribución real de los organismos se necesitan datos de ausencia fiables que incorporen al análisis aquellas localidades con condiciones ambientales favorables pero deshabitadas, predictores capaces de dar cuenta del efecto generado por aquellos factores que impiden la presencia de un especie en estos territorios favorables, así como técnicas de parametrización complejas (Jiménez-Valverde et al., 2008; Lobo, 2008). Si, por el contrario, lo que se desea es obtener una simulación cercana a la distribución potencial de una especie (el conjunto de localidades con condiciones ambientales favorables, estén estas habitadas o no), entonces no es necesario utilizar la información sobre las ausencias, o en todo caso, se pueden incluir únicamente las provenientes de aquellas localidades con condiciones claramente desfavorables (Chefaoui y Lobo, 2008; Jiménez-Valverde et al., 2008). La distribución potencial, por su propia naturaleza, no es validable mediante datos de distribución (siempre es posible encontrar una localidad favorable en la que no esté presente la especie) y constituye una hipótesis parcialmente verificable mediante datos fisiológicos estimando, por ejemplo, los límites de tolerancia

térmica en laboratorio (Calosi et al., 2008) y discriminando cuales pueden ser las variables ambientales con mayor capacidad para representar el papel ejercido por dichos limitantes en condiciones naturales (Aragón et al., 2010). Es, en último término, el interés del investigador y el uso aplicado que se le vaya a dar al modelo lo que determinará el objeto de modelización, y por tanto, la estrategia a llevar acabo (Peterson 2006).

Otro tema sobre el que se ha escrito bastante es el tamaño muestral mínimo necesario para obtener modelos fiables. Las cifras reportadas son de lo más variado, y dependen mucho de las condiciones bajo las cuales se han llevado los estudios (Wisz et al., 2008), variando desde tan sólo 5 puntos de ocurrencia (Hernández et al., 2006), entre 50-75 puntos (Kadmon et al., 2003), o incluso 100 o más (Dixon et al., 2005; Stockwell y Peterson, 2002). Además, los datos de presencia deben de estar distribuidos lo más homogénea y extensamente posible dentro del espectro de condiciones ambientales del rango geográfico de la especie (Kadmon et al., 2004). En donde sí parece haber consenso es en el hecho de que cuanto mayor sea el tamaño muestral, mayor será la fiabilidad de los modelos (Wisz et al., 2008 y referencias allí citadas). Una paradoja, por tanto, es que precisamente cuanto menos datos existen sobre una especie, mayor es la utilidad potencial de los SDMs.

En la mayoría de los casos, los SDMs generan unos valores continuos que se interpretan como adecuación ambiental relativa: es decir, a mayores valores, mejores serían las condiciones ambientales para la presencia de la especie. Sin embargo, para poder hacer esta interpretación sería necesaria la existencia de una relación positiva entre esta adecuación y medidas independientes directamente relacionadas con la aptitud biológica (Thuiller et al., 2009) o con la abundancia poblacional (Lobo et al., 2008), lo cual dotaría de un mayor valor y utilidad a los SDMs (Jiménez-Valverde,

2011). Sorprendentemente, no existen muchos trabajos que hayan explorado esta cuestión y, los que hay, no son unánimes en los resultados. Por una parte, Pearce y Ferrier (2001), Nielsen et al., (2005) y Jiménez-Valverde et al., (2009) no encontraron un patrón general de correlación entre la adecuación (estimada como probabilidad de presencia *sensu stricto*) y la abundancia. Estos autores concluyeron que los factores que determinan la presencia de las especies podrían ser parcialmente distintos a los que determinan la abundancia, y que hay que ser precavidos en la interpretación y en el uso de las adecuaciones derivadas de los SDMs. Por otra parte, autores como VanDerWal et al., (2009), Guarino et al., (2012), Tôrres et al., (2012) y Gutiérrez et al., (2013) sí encontraron una relación positiva entre adecuación y abundancia; en concreto, mostraron que la relación no es lineal sino triangular, es decir, que la adecuación ambiental generada por los SDMs determinaría la abundancia máxima que las especies pueden alcanzar, existiendo otros muchos factores no considerados en los SDMs que estarían condicionando la variación en la abundancia local (Figura 5). Thuiller et al., (2009) no encuentra una relación consistente entre la adecuación estimada con SDMs y caracteres funcionales en plantas.

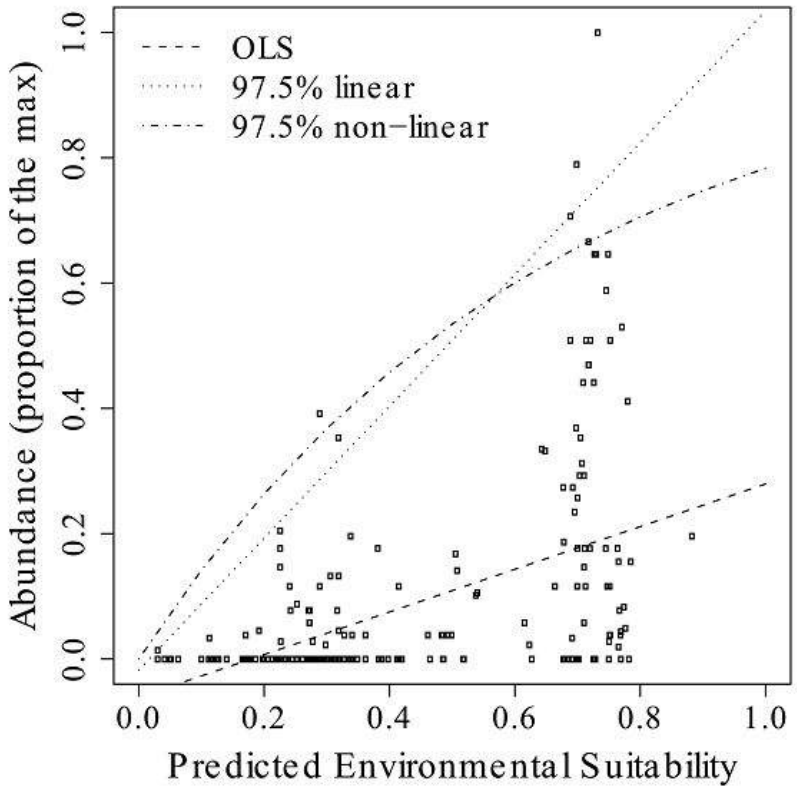


Figura 5.- Gráfico de la relación triangular entre la favorabilidad ambiental calculada mediante un SDM y la abundancia (estandarizada), donde esta última siempre es igual o menor a la primera (Fuente: VanDerWal et al., 2009).

Dado que la abundancia local es un parámetro que suele estar positivamente relacionado con la persistencia de las poblaciones (Diamond, 1984; Pimm et al., 1988; Lande, 1993; Gaston, 1994; McKinney, 1997; Purvis et al., 2000), sería muy útil para los administradores de recursos naturales disponer de una herramienta que, usando datos fácilmente accesibles como son lo de presencia, pudiera servir para predecir la variación espacial en el tamaño de las poblaciones.

Los SDMs como herramienta para la conservación

Los SDMs tienen el potencial de jugar un rol crítico como soporte espacial en la toma de decisiones en conservación (Margules y Pressey, 2000; Addison et al., 2013), aunque el uso real para estas prácticas es ínfimo; menos del 1% de los trabajos son

utilizados en la práctica (Guisan et al., 2013). En este sentido, los SDMs han sido propuestos y utilizados como herramientas en distintos ámbitos:

Diseño de reservas y planes de conservación.

Los mapas de distribución de especies son necesarios tanto para evaluar las amenazas a las que están sometidas las áreas de interés conservacionista como para diseñar reservas, incluso incorporando en este último caso, escenarios futuros de cambio climático. Un ejemplo de gran envergadura lo constituye el realizado por agencias estatales de Australia, que desarrollaron modelos y predicciones espaciales para más de 4.000 especies de plantas vasculares, vertebrados y artrópodos de suelo basados en más de un millón de registros en una región de 100.000 km^2 (Ferrier, 2002; Ferrier et al., 2002; Hannah et al., 2007; Contreras-Medina et al., 2010). En Madagascar existe un ejemplo similar en el cual científicos y gestores han utilizado datos de mamíferos, aves, reptiles, anfibios, peces de agua dulce, invertebrados y plantas. Sus recomendaciones fueron plasmadas en un decreto que prohíbe actividades mineras y forestales en zonas prioritarias para la biodiversidad (Kremen et al., 2008).

Evaluación de impacto ambiental y manejo de recursos.

La protección o el manejo extractivo de recursos requiere de la predicción del impacto de cierta actividad sobre la especie o hábitat focal, para la toma de decisiones en la gestión de los recursos. Por ejemplo, se ha modelado la distribución potencial de numerosas especies de animales y plantas como insumo para el manejo de fuego en el Parque Nacional Glaciares (EEUU) (Kessel, 1976, 1978, 1979). Otro uso específico de los SDMs es el realizado para designar "hábitat críticos" para especies protegidas legalmente en Europa, Canadá y otros países. Con base en los resultados de SDMs se definieron la localización y extensión del hábitat requerido para la protección y recuperación de una especie focal (Contreras-Medina et al., 2009; Franklin, 2009). Otro

caso práctico en Argentina (Misiones) es la determinación del paisaje óptimo para la conservación del yaguareté utilizando SDMs, cuyos resultados fueron incorporados al Plan de Acción para la Conservación de la Población de Yaguareté (*Panthera onca*) del Corredor Verde de Misiones, un documento elaborado entre varios actores clave (científicos, administradores y ONGs) y que fue aprobado y adoptado por los organismos oficiales responsables y administradores de la especie y su hábitat, la Administración de Parques Nacionales y el Ministerio de Ecología y R.N.R. de la provincia de Misiones (De Angelo, 2009; Subcomisión Selva Paranaense para el Plan Estratégico Nacional de Conservación del Yaguareté, 2011; De Angelo et al., 2013; http://proyectoyaguarete.com.ar/plandeaccion/).

Restauración ecológica.

Los SDMs se utilizan cada vez más para determinar lugares adecuados para reintroducciones de especies, a veces incluyendo escenarios futuros de cambio (Pearce y Lindenmayer, 1998; Schadt et al., 2002; Carroll et al., 2003; Hirzel et al., 2004; Martínez-Meyer et al., 2006). Un ejemplo de este objetivo lo constituye la planificación de traslocación del borrego cimarrón de Sierra Nevada (*Ovis canadensis sierrae*) en California, EEUU, teniendo en cuenta futuros cambios de hábitat (Johnson et al., 2007; SEKI NPS, 2011). Los análisis de viabilidad poblacional (PVA) a menudo requieren información espacialmente explícita acerca de la distribución del hábitat (ubicación, tamaño y calidad de parches con hábitat adecuado), y esto se puede obtener usando SDMs (Akçakaya, 2000; Brigham y Thomson, 2003; Akçakaya et al., 2004; Henle et al., 2004; Melbourne et al., 2004).

Riesgo de impactos de especies invasoras, incluyendo patógenos.

Las especies invasoras pueden tener importantes impactos económicos y ecológicos, y hay un importante y creciente uso de SDMs para determinar los lugares

donde es probable que se establezcan (Jiménez-Valverde, et al., 2011). Valgan de ejemplos, los casos donde se analizaron las variables ambientales relacionadas con la abundancia de la ardilla moruna y la cotorra argentina, especies introducidas en España, a fin de evaluar la potencial invasión en otras regiones y así poder priorizar estrategias de gestión capaces de impedir la expansión de esta especie (López Darias et al, 2008; Román Muñoz y Real, 2006).

Efectos del calentamiento global sobre la biodiversidad y los ecosistemas.

Los cambios en los sistemas naturales atribuibles al cambio climático antropogénico están ahora bien documentados. Los SDMs se han utilizado para proyectar los efectos potenciales de este cambio global sobre la distribución de las especies y las propiedades de los ecosistemas (Neilson et al., 1992; Lenihan y Neilson, 1993; Mackey y Sims, 1993; Iverson y Prasad, 1998; Rehfeldt et al., 2006; Iverson et al., 2008). El factor de cambio climático futuro es aplicable como una variante en cualquiera de los puntos anteriores, como ya se comentó en alguno de ellos.

Aplicación de SDMs para la conservación en Argentina

En Argentina existen contados casos de aplicación de SDMs a conservación. Los principales ejemplos son: el análisis de la presencia de xenartros (armadillos y osos hormigueros) en áreas protegidas y sus prioridades de conservación para Argentina (Tognelli et al., 2010); la evaluación del grado de protección de cuatro especies de mamíferos de la región chaqueña (Torres y Jayat, 2010); la potencial presencia en áreas protegidas y nuevas zonas de presencia para cinco especies de pequeños árboles (*Polyepis* spp.), de distribución restringida, en los pastizales de altura en el noroeste del país (Renison et al., 2013); la presencia de vegas dentro de áreas protegidas, como hábitat de importancia para la biodiversidad en la Patagonia argentina (Crego et al.,

2014); la evaluación de calidad de hábitat, con variables de presión humana, para el capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) en la provincia de Corrientes, como insumo para su protección y manejo (Schivo et al., 2015); un análisis del grado retracción y de protección del hábitat del gato kodkod (*Leopardus guigna*) realizado para la Patagonia andina de Chile y Argentina, incluyendo un análisis del impacto del cambio climático futuro (Cuykens et al., 2015).

Hay un solo trabajo que específicamente se haya enfocado en el Bosque Atlántico en Argentina. Se trata de la determinación del paisaje óptimo para la conservación del yaguareté (*Panthera onca*) en la provincia de Misiones (De Angelo, 2009). Existen además, en Brasil, un estudio sobre la influencia de la matriz de hábitat para la presencia, de especies de micro-mamíferos en parches del estado de San Pablo (Umetsu, et al., 2008) y otro trabajo acerca de la distribución y presencia en áreas protegidas de doce especies endémicas y amenazadas de lianas (*Davilla* ssp.) (Pereira et al., 2014).

OBJETIVOS DE LA TESIS

En este contexto teórico, esta tesis tiene la intención de aportar nuevas evidencias sobre la utilidad de los SDMs para la conservación de especies y áreas naturales en Argentina, específicamente en la provincia de Misiones y el ambiente del Bosque Atlántico del Alto Paraná. El reto principal de los trabajos que se incluyen en esta tesis es el de elaborar cartografía predictiva y datos de utilidad en conservación cuando, como ocurre en muchas otras regiones del mundo y en la mayoría de grupos biológicos, la información de base disponible es muy escasa y sesgada. Por lo tanto, el objetivo general de esta tesis busca realizar un aporte al análisis de las posibilidades que ofrecen los modelos de distribución de especies (SDMs), cuando se busca su aplicación

en distintas situaciones de interés para la conservación de mamíferos y se posee información parcial.

Este objetivo general se desglosa en los siguientes objetivos específicos:

1. Explorar la utilidad de los SDMs al objeto de discriminar áreas con condiciones ambientales favorables, donde realizar futuros esfuerzos de colecta, para diferentes especies con muy pocos registros en todo su área de distribución (Capítulo 2).

2. Definir áreas prioritarias para la conservación del zorro vinagre (*Speothos venaticus*), una especie con una amplia distribución pero baja densidad local, muy elusiva a los métodos convencionales de muestreo, y con el estatus de amenazada a escala global (Capítulo 3**).**

3. Explorar la relación entre las abundancias locales estimadas a partir de un muestreo de campo en el Parque Nacional Iguazú y los valores de favorabilidad obtenidos mediante SDMs, a partir de datos de presencia a lo largo de todo el rango de la distribución de cada especie analizada (Capítulo 4).

4. Analizar qué tipo de variables ambientales están asociadas con las abundancias locales de algunas especies de mamíferos estimadas a partir de un muestreo de campo en el Parque Nacional Iguazú (Capítulo 5).

ÁREA DE ESTUDIO

Este trabajo tiene como referencia político-administrativa la provincia de Misiones, en el extremo noreste de la República Argentina. Esta provincia está ubicada entre los 25° 30´ y 28° 10´ latitud sur y los 53° 38´ y 56° 05´ longitud oeste, posee una superficie de 29.801 km^2 y limita con Paraguay, Brasil y la provincia argentina de Corrientes (Dirección General de Estadísticas y Censos, 1978) (Figura 6).

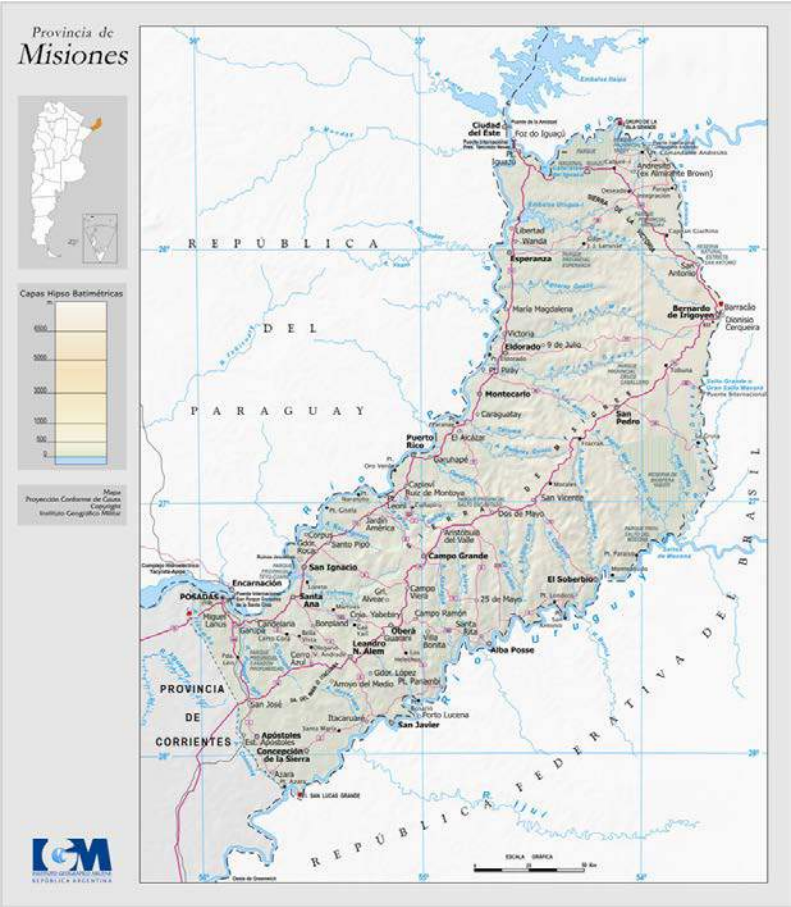


Figura 6.- Mapa de la provincia de Misiones. (Fuente: Instituto Geográfico Militar).

Misiones contiene tres eco-regiones: el Bosque Atlántico del Alto Paraná (o selva paranaense) y el Bosque Húmedo de Araucaria, que originalmente abarcaban el 86% de la superficie de Misiones y que son exclusivas de esta provincia en Argentina, y las Sabanas de la Mesopotamia (también llamados campos y malezales, campos sulinos o pampas en Brasil) existentes en el sur (Burkart et al., 1999; Ministerio do Meio Ambiente, sin fecha; Pinto, 2000) (Figura 7).

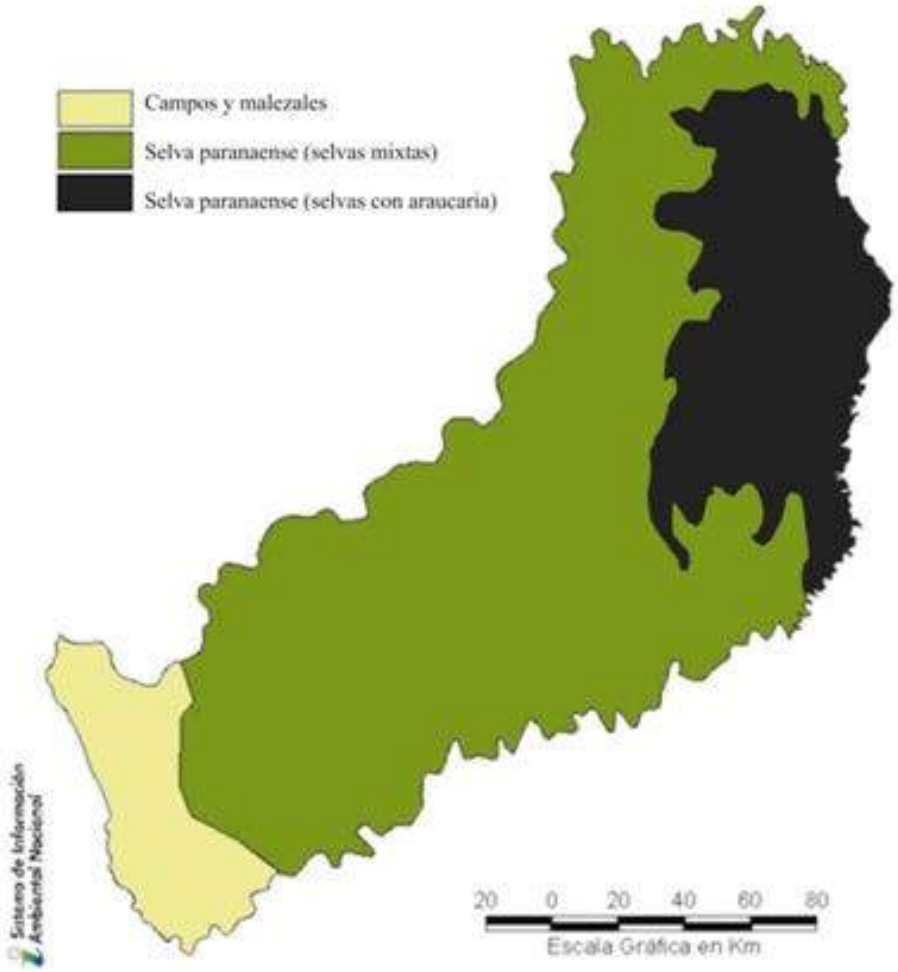


Figura 7.- Mapa de las eco-regiones de la provincia de Misiones. (Fuente: Sistema de Información Ambiental Nacional).

Los primeros dos biomas forman parte de un complejo de eco-regiones denominado Bosque Atlántico (Mata Atlántica en Brasil) (Figuras 8 y 9); estas eco-regiones comparten varias características ecológicas, geomorfológicas y biológicas (8.000 especies endémicas de plantas vasculares, anfibios, aves y mamíferos) y a veces son tratadas conjuntamente (Myers et al., 2000; Di Bitetti et al., 2003; Ministerio do Meio Ambiente, sin fecha). Para algunos autores los campos y malezales del sur de Misiones también deben considerarse parte del Bosque Atlántico (Cabrera, 1976; Chébez, 1996; Chebez y Hilgert, 2003; Giraudo et al., 2003).

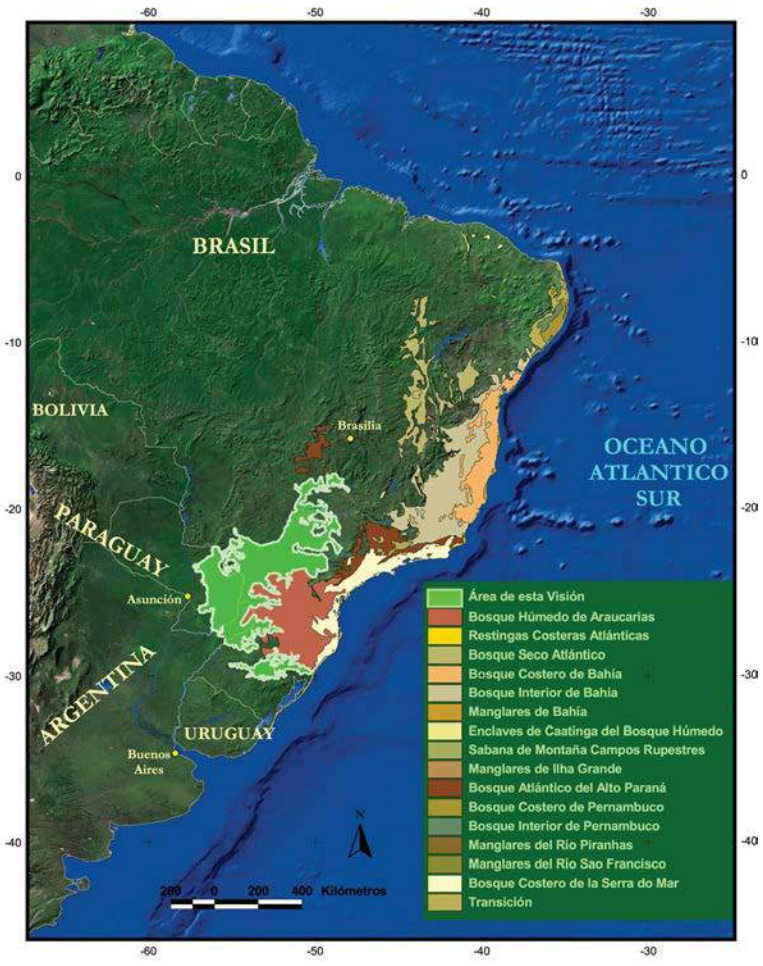


Figura 8.- Mapa de las eco-regiones que componen el complejo del Bosque Atlántico, destacándose en verde la del Bosque Atlántico del Alto Paraná que fue sometida a un análisis de conservación bajo la visión de la biodiversidad por la WWF (Fuente: Di Bitetti et al., 2003).

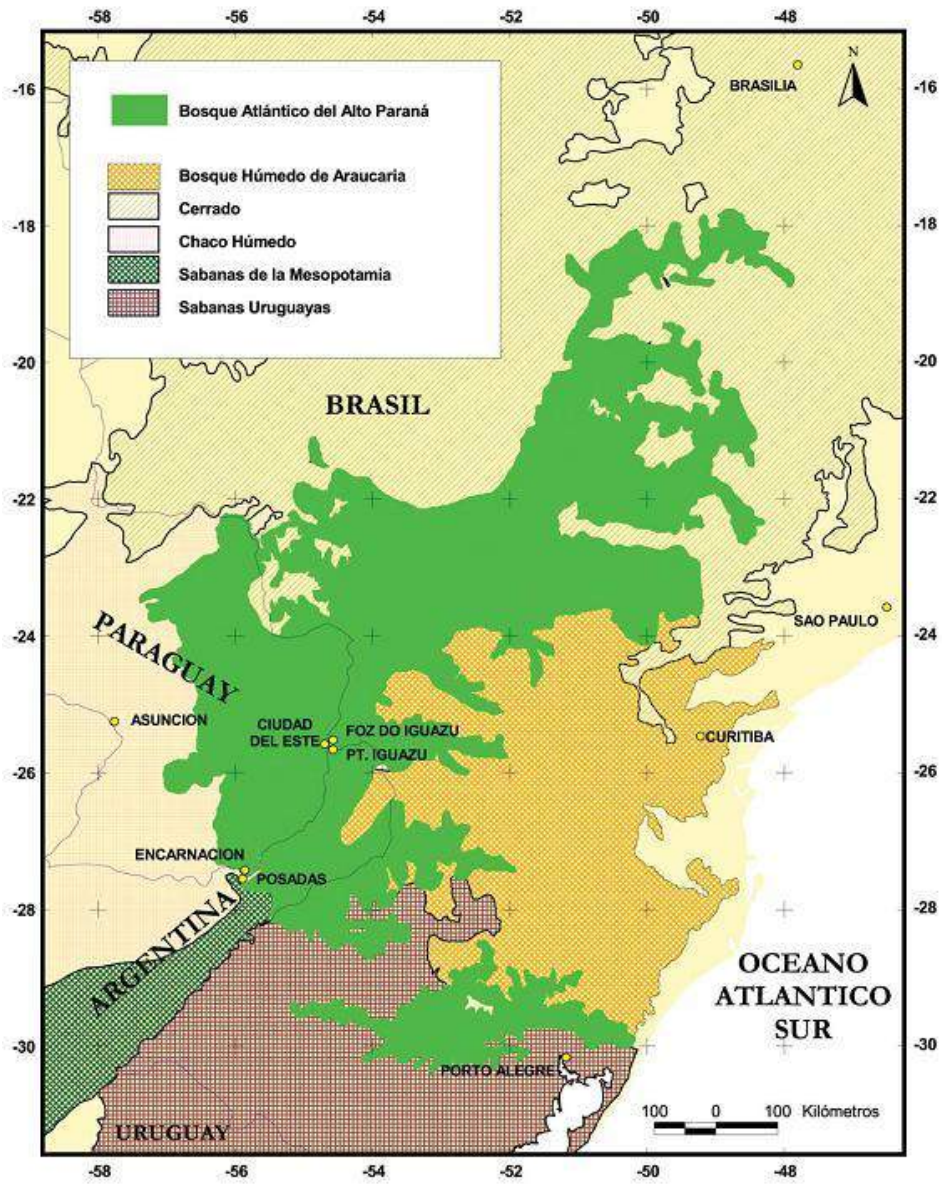


Figura 9.- Mapa de la eco-región del Bosque Atlántico del Alto Paraná en relación a otros biomas contiguos (Fuente: Di Bitetti et al., 2003).

La situación del Bosque Atlántico se ha clasificado como crítica y de alta prioridad, situando este ecosistema dentro de las 200 eco-regiones más amenazadas del planeta y también a escala nacional en Argentina (Olson y Dinerstein, 2002; World Wide Fund For Nature, 2002; Placi y Di Bitetti, 2005; Brooks et al., 2006) (Figuras 10 y 11).

Figura 10.- Mapa de la retracción sufrida por el complejo de eco-regiones del Bosque Atlántico en toda su área de distribución original (Fuente: Di Bitetti et al., 2003).

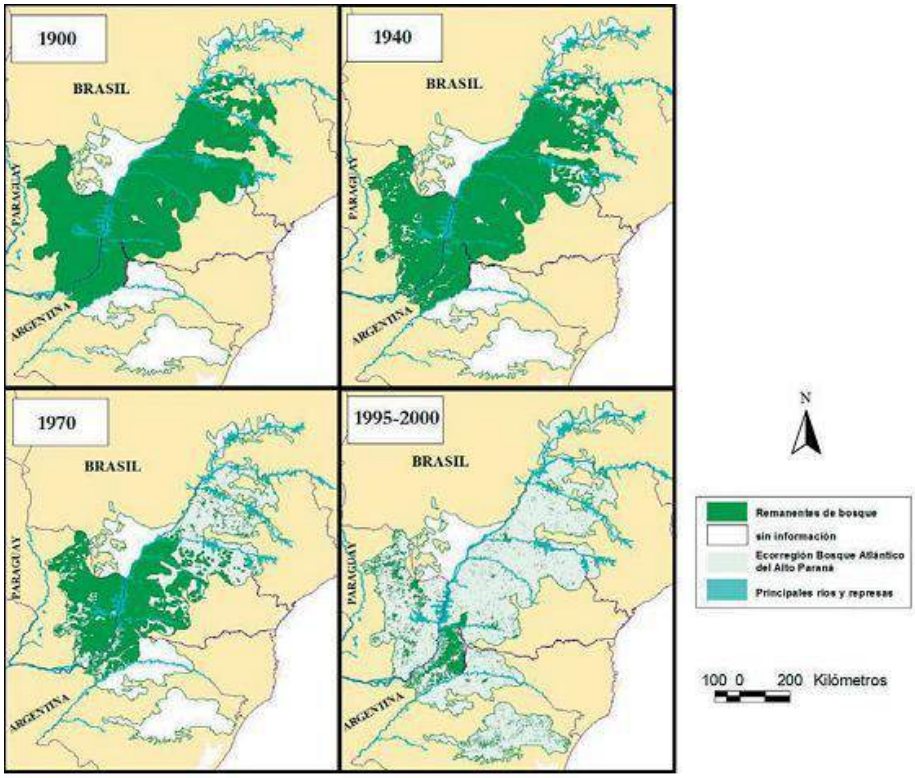


Figura 11.- Mapa de la retracción sufrida por el Bosque Atlántico del Alto Paraná en toda su área de distribución original (Fuente: Di Bitetti et al., 2003).

Los muestreos para los capítulos 4 y 5 de la tesis se ubicaron dentro del Parque y Reserva Nacional Iguazú (PNI), situado en el norte de la provincia de Misiones, Argentina (Figura 12). Es un área protegida del Bosque Atlántico del Alto Paraná con distintos sistemas ecológicos que contienen varios tipos de ambientes; los más extendidos son: el Sistema de lomas y zonas altas, con Palmitales y Selvas de altos y medias lomas; el Sistema de valles aluviales de arroyos internos, con Ambientes de bajos y el Sistema de la ribera y grandes islas del río Iguazú superior, con Selvas de ribera del río Iguazú (Srur et al., 2009) (Figuras 13 a 16). Fue declarada Patrimonio Mundial de la Humanidad por la UNESCO en 1984 y forma parte de un corredor biótico trans-nacional junto a áreas protegidas de Brasil y Paraguay (Figura 17 y Tabla 1) (Gil y Chebez 2001; Di Bitetti et al., 2003).

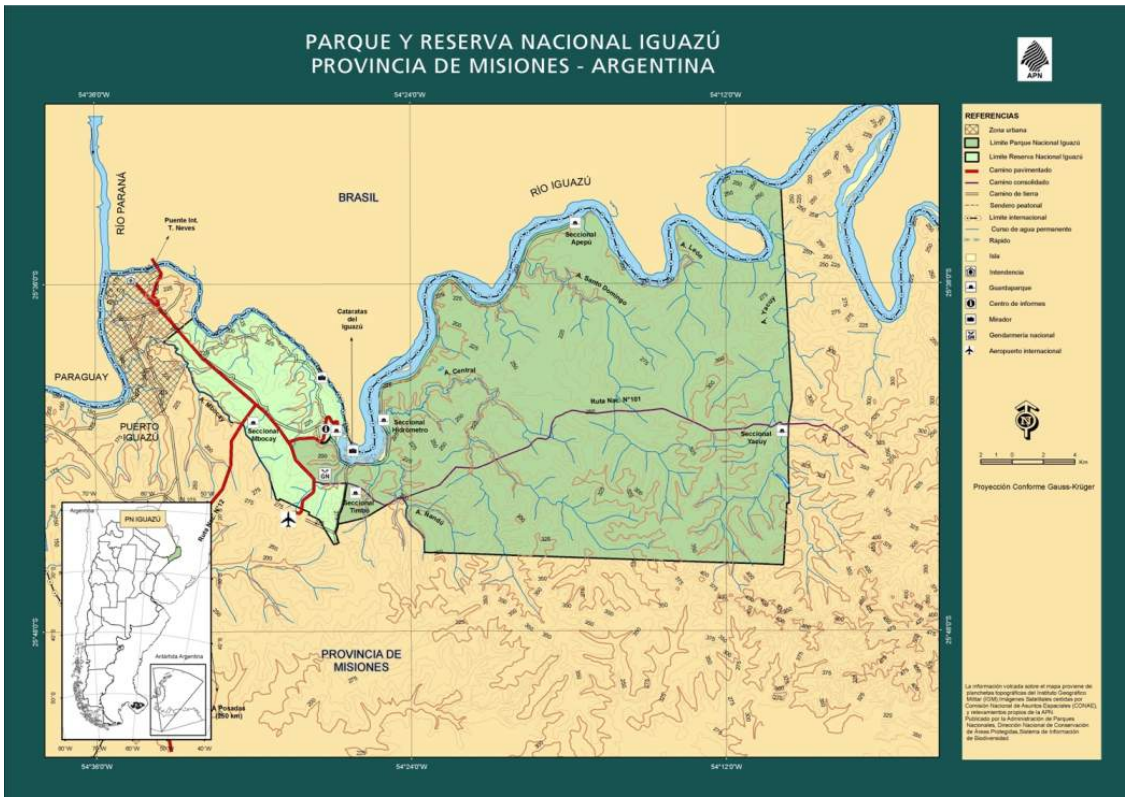


Figura 12.- Mapa del área de estudio, el Parque Nacional Iguazú, Misiones, Argentina (Fuente: www.sib.gov.ar).

Figura 13.- Foto de las Selvas de altos y medias lomas en el área de estudio, el Parque Nacional Iguazú (Foto: G. Gil).

Ratón hocicudo enano (*Brucepattersonius nov. sp*.)

Foto: Paulo de Oliveira.

Distribución:

Especie aún no descripta pero que ha sido diferenciada del taxón al cual se atribuía hasta el momento (*Brucepattersonius iheringi)* (Pardiñas et al., 2006). Los ejemplares atribuibles a esta nueva especie se restringen al nordeste de Argentina (sólo Misiones) (Pardiñas et al., 2006). Se conocen 21 localidades con registros para este ratón en el momento del análisis presentado.

Ecología y comportamiento:

La mayoría de los registros ocurrieron en selvas mixtas y algunos en campos y malezales del sur de la provincia (Massoia et al., 2012; Pardiñas et al., 2006). Se desconocen la mayoría de sus hábitos; es un roedor selvático que anda por el

sotobosque y también por las orillas de arroyos de selva y bordes vegetados de picadas (Massoia et al., 2012).

Conservación:

Debido a su situación taxonómica indefinida, su estatus de conservación no ha sido evaluado en ninguna instancia.

Ratón arborícola colorado (*Juliomys pictipes*)

Dibujo: Pablo Teta (Fuente: Massoia et al., 2012).

Distribución:

Habita el sudeste de Brasil y noreste de Argentina (sólo en Misiones). Con registros de presencia sólo en 13 localidades en el momento del análisis presentado.

Ecología y comportamiento:

Sus registros coinciden con la distribución del Bosque Atlántico. Dos individuos anidaban entre cañas y bromelias a cierta distancia del suelo, esto podría revelar hábitos semiarborícolas y selváticos (Pardiñas et al., 2008; Massoia et al., 2012).

Conservación:

Con estatus En Peligro (EN) en Argentina y Preocupación menor (LC) a escala global (Ojeda et al., 2012; IUCN, 2015).

Zorro vinagre (*Speothos venaticus*)

Foto: G. Gil.

Distribución:

Es un cánido que se distribuye por Centro y Sudamérica, desde Costa Rica hasta Argentina (sólo en Misiones). La mayoría de los datos de presencia de esta especie en estado silvestre han sido obtenidos a partir de observaciones fortuitas, debido a su baja detectabilidad.

Ecología y comportamiento:

Su ecología está muy poco estudiada siendo el cánido Neotropical menos conocido. Es un zorro pequeño que vive en grupos compuestos por una pareja y su familia extendida y que caza cooperativamente. Un grupo de 6 individuos en Bosque

Atlántico (PE Carlos Bothelo, Brasil) tiene un área de acción de unos 100 km^2. Posee hábitos semi-acuáticos y su presencia está relacionada con la existencia de cursos de agua (Beisiegel, 1999; Beisiegel y Zuercher, 2005; DeMatteo y Loiselle, 2008; Oliveira, 2009). El Plan de Acción para el Análisis del Estatus y Conservación de Cánidos recomienda, entre otras cosas, la re-evaluación de su distribución (Zuercher et al., 2004).

Conservación:

Desde el punto de vista de su estatus de conservación, esta especie es considerada Cercana a la Amenaza (NT) a escala global y En Peligro (EN) en Argentina (Ojeda et al., 2012; IUCN, 2015).

Armadillo de nueve bandas *(Dasypus novemcinctus)*

Foto: G. Gil.

Distribución:

Esta especie de desdentado se extiende desde el sur de EE.UU. a través de México y América Central, América del Sur hacia el sur hasta el norte de Argentina.

También está presente en las Antillas Menores, en Granada, Trinidad y Tobago. Se distribuye desde el nivel del mar hasta los 2.000 metros de altitud.

Ecología y comportamiento:

Es una especie común. Tiene una alta tasa de reproducción y produce cuatrillizos monocigóticos (genéticamente idénticos). La duración de la generación se ha estimado en cinco años, y la longevidad es de alrededor de ocho a doce años. El armadillo de nueve bandas es muy adaptable y está presente en una amplia variedad de hábitats (McBee y Baker, 1982). Se puede encontrar en algunos hábitats degradados, como los bosques tropicales y subtropicales muy degradados, tierras de cultivo, pastos, jardines rurales, zonas urbanas y las plantaciones. (Canevari y Vaccaro, 2007). Su área de acción es de 0.04 km^2 en el Bosque Atlántico del PN Mbaracayu, Paraguay (Naidoo Ricketts, 2006).

Conservación:

No hay grandes amenazas para esta especie, a pesar de que es objeto de caza en toda su área de distribución. Posee un estatus de Preocupación menor (LC) a escala global y en Argentina (Ojeda et al., 2012; IUCN, 2015).

Mapache cangrejero (*Procyon cancrivorus*)

Foto: Francisco Rebollo Paz.

Distribución:

Es un carnívoro prociónido que habita desde Costa Rica hasta el este y oeste de Paraguay, Uruguay y norte de Argentina hasta la provincia de Santa Fe.

Ecología y comportamiento:

Se encuentra en ambientes muy diferentes, desde xerófilos del Chaco a bosque húmedo. En selvas, preferentemente cerca de los cursos de agua. Nocturno y crepuscular. Buen nadador y trepador, solitario. Se refugia principalmente en huecos y cuevas, aunque también puede hacerlo en lo alto de los árboles, donde generalmente tiene sus crías en número de dos a cuatro por camada durante los meses del otoño e invierno. (Mares et al., 1989). Tiene un área de acción de 0.28 a 1.97 km^2 en Bosque Chiquitano, Bolivia (Arispe et al., 2008).

Conservación:

Posee un estatus de Vulnerable (VU) en Argentina (Ojeda et al., 2012) y Preocupación menor (LC) a escala global (IUCN, 2015).

Corzuela colorada (*Mazama americana*)

Foto: G Gil.

Distribución:

Este cérvido se distribuye desde el sur de México hasta la región oriental de Paraguay y norte de Argentina. Habita laderas de bosques húmedos, zonas de vegetación densa, bordes de selva de crecimiento secundario y campos de cultivo.

Ecología y comportamiento:

Especie difícil de observar y con una biología y un comportamiento social poco conocidos. Es diurna, activa principalmente al amanecer y en el crepúsculo. Tiene una dieta herbívora. Vive en parejas o de manera solitaria, y se reproduce a lo largo de todo

el año, con un período de gestación aproximado de 200 días, al final del cual da a luz a una cría, raramente dos. Tiene un área de acción de 0.33 km^2 en el Bosque Atlántico del PN Mbaracayu, Paraguay (Naidoo Ricketts 2006).

Es una especie muy perseguida por la cacería descontrolada. Fue una especie muy común en todos los bosques húmedos (Mares et al., 1989).

Conservación:

Está Casi amenazado (NT) en Argentina (Ojeda et al., 2012) y posee Datos insuficientes (DD) a escala global (IUCN, 2015).

Corzuela enana (*Mazama nana*)

Foto: G. Gil.

Distribución:

Es una especie de cérvido que habita las selvas del sudeste de Brasil, este de Paraguay y el noreste de Argentina (sólo en Misiones). Es uno de los ciervos sudamericanos más pequeños, rara vez visto en la densa vegetación del Bosque Atlántico.

Ecología y comportamiento:

Su comportamiento es poco conocido pero parece estar activa tanto de día como de noche. (Abreu Jr. et al., 2007; http://www.faunaparaguay.com/mazamanana.html).

Conservación:

Considerada como Vulnerable (VU) en Argentina (Ojeda et al., 2012) y posee Datos insuficientes (DD) a escala global (IUCN, 2015).

Pecarí de labios blancos *(Tayassu pecari)*

Foto: Christian Iriarte.

Distribución:

Es un pecarí (artiodáctilo) que se distribuye desde el sur de México hasta el norte de Argentina. Habita en las selvas tropicales y subtropicales, bosques, sabanas y montes chaqueños, alcanzando los 1900 metros sobre el nivel del mar.

Ecología y comportamiento:

Es una especie muy gregaria, estando la manada compuesta por machos y hembras y formando grupos de hasta 250 animales. Estos grupos son nómades y realizan largos desplazamientos para encontrar sitios con una buena oferta de alimento. Utiliza cuevas como refugio en lugares de vegetación intricada. En ambientes tropicales los nacimientos ocurren durante todo el año, aunque en otras áreas se registra mayor actividad reproductiva en primavera y otoño. El área de acción en Bosque Atlántico de San Pablo, Brasil, es de 18.71 km^2 (Keuroghlian et al., 2004).

Conservación:

Posee menor tolerancia a la caza y a las alteraciones en su hábitat que el pecarí de collar, ya que necesita grandes espacios despoblados para sus desplazamientos, por lo que la fragmentación de su hábitat es la más grave de sus amenazas. En la Argentina es cada vez más escaso, siendo cazada por el valor de la carne y de su cuero. No se garantiza su conservación en los parques nacionales debido a que puede salir de los límites en sus desplazamientos. (Canevari y Fernández Balboa, 2003). Está En peligro (EN) en Argentina (Ojeda et al., 2012) y Vulnerable (VU) a escala global (IUCN, 2015).

Pecarí de collar (*Pecari tajacu*)

Foto: Marcelo Cavicchia.

Distribución:

Es el pecarí que posee una mayor distribución geográfica debido, probablemente, a su notable adaptabilidad; vive tanto en selva tropicales como en desiertos. Se distribuye desde el sur de Estados Unidos hasta el centro de Argentina. Ausente en Uruguay, donde se extinguió en la segunda mitad del siglo XX, y en Chile (Canevari y Fernández Balboa, 2003; González, 2006).

Ecología y comportamiento:

Habita en la llanura chaqueña de vegetación arbustiva densa, en los faldeos de bosques húmedos y en el bosque de transición. Es una especie de hábitos principalmente nocturnos, aunque también puede ser observada en las primeras horas de la mañana y durante el crepúsculo. Muestra una gran actividad en la época de lluvias. Se

suele agrupar en pequeñas unidades mixtas de, por lo general, unos 10 individuos. Muestra un cierto orden jerárquico en sus desplazamientos, estando capitaneados por un macho adulto, experimentado y dominante. Los grupos permanecen cohesionados durante la época de lluvias; fuera de ésta, se fusionan y dividen constantemente (Canevari y Fernández Balboa, 2003). Área de acción en Bosque Atlántico de San Pablo, Brasil, es de 1.23 a 3.05 km^2 (Keuroghlian et al., 2004).

Conservación:

Es una de las especies más buscadas por los pobladores como alimento, así como también por parte de los cazadores profesionales, quienes organizan grandes batidas en la zona chaqueña. La comercialización descontrolada de su cuero y la reducción de la vegetación arbustiva son dos factores que deben ser tenidos en cuenta para la continuidad de esta especie (Canevari y Fernández Balboa, 2003). Considerada como Vulnerable (VU) en Argentina (Ojeda et al., 2012) y posee Preocupación menor (LC) a escala global (IUCN, 2015).

Tapir (*Tapirus terrestris*)

Foto: G. Gil.

Distribución:

Es un perisodáctilo que habita desde Venezuela hasta Paraguay y norte de Argentina, estando presente hasta los 2000 metros de altitud.

Ecología y comportamiento:

Es el mamífero silvestre más grande y robusto de la región. Habita selvas y bosques con quebradas húmedas, áreas de bañados y vegetación herbácea de sabanas. Generalmente asociado a cuerpos de agua, ríos, lagunas y zonas pantanosas. Es de hábitos nocturnos y mayormente solitarios, aunque a veces puede formar grupos familiares. Generalmente deja rutas o senderos marcados entre los sitios de descanso y alimentación. Su área de acción es de 1.25 a 4.7 km^2 en el Bosque Atlántico (PE Morro do Diabo, Brasil y PN Mbaracayu, Paraguay) (Medici 2010, Naidoo Ricketts 2006).

Conservación:

Especie en peligro en varios países de Sudamérica. La caza deportiva sin control y la reducción de áreas selváticas se cuentan entre las causas principales de su desaparición. Su persistencia requiere de la conservación estratégica de grandes áreas forestales. Está En peligro (EN) en Argentina (Ojeda et al., 2012) y Vulnerable (VU) a escala global (IUCN, 2015).

Agutí de Azara (*Dasyprocta azarae*)

Foto: G. Gil.

Distribución:

Este roedor mediano se distribuye desde el este, centro y sur de Brasil hasta el este de Paraguay y noreste de Argentina (Eisenberg y Redford, 1999). Frecuenta selvas primarias, secundarias y sectores alterados próximos a poblados y áreas de cultivo.

Ecología y comportamiento:

Se oculta en barrancas de arroyos o en huecos formados por los raigones de los árboles. Es diurno y crepuscular, y eminentemente terrestre. Es una especie bastante común y que tolera la fragmentación de la selva con éxito. Su área de acción es desconocida, aunque la de una especie similar (*D. leporina*) es de 0.034 a 0.045 km^2 en el sudeste del Amazonas; Brasil (Jorge y Peres, 2005).

Conservación:

Es perseguida por su carne con ayuda de perros. Está Casi amenazado (NT) en Argentina (Ojeda et al., 2012) y con Datos insuficientes (DD) a escala global (IUCN, 2015).

Paca (*Cuniculus paca*)

Foto: Christian Iriarte.

Distribución:

Especie de roedor neotropical distribuida desde México hasta Paraguay, noreste de Argentina y sur de Brasil (excepto Chile) y que ha sido introducido en Cuba (Woods y Kilpatrick, 2005).

Ecología y comportamiento:

Es un animal de actividad nocturna que por el día se oculta en barrancas en donde cava su propia cueva o aprovecha la de otros animales. Puede bucear decenas de metros de distancia, principalmente si son perseguidas. Vive en pareja aunque realiza desplazamientos en solitario para buscar alimento, ocupando territorios pequeños (Emmons, 1990). Su área de acción fue estimada en 0.2 km^2 en el Bosque Atlántico de Mbaracayu, Paraguay (Naidoo Ricketts 2006). Su densidad suele ser alta, rondando los 84-93 individuos por km^2 (Redford y Eisenberg, 1992).

Conservación:

Especie muy buscada por su carne, con registros de cacerías de decenas de individuos en una sola localidad. Considerado como Casi amenazado (NT) en Argentina (Ojeda et al., 2012) y de Preocupación menor (LC) a escala global (IUCN, 2015).

ESTRUCTURA DE LA TESIS

Los capítulos mencionados en los objetivos reproducen el texto íntegro de artículos publicados (Capítulos 2 y 3), en revisión (Capítulo 4) y en preparación (Capítulo 5). Cada capítulo va acompañado de un resumen en inglés. Se antepone una Introducción general (Capítulo 1) que trata sobre el uso y diversidad de los modelos de distribución de especies, describe el área de estudio y reseña las especies tratadas. Para finalizar, el

Capítulo 6 recoge una Discusión general de los resultados obtenidos a lo largo de la tesis, así como las Conclusiones generales que se extraen de los mismos.

Bibliografía

Aarts, G., J. Fieberg y J. Matthiopoulos. 2012. Comparative interpretation of count, presence-absence and point methods for species distribution models. *Methods in Ecology and Evolution,* 3: 177–187.

Abreu Jr., E. F., R. B.Sühs, J. Putzke y A. Köhler. 2007. Ocorrência de *Mazama nana* Hensel, 1872, no Cinturão Verde de Santa Cruz do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil. *Caderno de Pesquisa, série Biologia*, 19(3): 82-85.

Acevedo, P., A. Jiménez-Valverde, P. Aragón, A. Niamir. En prensa. Chapter: Species distribution. *Current trends in Wildlife Research*.

Addison, P. F., L. Rumpff, S. S. Bau, J. M. Carey, Y. E. Chee, F. C. Jarrad, M. F. McBride y M. A. Burgman. 2013. Practical solutions for making models indispensable in conservation decision-making. *Diversity and Distributions*, 19(5-6): 490-502.

Akçakaya, H. R. 2000. Viability analyses with habitat-based metapopulation models. *Population Ecology*, 42: 45–53.

Akçakaya, H. R., V. C. Radeloff, D. J. Mladenoff y H. S. He. 2004. Integrating landscape and metapopulation modeling approaches: viability of the sharp-tailed grouse in a dynamic landscape. *Conservation Biology*, 18: 526–537.

Aragón, P., A. Baselga y J. M. Lobo. 2010. Global estimation of invasion risk zones for the western corn rootworm *Diabrotica virgifera virgifera*: integrating distribution models and physiological thresholds to assess climatic favourability. *Journal of Applied Ecology*, 47: 1026-1035.

Arispe, R., C. Venegas y D. Rumiz. 2008. Abundancia y patrones de actividad del mapache (*Procyon cancrivorus*) en un bosque chiquitano de Bolivia. *Mastozoología Neotropical,* 15(2): 323-333.

Avise, J. C. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press. 447 pp.

Barquez, R. M., M. M. Díaz y R. A. Ojeda (Eds.). 2006. *Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución.* S. M. de Tucumán, Argentina. 356 pp.

Barve, N., V. Barve, A. Jiménez-Valverde, A. Lira-Noriega, S. P. Maher, A. T. Peterson, J. Soberón y F. Villalobos. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11): 1810-1819.

Beisiegel, B. de M. 1999. *Contribuição ao estudo da história natural do cachorro do mato, Cerdocyon thous e do cachorro vinagre, Spethous venaticus.* Doctoral dissertation. Universidade de São Paulo. Instituto de Psicologia.

Beisiegel, B. de M. y G. L. Zuercher. 2005. *Speothos venaticus*. *Mammalian species,* 783: 1-6.

Brigham, C. A. y D. M. Thomson. 2003. Approaches to modeling population viability in plants: an overview. pp: 145–171. En: Brigham C. A. y M. W. Schwartz (Ed.). *Population viability in plants: Conservation, management and modeling of rare plants*. Volume 165 of the series Ecological Studies. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

Brooks, T. M., R. A. Mittermeier, G. A. da Fonseca, J. Gerlach, M. Hoffmann, J. F. Lamoreux, C. G. Mittermeier, J. D. Pilgrim y A. S. Rodrigues. 2006. Global biodiversity conservation priorities. *Science*, 313(5783): 58-61.

Brown, J. y M. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, USA. 691 pp.

Burkart R., N. Bárbaro, R. O. Sánchez y D. A. Gómez. 1999. *Eco-Regiones de la Argentina.* Administración de Parques Nacionales. Programa Desarrollo Institucional. Buenos Aires. 43 pp.

Cabrera, A. L. 1976. *Regiones fitogeográficas argentinas*. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. 2da edición, tomo 1.

Calosi P, D. T. Bilton, J. I. Spicer y A. Atfield. 2008. Thermal tolerance and geographical range size in the *Agabus brunneus* Group of European diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Journal of Biogeography*, 35: 295-305.

Canevari, M. y C. Fernández Balboa. 2003. *100 Mamíferos argentinos*. Editorial Albatros.

Canevari, M. y O. Vaccaro. 2007. *Guía de mamíferos del sur de América del sur.* Literature of Latin América. Buenos Aires.

Carroll, C., M. K. Phillips, N. H. Schumaker y D. W. Smith. 2003. Impacts of landscape change on wolf restoration success: Planning a reintroduction program based on static and dynamic spatial models. *Conservation Biology*, 17: 536–548.

Chapman, A. D. 2005. *Principles of data quality.* Report for the Global Biodiversity Information Facility, Copenhagen.

Chebez, J. C. 1996. *Fauna Misionera. Misiones Fauna*. Monografía 5. Literature of Latin América. Bs. As. 318 pp.

Chebez, J. C. y N. Hilgert2003. Brief history of conservation in the Paraná Forest. pp: 141-159. En: Leal, C. G. y I. de Gusmão Câmara (Eds.). *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook.* Island Press, Washington, DC.

Chefaoui, R. M. y J. M. Lobo. 2008. Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance. *Ecological Modelling*, 210: 478-486.

Christoff, A. U., V. Fagundes, I. J. Sbalqueiro, M. S. Mattevi y Y. Yonenaga-Yassuda. 2000. Description of a new species of *Akodon* (Rodentia: Sigmodontinae) from southern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 81: 838-851.

Contreras-Medina, R., I. Luna-Vega y C. A. Ríos-Muñoz. 2010. Distribución de *Taxus globosa* (Taxaceae) en México: Modelos ecológicos de nicho, efectos del cambio del uso de suelo y conservación. *Revista chilena de historia natural*, 83(3): 421-433.

Crego, R. D., K. A. Didier y C. K. Nielsen. 2014. Modeling meadow distribution for conservation action in arid and semi-arid Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 102: 68-75.

Cuyckens, G. A., M. M. Morales y M. F. Tognelli. 2015. Assessing the distribution of a Vulnerable felid species: threats from human land use and climate change to the kodkod *Leopardus guigna*. *Oryx*, 49(04): 611-618.

De Angelo, C. 2009. *El paisaje del Bosque Atlántico del Alto Paraná y sus efectos sobre la distribución y estructura poblacional del jaguar (Panthera onca) y el puma (Puma concolor).* Tesis de Doctorado. Universidad de Buenos Aires, Argentina. 252 pp.

De Angelo, C., A. Paviolo, T. Wiegand, R. Kanagaraj y M. S. Di Bitetti. 2013. Understanding species persistence for defining conservation actions: a management landscape for jaguars in the Atlantic Forest. *Biological conservation*, 159: 422-433.

DeMatteo, K. E. y B. A. Loiselle. 2008. New data on the status and distribution of the bush dog (*Speothos venaticus*): Evaluating its quality of protection and directing research efforts. *Biological Conservation,* 141*:* 2494-2505.

Dennis, R. L. H., T. H. Sparks y P. B. Hardy. 1999. Bias in butterfly distribution maps: the effects of sampling effort. *Journal of Insect Conservation* 3: 33-42.

Di Bitetti, M. S., G. Placci y L. A. Dietz. 2003. *Una visión de biodiversidad para la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná: Diseño de un paisaje para la conservación de la biodiversidad y prioridades para las acciones de conservación*. WWF. Washington, D.C., USA. 156 pp.

Diamond, J. M. 1984. ‘‘Normal’’ extinctions of isolated populations. pp: 191-246. En: Nitecki, M. H. (Ed.). *Extinctions*. University of Chicago Press. Chicago, USA.

Dirección General de Estadísticas y Censos. 1978. *Atlas general de la provincia de Misiones.* Provincia de Misiones, Secretaría de Planificación y Control, DGEyC. Posadas. 152 pp.

Dixon, P. M., A. M. Ellison y J. Gotelli. 2005. Improving the precision of estimates of the frequency or rare events. *Ecology* 86:1114–1123.

Eisenberg, J. F. y K. H. Redford. 1999. The contemporary mammalian fauna. pp. 49–522. En: Eisenberg, J. F. y K. H. Redford (Eds.). *Mammals of the Neotropics, vol. 3. The central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil*. The University of Chicago Press, Chicago.

Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. McC. M. Overton, A. Townsend Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz y N. E.

Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.

Emmons, L. H. 1990. *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. University of Chicago Press. Chicago, USA. 289 pp.

Ferrier, S. 2002. Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: where to from here? *Systematic biology*, 51(2): 331-363.

Ferrier, S., G. Watson, J. Pearce y M. Drielsma. 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.

Franklin, J. 2009. *Maping species distributions: Spatial inference and prediction.* Cambridge Univiversity Press. Cambridge, UK. 338 pp.

Gaston, K. J. 1994. *Rarity*. Chapman and Hall. London, UK. 120 pp.

Gaston, K. J. 2003. *The structure and dynamics of geographic ranges.* Oxford University Press. Oxford, UK.

Geise, L., L. G. Pereira, D. E. P. Bossi y H. G. Bergallo. 2004. Pattern of elevational distribution and richness of non volant mammals in Itatiaia National Park and its surroundings, in Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 64: 599-612.

Geise, L., M. F. Smith y J. L. Patton. 2001. Diversification in the genus *Akodon* (Rodentia: Sigmodontinae) in southeastern South America: mitochondrial DNA sequence analysis. *Journal of Mammalogy*, 82(1): 92-101.

Gil y Carbó G. E. 2004. *La Complementariedad de Áreas Protegidas con Base en la Diversidad de Mamíferos.* Tesis de Maestría, Maestría en Recursos Bióticos, Área Académica de Biología, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca de Soto, Hidalgo, México, 170 pp.

Gil, G. y J. C. Chebez. 2001. Iguazú, el corazón del Corredor Verde. La gran selva que une tres naciones. *National Geographic en Español*, 8(3): viii-xiii.

Giraudo, A. R., H. Povedano, M. J. Belgrano, U. F. J. Pardiñas, A. Miquelarena, D. Ligier, E. Krauczuc y D. Baldo. 2003. The state of biodiversity in the Paranaense tropical forest. pp: 160-180. En: Galindo-Leal, C. y I. de Gusmao Camara (Eds.). *The Atlantic Forest of South America. Biodiversity status, threats, and outlook*. Center for Applied Biodiversity Science at Conservation International, Island Press, Washington.

Giúdice, L. A. (Dir.). 1988. Plan de Manejo del Parque Nacional Iguazú. Proyecto Planificación y Gestión de los Parques Nacionales (APN-FAO). Buenos Aires, Argentina. 231 pp.

González, E. M. 2006. Mamíferos terrestres no voladores de la zona costera uruguaya. pp: 329-341. En: Menafra, R., L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino y D. Conde (Eds.). *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*. Vida Silvestre Uruguay, Montevideo. 668 pp.

Graham, C. H., S. Ferrier, F. Huettman, C. Moritz y A. T. Peterson. 2004. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 497-503.

Guarino, E. S. G., A. M. Barbosa y J. L. Waechter. 2012. Occurrence and abundance models of threatened plant species: aplications to mitigate the impact of hydroelectric power dams. *Ecological Modelling*, 230: 22-33.

Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.

Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.

Guisan, A., R. Tingley, J. B. Baumgartner, I. Naujokaitis-Lewis, P. R. Sutcliffe, A. I. T. Tulloch, T. J. Regan, L. Brotons, E. McDonald-Madden, C. Mantyka-Pringle, T. G. Martin, J. R. Rhodes, R. Maggini, S. A. Setterfield, J. Elith, M. W. Schwartz, B. A. Wintle, O. Broennimann, M. Austin, S. Ferrier, M. R. Kearney, H. P. Possingham y Y. M. Buckley. 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, 16: 1424–1435.

Guralnick, R. P., A. W. Hill y M. Lane. 2007. Towards a collaborative, global infrastructure for biodiversity assessment. *Ecology Letters*, 10: 663-672.

Gutiérrez, D., J. Harcourt, S. B. Díez, J. Gutiérrez Illán y R. J. Wilson. 2013. Models of presence–absence estimate abundance as well as (or even better than) models of abundance: the case of the butterfly *Parnassius apollo*. *Landscape Ecology*, 28: 401-413.

Hannah, L., Midgley, G., Andelman, S., Araujo, M., Hughes, G., Martinez-Meyer, E., R. Pearson y P. Williams. 2007. Protected area needs in a changing climate. *Front. Ecol. Environ*., 5: 131–138.

Henle, K., D. B. Lindenmayer, C. R. Margules, D. A. Saunders y C. Wissel. 2004. Species survival in fragmented landscapes: where are we now? *Biodiversity and Conservation*, 13: 1–8.

Hernández, P. A., C. H. Graham, L. L. Master y D. L. Albert. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29: 773-785.

Hershkovitz, P. 1998. Report on some sigmodontine rodents collected in southeastern Brazil with descriptions of a new genus and six new species. *Bonner Zoologische Beiträge*, 47: 193-256.

Hirzel, A. H., B. Posse, P.A. Oggier, Y. Crettenand, C. Glenz y R. Arlettaz. 2004. Ecological requirements of reintroduced species and the implications for release policy: the case of the bearded vulture. *Journal of Applied Ecology*, 41: 1103–1116.

Hortal, J., A. Jiménez-Valverde, J. F. Gómez, J. M. Lobo y A. Baselga. 2008. Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species. *Oikos*, 117: 847-858.

Hortal, J., J. M. Lobo y F. Martín-Piera. 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.

IUCN. 2015. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2015-4. <www.iucnredlist.org>. Consultado el 17/3/16.

Iverson, L. R., A. M. Prasad, S. N. Matthews y M. Peters. 2008. Estimating potential habitat for 134 eastern US tree species under six climate scenarios. *Forest Ecology and Management*, 254: 390–406.

Iverson, L. R., y A. M. Prasad. 1998. Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States. *Ecological Monographs*, 68: 465–485.

Jiménez-Valverde, A. 2011. Relationship between local population density and environmental suitability estimated from occurrence data. *Frontiers of Biogeography*, 3(2): 59-61.

Jiménez-Valverde, A., A. Lira-Noriega, A. T. Peterson y J. Soberón. 2010. Marshalling existing biodiversity data to evaluate biodiversity status and trends in planning exercises. *Ecological Research*, 25: 947-957.

Jiménez-Valverde, A., A. T. Peterson, J. Soberón, J. M. Overton, P. Aragón y J. M. Lobo. 2011. Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biol. Invasions*, 13: 2785–2797

Jiménez-Valverde, A., F. Diniz, E. B. Azevedo y P. A. V. Borges. 2009a. Species distribution models do not account for abundance: the case of arthropods on Terceira Island. *Annales Zoologici Fennici*, 46: 451-464.

Jiménez-Valverde, A., J. M. Lobo y J. Hortal. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 14: 885-1032.

Jiménez-Valverde, A., Y. Nakazawa, A. Lira-Noriega y A. Peterson. 2009b. Environmental correlation structure and ecological niche model projections. *Biodiversity Informatics*, 6(1): 28-35.

Johnson, H., V. C. Bleich y T. R. Stephenson. 2007. *Modelling Sierra Nevada Bighorn Sheep habitat: applying resource selection functions to species recovery*. California. Department of Fish and Game, Bishop, CA. 46 pp.

Jorge, M. S. P. y C. A. Peres. 2005. Population density and home range size of Red-Rumped Agoutis (*Dasyprocta leporina*) within and outside a natural Brazil nut stand in Southeastern Amazonia. *Biotropica*, 37: 317–321.

Kadmon, R., O. Farber y A. Danin. 2003. A systematic analysis of factors affecting the performance of climatic envelope models. *Ecological Applications*, 13: 853-867.

Kadmon, R., O. Farber y A. Danin. 2004. Effect of roadside bias on the accuracy of predictive maps produced by bioclimatic models. *Ecological Applications*, 14: 401-413.

Kessell, S. R. 1976. Gradient modeling: a new approach to fire modeling and wilderness resource management. *Environmental Management*, 1: 39–48.

Kessell, S. R. 1978. Forum: perspectives in fire research. *Environmental Management*, 2: 291–312.

Kessell, S. R. 1979. *Gradient Modeling: Resource and Fire Management*. New York: Springer-Verlag.

Keuroghlian, A., D. P. Eaton y W. S. Longland. 2004. Area use by white-lipped and collared peccaries (*Tayassu pecari* and *Tayassu tajacu*) in a tropical forest fragment. *Biological Conservation*, 120: 415-429.

Kremen, C., A. Cameron, A. Moilanen, S. J. Phillips, C. D. Thomas, H. Beentje, J. Dransfield, B. L. Fisher, F. Glaw, T. C. Good, G. J. Harper, R. J. Hijmans, D. C. Lees, E. Louis Jr., R. A. Nussbaum, C. J. Raxworthy, A. Razafimpahanana, G. E. Schatz, M. Vences, D. R. Vieites, P. C. Wright, M. L. Zjhra. 2008. Aligning conservation priorities across taxa in Madagascar with high-resolution planning tools. *Science*, 320: 222–226.

Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist*, 142: 911-927.

Lenihan, J. M. y R. Neilson. 1993. A rule-based vegetation formation model for Canada. *Journal of Biogeography*, 20: 615–628.

Lobo, J. M. 2008. More complex distribution models or more representative data? *Biodiversity Informatics*, 5: 14-19.

Lobo, J. M., A. Jiménez-Valverde y J. Hortal. 2010. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography*, 33:103-114.

Lobo, J. M., A. Jiménez-Valverde y R. Real. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 145-151.

López Darias, M., J. M. Lobo y P. Gouat. 2008. Predicting potential distributions of invasive species: the exotic Barbary ground squirrel in the Canarian archipelago and the west Mediterranean region. *Biol. Invasions*, 10: 1027–1040.

Mackey, B. G. y R. A. Sims. 1993. A climatic analysis of selected boreal tree species, and potential responses to global climate change. *World Resource Review*, 5: 469–487.

Mares, M.A., R.A. Ojeda y R.M. Barquez. 1989. *Guía de mamíferos de la Provincia de Salta, Argentina*. University of Oklahoma Press, Norman, 303 pp.

Margules, C.R. y R.L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. *Nature*, 405: 243-253.

Martín, G. 2012. *Informe estadístico sobre la actividad turística en las áreas protegidas (2003-2011)*. Dirección de Aprovechamiento de Recursos. Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina. 8 pp.

Martínez-Meyer E. 2005. Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species potential distributions. *Biodiversity Informatics*, 2: 42-55.

Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson, J. I. Servin y L. F. Kiff. 2006. Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx*, 40: 411–418.

Martín-Piera F. y J. M. Lobo. 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.

Massoia, E., J. C. Chebez y A. Bosso. 2012. Los *mamíferos silvestres de la provincia de Misiones, Argentina*. Ed. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Argentina. 510 pp.

McBee, K., y R. J. BAKER. 1982. *Dasypus novemcinctus. Mammalian Species,* 162: 1-9.

McKinney, M. L. 1997. Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 495-516.

Medici, E. P. 2010. *Assessing the viability of Lowland Tapir populations in a fragmented landscape*. Tesis, Durrell Institute of Conservation and Ecology (DICE), University of Kent. Canterbury. 276 pp.

Melbourne, B. A., K. F. Davies, C. R. Margules, D. B. Lindenmayer, D. A. Saunders, C. Wissel y K. Henle. 2004. Species survival in fragmented landscapes: where to from here? *Biodiversity and Conservation,* 13(1): 275-284.

Ministerio do Meio Ambiente. Sin fecha. *Portal Brasileiro de Biodiversidade. Mapas de Cobertura Vegetal dos Biomas Brasileiros.* http://mapas.mma.gov.br/mapas/aplic/probio/datadownload.htm. Consultado el 6/5/08.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853–858.

Naidoo, R. y T. H. Ricketts. 2006. Maping the economic costs and benefits of conservation. *PLoS Biology,* 4(11): 2153-2164.

Neilson, R. P., G. A. King y G. Koerper. 1992. Toward a rule-based biome model. *Landscape Ecology*, 7: 27–43.

Nielsen, S. E., C. J. Johnson, D. C. Heard y M. S. Boyce. 2005. Can models of presence-absence be used to scale abundance? Two case studies considering extremes in life history. *Ecography,* 28: 197-208.

Ojeda, R. A., V. Chillo y G. B. Díaz Isenrath. 2012. *Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina*. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Mendoza, Argentina. 257 pp.

Oliveira T. G. de. 2009. Distribution, habitat utilization, and conservation of the Vulnerable bush dog *Speothos venaticus* in northern Brazil. *Oryx*, 43(2): 1-7.

Olson, D. M. y E. Dinerstein. 2002. The Global 200: Priority Ecoregions for Global Conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89: 199-224.

Pardiñas, U. F. J., G. D´Elia, P. Teta, P. E. Ortiz, P. J. Jayat y S. Cirignoli. 2006. Tribu Akodontini Vorontsov, 1959 (sensu D´Elía, 2003). pp. 146-166, En: Barquez, R. M., M. M. Díaz y R. A. Ojeda (Eds.). *Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución*. SAREM, Tucumán, Argentina.

Pardiñas, U. F. J., G. D´Elía, S. Cirignoli y P. Suarez. 2005. A new species of *Akodon* (Rodentia, Cricetidae) from the northern campos grasslands of Argentina. *Journal of Mammalogy*, 86: 462-474.

Pardiñas, U. F. J., P. Teta y G. D´Elia. 2009. Taxonomy and distribution of *Abrawayaomys* (Rodentia: Cricetidae), an Atlantic Forest endemic with the description of a new species. *Zootaxa*, 2128: 39-60.

Pardiñas, U. F. J., P. Teta, G. D´Elia y C. Galliari. 2008. Rediscovery of *Juliomys pictipes* (Rodentia: Cricetidae) in Argentina: emended diagnosis, geographic distribution, and insights on genetic structure. *Zootaxa*, 1758: 29-44.

Pearce, J. y D. Lindenmayer. 1998. Bioclimatic analysis to enhance reintroduction biology of the endangered helmeted honeyeater (*Lichenostomus melanops cassidix*) in southeastern Australia. *Restoration Ecology*, 6: 238–243.

Pearce, J. y S. Ferrier. 2001. The practical value of modelling relative abundance of species for regional conservation planning: a case study. *Biological Conservation,* 98: 33-43.

Pereira, I. M., V. L. Gomes-Klein y M. Groppo. 2014. Distribution and Conservation of *Davilla* (Dilleniaceae) in Brazilian Atlantic Forest Using Ecological Niche. *Modeling International Journal of Ecology*, vol. 2014, Article ID 819739, 11 pp.

Pereira, J., P. Teta, N. Fracassi, A. Johnson y P. Moreyra. 2005. Sigmodontinos (Rodentia, Cricetidae) de la Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (Provincia de Misiones, Argentina), con la confirmación de la presencia de "*Akodon" serrensis* en la Argentina. *Mastozoología Neotropical,* 12: 83-89.

Peterson, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, R. P. Anderson, M. Nakamura, E. Martínez-Meyer y M. B. Araújo. 2011. *Ecological niches and geographical distributions.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 328 pp.

Peterson, T. A. 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics,* 3: 59-72.

Pimm, S. L., H. L. Jones y J. Diamond. 1988. On the risk of extinction. *The American Naturalist,* 132: 757-785.

Pinto, L. P. S. (Ed.). 2000. *Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade Mata Atlântica e Campos Sulinos: Relatório técnico.* Belo Horizonte. MMA, Conservation International do Brasil, Fundação SOS Mata Atlântica, Fundação Biodiversitas, Instituto de Pesquisas Ecológicas, Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, Semad/Instituto Estadual de Florestas-MG.

Placi, G. y M. Di Bitetti. 2005. Situación ambiental en la ecorregión del bosque Atlántico del alto Paraná (selva paranaense). pp: 197-225. En: Brown, A., U.

Martinez Ortiz, M. Acerbi y J. Corcuera (Eds.). *La situación ambiental argentina*. FVSA. Buenos Aires, Argentina. http://www. vidasilvestre.org.ar/descargables/libro_imperdible/ selva%20paranaense.pdf. Consultado el 27/2/13.

Purvis, A., J. L. Gittleman, G. Cowlishaw y G. M. Mace. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 267**:** 1947–1952.

Redford, K. H. y J. F. Eisenberg. 1992. *Mammals of the Neotropics. The Southern Cone*. Volume 2. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. The University of Chicago Press. 430 pp.

Rehfeldt, G. E., N. L. Crookston, M. V. Warwell y J. S. Evans. 2006. Empirical analyses of plant–climate relationships for the western United States. *International Journal of Plant Sciences*, 167: 1123–1150.

Renison, D., G. A. E. Cuyckens, S. Pacheco, G. F. Guzmán, H. R. Grau, P. Marcora, G. Robledo, A. M. Cingolani, J. Dominguez, M. Landi, L. Bellis y I. Hensen. 2013. Distribución y estado de conservación de las poblaciones de árboles y arbustos del género *Polylepis* (Rosaceae) en las montañas de Argentina. *Ecología Austral*, 23: 27-36.

Reutter, B. A., V. Helfer, A. Hirzel y P. Vogel. 2003. Modelling habitat-suitability using museum collections: an example with three sympatric *Apodemus* species from the Alps. *Journal of Biogeography*, 30: 581-590.

Richards, C. L., B. C. Carstens y L. Lacey Knowles. 2007. Distribution modelling and statistical phylogeography: an integrative framework for generating and testing alternative biogeographical hypotheses. *Journal of Biogeography*, 34: 1833-1845.

Román Muñoz, A. y R. Real. 2006. Assessing the potential range expansion of the exotic monk parakeet in Spain. *Diversity and Distributions*, 12: 656–665.

Schadt, S., E. Revilla, T. Wiegand, F. Knauer, P. Kaczensky, U. Breitenmoser, L. Bufka, J. Červený, P. Koubek, T. Huber, C. Staniša y L. Trep. 2002. Assessing the suitability of central European landscapes for the reintroduction of Eurasian lynx. *Journal of Applied Ecology*, 39: 189–203.

Schivo, F., P. Kandus, M. L. Bolkovic, P. Gail Minotti, G. González Trilla y R. D. Quintana. 2015. A habitat suitability model for capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) at its core area in Argentina. *Tropical Conservation Science*, 8 (1): 150-168.

SEKI, N. P. S. 2011. *Sierra Nevada Bighorn sheep environmental assessment: research and recovery actions.* Sequoia and Kings Canyon National Parks, Park Service, U.S. Department of the Interior, Three Rivers, CA, USA.

Soberón, J. 2014. Commentary on Ditch, Stitch and Pitch: the niche is here to stay. *Journal of biogeography*, 41(2): 414-417.

Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10: 1115-1123.

Soberón, J. y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1-10.

Srur, M., F. Gatti, V. Benesovsky, J. Herrera, R. Melzew y M. Camposano. 2009. Los tipos de vegetación y ambientes del Parque Nacional Iguazú y su distribución en el paisaje. pp: 99-118. En: Carpinetti, B., M. Garciarena y M. Almirón (Eds.). *Contribuciones para la conservación y manejo en el Parque Nacional Iguazú.* Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina.

Stockwell D. R. B. y A. Townsend Peterson. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling*, 148: 1–13.

Subcomisión Selva Paranaense para el Plan Estratégico Nacional de Conservación del Yaguareté. 2011. Plan de acción para la conservación de la población de yaguareté (*Panthera onca*) del Corredor Verde de Misiones. Ministerio de Ecología y Recursos Naturales Renovables; Fundación Vida Silvestre Argentina; Administración de Parques Nacionales; Asociación Civil Centro de Investigaciones del Bosque Atlántico Red Yaguareté; Fundación de Historia Natural Félix de Azara. 86 pp. http://www.ecologia.misiones.gov.ar/ecoweb/tmp/Archivos/Plan_Accion_Yaguarete.pdf. Consultado el 7/8/13.

Thomas, O. 1902. On mammals from the Serra do Mar of Paraná, collected by Mr. Alphonse Robert. *Annals and Magazine of Natural History*, 7: 59–64.

Thuiller, W., B. Lafourcade, R. Engler y M. B. Araújo. 2009. BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32: 369-373.

Tognelli, M. F., Abba, A. M., Bender, J. B. y Seitz, V. P. (2011). Assessing conservation priorities of xenarthrans in Argentina. *Biodiversity and conservation*, 20(1): 141-151.

Tôrres, N. M., P. De Marco Jr., T. Santos, L. Silveira, A. T. de Almeida Jácomo y J. A. F. Diniz-Filho. 2012. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. *Diversity and Distributions*, 18(6): 615-627.

Torres, R. y J. P. Jayat. 2010. Modelos predictivos de distribución para cuatro especies de mamíferos (Cingulata, Artiodactyla y Rodentia) típicas del chaco en Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 17(2): 335-352.

Umetsu, F., J. Paul Metzger y R. Pardini. (2008). Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic forest small mammals. *Ecography*, 31(3): 359-370.

VanDerWal, J., L. P. Shoo, C. N. Johnson y S. E. Williams. 2009. Abundance and the environmental niche: environmental suitability estimated from niche models predicts the uper limit of local abundance. *The American Naturalist*, 174: 282-291.

Varela, D. V., C. De Angelo, G. Gil, J. Anfuso, A. Paviolo y A. Bosso. 2013. *Análisis preliminar de los atropellamientos en las Rutas Nacionales 12 y 101 en los tramos que atraviesan el bloque norte de bosques de Misiones*. Conservación Argentina; Proyecto Yaguareté; Centro de Investigaciones del Bosque Atlántico; Instituto de Biología Subtropical, Universidad Nacional de Misiones-CONICET; Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET); Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales (CIES), Delegación Regional del Noreste Argentino (DRNEA), Administración de Parques Nacionales; Centro de Rescate, Rehabilitación y Recría de Fauna Güira Oga. http://www.sib.gov.ar/cies/descargas/proyectos_propios/An%C3%A1lisis%20preliminar%20de%20los%20atropellamientos%20-%20Varela%20et%20al%202013%20Revch.pdf. Consultado el 3/7/14.

Warren, D. L. 2012. In defense of 'niche modeling'. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(9): 497-500.

Wisz, M. S., R. J. Hijmans, J. Li, A. T. Peterson, C. H. Graham, A. Guisan y NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14: 763–773.

Woods, C. A. y C. W. Kilpatrick. 2005. "Infraorder Hystricognathi". pp: 1538–1600. En: Wilson, D.E. y D.M. Reeder. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference.* 3rd ed. Johns Hopkins University Press.

World Wide Fund for Nature. 2002. *Global 200. Blueprint for a living planet.* http://www.panda.org. Consultado el 13/8/03.

Zuercher, G. L., M. Swarner, L. Silveira y O. Carrillo. 2004. Bush Dog *Speothos venaticus*. pp: 76-80. En: Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW (Eds.) Canids: foxes, wolves, jackals, and dogs. Status survey and conservation action plan. IUCN/SSC Canid specialist Group, Gland Switzerland, and Cambridge UK.

CAPÍTULO 2

EL USO DE MODELOS PREDICTIVOS DE DISTRIBUCIÓN PARA EL DISEÑO DE MUESTREOS DE ESPECIES POCO CONOCIDAS*

* Este capítulo transcribe textualmente el artículo publicado:

Gil, G. E. y Lobo, J. M. 2012. El uso de modelos predictivos de distribución para el diseño de muestreos de especies poco conocidas. Mastozoología Neotropical, 19(1):47-62, Mendoza, SAREM, ISSN 0327-9383. Versión on-line ISSN 1666-0536 http://www.sarem.org.ar

Resumen

La utilidad de los modelos predictivos de distribución a la hora de ofrecer representaciones fiables está seriamente cuestionada cuando se trata de especies con pocas localidades conocidas. En este trabajo proponemos que, sin embargo, este tipo de técnicas pueden servir de ayuda para el diseño de futuros muestreos destinados a colectar nuevas observaciones de este tipo de especies y, con limitaciones, para evaluar el posible grado de disminución en el área de distribución original debido a los cambios en el uso del suelo. Utilizando tres técnicas de modelación distintas que únicamente utilizan datos de presencia fiables, este trabajo busca identificar áreas favorables con capacidad para albergar poblaciones no detectadas de las especies menos conocidas de mamíferos no voladores de la provincia de Misiones, República Argentina. También se analiza el grado de retracción que han podido sufrir las áreas potenciales de distribución con los cambios en el uso del suelo.

Abstract

The use of predictive distribution models for planning surveys of little known species. The usefulness of predictive distribution models to provide a reliable representation is seriously questioned in the case of species with few well-known localities. However, we propose in this paper that these techniques may be valuable for the design of future samplings devoted to collect new observations of little know species and, with limitations, to evaluate the possible extent of decrease in the original distribution area due to land use changes. Using three different modelling techniques that use only reliable presence data, this study identified favourable areas with the capacity to support undetected populations of the lesser-known species of no-flying mammals in the province of Misiones, Argentina. The probable degree of contraction in potential distribution area due to land use changes is also estimated.

Introducción

Obtener información fiable sobre la distribución de las especies es una cuestión biológica central, tanto desde el punto de vista básico como aplicado (Brown y Lomolino, 1998). En la actualidad, el incremento en la potencia de computación, la existencia de redes mundiales de comunicación interconectadas y el desarrollo de los Sistemas de Información Geográfica, ha permitido el surgimiento de diferentes iniciativas destinadas a compilar y visualizar datos masivos de información sobre la distribución de las especies (Guralnick et al., 2007), cuyo ejemplo más destacable puede ser la iniciativa Global Biodiversity Information Facility (http://www.gbif.org/). Esta información es la fuente básica utilizada para generar mapas de distribución pero, desafortunadamente, los datos de los puntos de colecta u observación conocidos, además de ser escasos, suelen poseer evidentes sesgos geográficos y ambientales (Dennis et al., 1999; Hortal et al., 2001; Martín Piera y Lobo, 2003; Reutter et al., 2003; Graham et al., 2004; Kadmon et al., 2004; Martínez-Meyer, 2005; Hortal et al., 2008). Para superar estas limitaciones, en la actualidad han adquirido un gran auge diversas técnicas que buscan interpolar e incluso extrapolar la información cartográfica parcial existente sobre los organismos, a fin de obtener simulaciones fiables capaces de representar su distribución a partir de datos incompletos (Guisan y Zimmermann, 2000). Se trata, en esencia, de utilizar información georreferenciada sobre la distribución de las especies, conjuntamente con diversos datos ambientales que actúan como predictores, a fin de elaborar funciones estadísticas con capacidad predictiva. Aunque existe un gran conjunto de técnicas disponibles para este propósito (Elith et al., 2006) los resultados de las mismas difieren según se busque estimar la distribución "potencial" o la "real" de las especies (Soberón y Peterson, 2004, 2005; Peterson, 2006; Soberón, 2007; Jiménez-Valverde et al., 2008). Para obtener representaciones que se acerquen a la distribución real de los organismos se necesitan datos de ausencia fiables que incorporen al análisis aquellas localidades con condiciones

ambientales favorables pero deshabitadas, predictores capaces de dar cuenta del efecto generado por aquellos factores que impiden la presencia de un especie en estos territorios favorables, así como técnicas de parametrización complejas (Lobo, 2008). Si, por el contrario, lo que se desea es obtener una simulación cercana a la distribución potencial de una especie (el conjunto de localidades con condiciones ambientales favorables, estén estas habitadas o no), entonces no es necesario utilizar la información sobre las ausencias o, en todo caso, se pueden incluir únicamente la proveniente de aquellas localidades con condiciones claramente desfavorables (Chefaoui y Lobo, 2008; Jiménez-Valverde et al., 2008). La distribución potencial, por su propia naturaleza, no es validable mediante datos de distribución (siempre es posible encontrar una localidad favorable en la que no esté presente la especie) y constituye una hipótesis parcialmente verificable mediante datos fisiológicos, estimando por ejemplo, los límites de tolerancia térmica en laboratorio (Calosi et al. 2008) y discriminando cuales pueden ser las variables ambientales con mayor capacidad para representar el papel ejercido por dichos limitantes en condiciones naturales (Aragón et al., 2010).

Desafortunadamente, las posibilidades de estas técnicas para modelizar se ven seriamente mermadas cuando el número de observaciones disponibles es escaso. En el caso de regresiones logísticas se considera apropiado que el tamaño muestral sea, al menos, diez veces superior al número de variables explicativas (Peduzzi et al., 1996) y, en el caso especifico de modelos predictivos de distribución, algunos estudios sugieren que es necesario disponer de más de 100 observaciones para alcanzar valores de predicción fiables (Kadmon et al., 2003; Dixon et al., 2005) que, además, deben de estar distribuidos lo más homogénea y extensamente posible dentro del espectro de condiciones ambientales del área geográfica conocida (Kadmon et al., 2004). Entonces ¿qué utilidad tienen los resultados de estos modelos de distribución cuando la información de partida sobre la distribución de las especies es escasa? Aunque no sea posible ofrecer una estimación fidedigna de la distribución de las

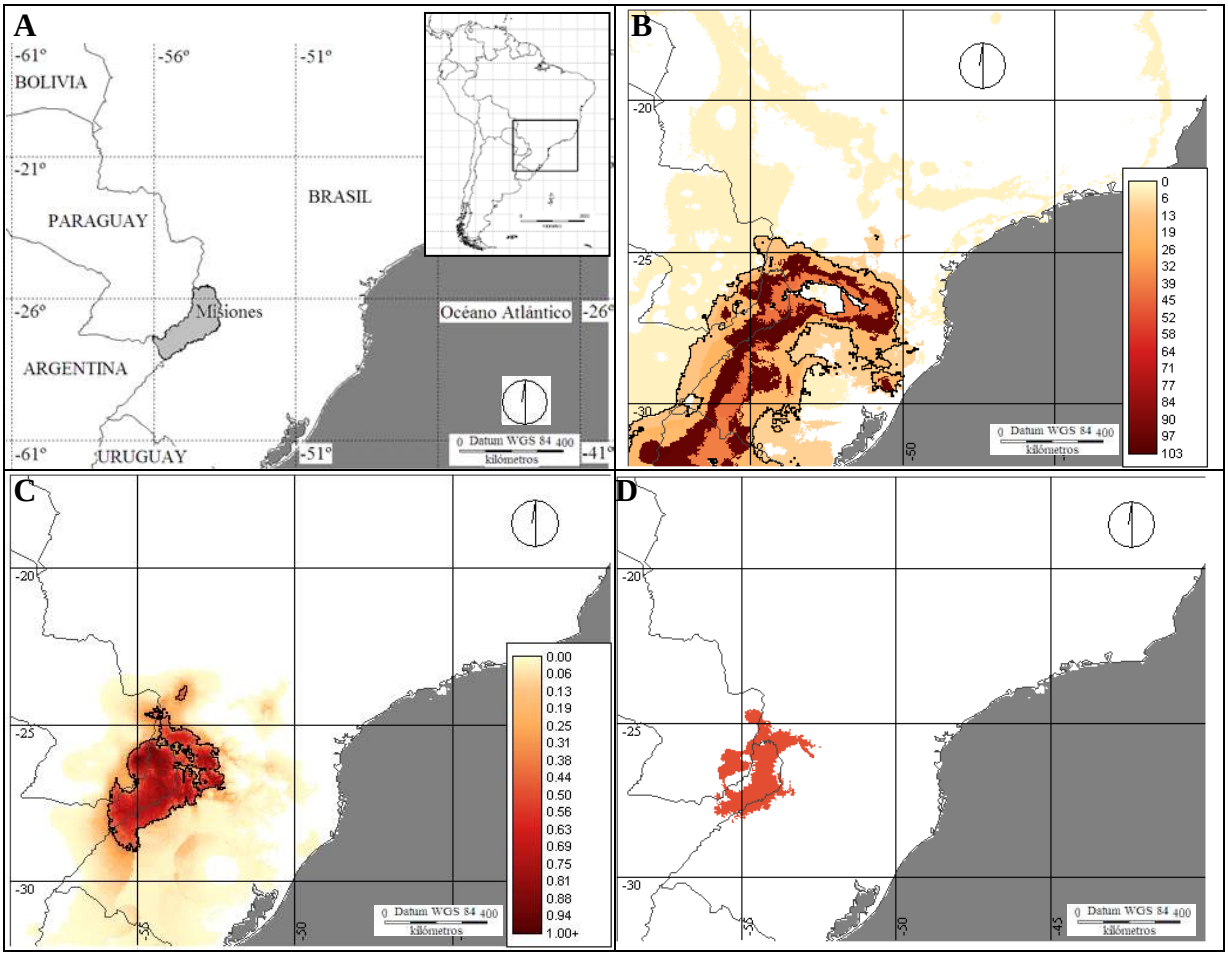
especies en estas circunstancias, al igual que Pearson et al. (2007) consideramos que los resultados de estos modelos pueden servir de ayuda para el diseño de futuros muestreos destinados a colectar nuevas observaciones de estas especies poco conocidas a fin de mejorar el conocimiento sobre su distribución geográfica. Tras considerar la distribución actual de los diferentes usos del suelo, las representaciones geográficas obtenidas pueden utilizarse para sugerir localidades de colecta especialmente favorables porque se encuentran en áreas protegidas o, alternativamente, para desechar otras debido a su situación claramente antropizadas o inadecuadas. En este trabajo utilizamos tres técnicas distintas para modelizar las distribuciones que únicamente utilizan datos de presencia fiables, pero que pueden ofrecer representaciones diferentes dentro del gradiente distribución potencial/distribución realizada (Jiménez-Valverde et al., 2008), junto a cartografía de los usos actuales del suelo y de los espacios protegidos, a fin de discriminar las áreas con condiciones ambientales favorables para diferentes especies de mamíferos en la provincia de Misiones (Argentina) donde realizar futuros esfuerzos de colecta.

Materiales y métodos

Área de estudio:

Este trabajo tiene como referencia político-administrativa la provincia de Misiones, en el extremo noreste de la República Argentina, aunque para la modelación de las distribuciones se utilizaron datos de presencia procedentes del área de distribución completa de las especies tratadas, a fin de estimar el mayor conjunto de condiciones ambientales en las que existen condiciones favorables para la presencia de cada especie (Sánchez-Fernández et al., 2011). Esta provincia está ubicada entre los 25° 30´ y 28° 10´ latitud sur y los 53° 38´ y 56° 05´ longitud oeste, posee una superficie de 29.801 km^2 y limita con Paraguay, Brasil y la provincia argentina de Corrientes (Dirección General de Estadísticas y Censos, 1978) (Fig.

1A). Misiones contiene dos eco -regiones: la selva paranaense (o bosque atlántico del alto Paraná), que originalmente cubría el 86 % de su superficie y es exclusiva de esta provincia en Argentina y los campos y malezales (o pampas en Brasil) existentes en el sur (Burkart et al., 1999; Ministerio do Meio Ambiente, sin fecha). El primero de estos biomas forma parte de un complejo de eco-regiones denominado bosque atlántico (mata atlántica en Brasil), que comparten varias características y a veces son tratadas conjuntamente (Di Bitetti et al., 2003; Ministerio do Meio Ambiente, sin fecha). La situación del bosque atlántico se ha clasificado como crítica, situando este ecosistema dentro de las 200 eco-regiones más amenazadas del planeta y al igual que a escala nacional en Argentina (World Wide Fund For Nature, 2002; Placi y Di Bitetti, 2005).



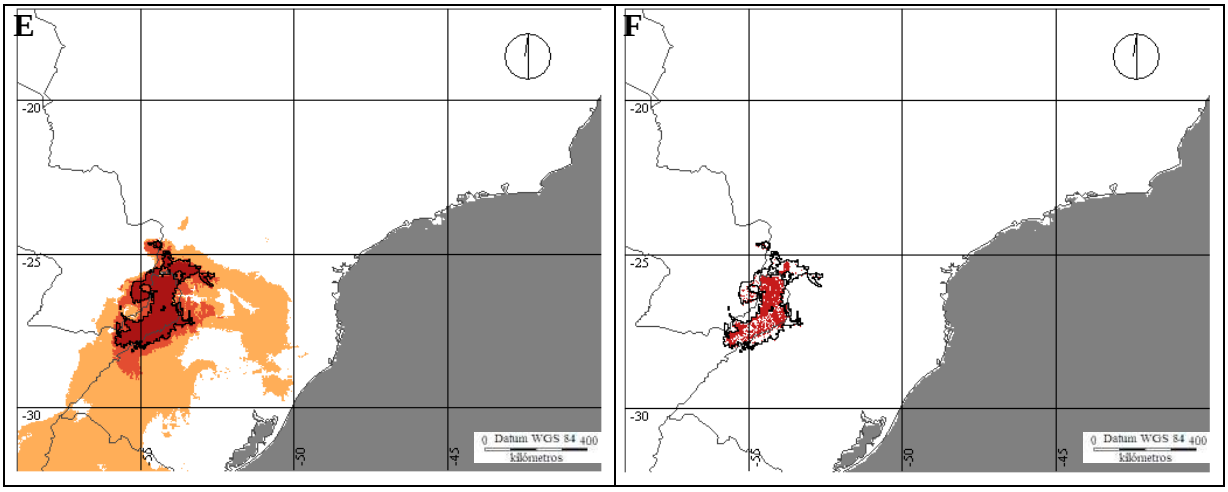


Figura 1. Marco geográfico en el cual se realizaron las distribuciones potenciales (A) y distribución potencial de *Brucepattersonius sp.* (usada como ejemplo en todas las figuras) realizada con Biomapper (B), MaxEnt (C) y Bioclim (D), así como resultado de la superposición de los tres métodos (E) o distribución potencial original en donde la línea continua representa el área de coincidencia de las tres técnicas. La distribución potencial original se convierte en la distribución potencial actual tras eliminar los territorios con usos del suelo inadecuados (F). Las líneas continuas en los resultados de los tres modelos representan el punto de corte para transformar los valores de favorabilidad continuos en binarios (presencia-ausencia).

Especies tratadas:

El conocimiento geográfico de la fauna de mamíferos del bosque atlántico en la provincia de Misiones es limitado; en un análisis realizado en el que se dividió esta provincia en celdas de 0,25º, el 35,5 % de las mismas poseían inventarios de mamíferos extremamente pobres (Gil y Carbó, 2004). Teniendo en cuenta que las políticas de investigación, de uso del suelo y de conservación de especies en Argentina, son potestad de los gobiernos provinciales y pensando en realizar recomendaciones que sean aplicables a la provincia de Misiones, fueron consideradas en este trabajo sólo aquellas especies de mamíferos pertenecientes a la fauna de esta provincia según Barquez et al. (2006) y Pardiñas et al. (2009). La otra condición de selección de las especies tratadas fue que sean poco conocidas, para ello se consideraron sólo aquellas que, teniendo en cuenta toda su área de distribución, poseían un máximo de 21 localidades con citas concretas, excluyendo sin embargo tres especies de las cuales sólo existe una localidad conocida (*Brucepattersonius guarani, B. misionensis* y *B. paradisus*).

Datos de presencia:

Para la recopilación de los registros se realizó una revisión de la bibliografía existente y un examen de las bases de datos de colecciones disponibles en internet. La lista confeccionada con base en Massoia (1963); Massoia y Fornes (1969); Reig y Kirsch (1988); Massoia et al. (1991); Massoia (1993); Hershkovitz (1994; 1998); Christoff et al. (2000); Mares y Braun (2000); Tavares da Fonseca (2001); Geise et al. (2004); Neri-Bastos et al. (2004); Pardiñas et al. (2005); Pereira et al. (2005); Massoia et al. (2006); D´Elía et al. (2008); Pardiñas et al. (2008); Pardiñas et al. (2009); GBIF (http://data.gbif.org/) y Species Link (http://splink.cria.org.br/) incluye las siguientes especies que, sin pretenderlo, pertenecen todas ellas al orden Rodentia: *Abrawayaomys chebezi* Pardiñas, Teta y D´Elía, 2009; *Akodon serrensis* Thomas, 1902; *Akodon philipmyersi* Pardiñas, D´Elía, Cirignoli y Suarez, 2005; *Brucepattersonius sp.* (especie aún no descrita, Pardiñas et al., 2006) y *Juliomys pictipes* (Osgood, 1933). Para la exclusión de datos dudosos se contó con la colaboración del Dr. U.F.J. Pardiñas.

Todos los datos compilados que lo requerían se georreferenciaron, con base en las localidades de colecta, las descripciones originales de las áreas de estudio, mapas físicos, políticos y, especialmente, el mapa de la provincia de Misiones (Departamento de Geografía, Instituto Superior del Profesorado “Antonio Ruiz de Montoya”, 1985) y se buscaron las coordenadas mediante el programa Google Earth (http://earth.google.com/). Se unificaron los datos en el sistema geográfico con datum WGS84 y con una precisión mínima de dos decimales.

Modelos de distribución:

Como el resultado de las diferentes técnicas para modelizar que utilizan únicamente la información sobre las presencias conocidas pueden proporcionar distintas representaciones dentro del gradiente distribución potencial/distribución realizada (Jiménez-Valverde et al., 2008), se utilizaron tres diferentes técnicas: MaxEnt (Phillips et al., 2006), Biomapper 4.0 (Hirzel, 1998-2008) y Bioclim (Diva-Gis 5.2). MaxEnt emplea inteligencia artificial combinada con el principio de máxima entropía buscando una distribución lo más cercana posible a la uniformidad, pero teniendo en cuenta las restricciones de los valores proporcionados por los predictores utilizados. El algoritmo utilizado, traslada la ecuación al espacio geográfico generando una capa raster cuyos valores representan, en una escala relativa de cero a uno, la favorabilidad ambiental de cada especie, de modo que los valores altos representan aquellas localidades con mejores condiciones ambientales para la presencia de la especie (Phillips et al., 2006; http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/). MaxEnt generalmente tiende a restringir las distribuciones que genera, siendo de las tres técnicas utilizadas, la que produce distribuciones más cercanas a la distribución realizada (Elith et al., 2006).

Biomapper utiliza el denominado análisis de factores de nicho ecológico (ENFA), similar en procedimiento al clásico Análisis de Componentes Principales. El primer factor maximiza la marginalidad de la especie, que es la distancia ecológica entre el óptimo de sus localidades conocidas y la media del área geográfica analizada. Los otros factores maximizan la especialización de la especie, que es la razón entre la variabilidad ambiental de la región y la variabilidad ambiental representada por las localidades de presencia observadas. Los valores de estos ejes son utilizados para generar mapas de favorabilidad (para una descripción más detallada de la técnica ver Hirzel et al., 2002 y http://www2.unil.ch/biomapper/). Tanto MaxEnt como ENFA no utilizan datos de ausencia reales, generando mapas de favorabilidad

mediante la comparación de las condiciones ambientales de los datos de presencia (uso) respecto a un conjunto aleatorio de datos que representa el conjunto de condiciones del territorio (disponibilidad). Sin embargo, la tercer técnica utilizada, Bioclim, se basa en el simple procedimiento de "envolventes bioclimáticas". La idea básica consiste en identificar el rango de valores ambientales entre los que se encuentran las localidades conocidas de una especie, para construir un mapa binario que discrimina el conjunto de localidades con valores ambientales similares a los de los puntos de presencia conocidos del conjunto de localidades desfavorables. Se trata de un procedimiento que suele generar distribuciones amplias alejadas, generalmente, de la distribución realizada (Elith et al., 2006) y que podrían considerarse una representación de la distribución potencial de las especies (Jiménez-Valverde et al., 2008): el conjunto de localidades, habitadas o no, que poseen condiciones ambientales similares a las localidades conocidas. Se usó el programa Diva-Gis 5.2 (http://www.diva-gis.org/) para realizar estos últimos modelos. Como los resultados generados mediante Bioclim dependen notablemente de la cantidad de variables incorporadas (Beaumont et al., 2005), se seleccionaron las más relevantes para cada especie como aquellas que poseían una mayor contribución a los primeros factores del ENFA realizado con Biomapper (correlaciones $\geq 0{,}30$ en valor absoluto; Tabla 1, Fig. 1D). En el caso de *A. philipmyersi*, que sólo contaba con dos localidades conocidas, no se realizaron predicciones utilizando MaxEnt ni Biomapper. En este caso, asumiendo que los predictores son similares para especies del mismo género y subfamilia (Anderson et al., 2003), la estimación se realizó eligiendo como variables explicativas aquellas que reiteradamente aparecieron como relevantes para el resto de las especies, incrementando un 5 % los valores de favorabilidad obtenidos a fin obtener una representación geográfica de la distribución.

Tabla 1. Punto de corte para transformar los valores de favorabilidad continuos procedentes de los modelos realizados con MaxEnt y Biomapper en datos de presencia-ausencia potencial para cada una de las especies y variables explicativas seleccionadas para cada una de las especies con las que se ha ejecutado el modelo de Bioclim. 1: temperatura media anual, 2: rango de temperatura diaria media, 3: isotermalidad, 4: estacionalidad de la temperatura, 5: temperatura máxima del mes más cálido, 6: temperatura mínima del mes más frío, 7: rango de temperatura anual, 8: temperatura media del trimestre más húmedo, 9: temperatura media del trimestre más seco, 10: temperatura media del trimestre más cálido, 11: temperatura media del trimestre más frío, 12: precipitación media anual, 13: precipitación del mes más húmedo, 14: precipitación del mes más seco, 15: estacionalidad de la precipitación, 16: precipitación del trimestre más húmedo, 17: precipitación del trimestre más seco, 18: precipitación del trimestre más cálido, 19: precipitación del trimestre más frío, 20: altitud sobre el nivel del mar.

	Punto de corte para MaxEnt	Punto de corte para Biomapper	Variables seleccionadas para Bioclim
Abrawayaomys chebezi	0,7	62	2, 3, 5, 7, 14, 15
Akodon philipmyersi	NA	NA	2, 7, 12, 14
Akodon serrensis	0,11	24	1, 6, 9, 10, 20
Brucepattersonius sp.	0,37	13	2, 5, 7, 12, 14, 17, 19
Juliomys pictipes	0,22	46	1, 2, 4, 6, 8, 9, 10, 12, 14, 15, 18

Como los modelos realizados con Biomapper y MaxEnt generan valores de favorabilidad continuos, estos se convirtieron en binarios (presencia-ausencia). Para elegir el límite o umbral de corte existen criterios variables (Lobo et al., 2008; Jiménez-Valverde et al., 2007). En nuestro caso, elegimos como umbral de corte para cada especie el menor valor de favorabilidad registrado para cualquiera de los puntos de presencia conocidos (Tabla 1, Fig. 1B y C) de modo que todas las localidades con observaciones conocidas para cada una de las especies fueron inevitablemente predichas como favorables.

Cuando solo se utiliza la información disponible sobre las presencias de las especies y no existe información fiable sobre las ausencias, los métodos para modelizar como los

utilizados en este trabajo generan representaciones geográficas ubicadas en una situación desconocida entre la distribución realizada y la potencial (ver Jiménez-Valverde et al., 2008). Por ello, se consideró como la hipótesis más parsimoniosa y verosímil de distribución el área coincidente de las tres técnicas utilizadas (Fig. 1E). Esta área trata de representar el conjunto de localidades con condiciones climáticas favorables, similares a las existentes en sus localidades de colecta. Las distribuciones obtenidas para cada una de las especies se refirieron a un marco geográfico de referencia de unos 3.000.000 km^2 (entre los 17º y los 32º de latitud sur y 40º y 59º de longitud oeste, Fig. 1A). Como predictores se utilizaron las 19 variables bioclimáticas y la altitud procedentes de la base de datos Worldclim 1.4 (http://www.worldclim.org/ y Hijmans et al., 2005), las cuales poseen una resolución de 150 segundos geográficos de lado por píxel (aproximadamente 19 km^2 para la latitud analizada). El uso actual del suelo fue utilizado para eliminar de las representaciones geográficas resultantes, en una primera etapa, hábitats inadecuados para las especies obteniendo la que se ha denominado "distribución potencial original" (DPO) y luego, eliminando los hábitats transformados por la actividad humana, obteniendo así la "distribución potencial actual" (DPA). Dichos hábitats se obtuvieron a partir de la cartografía digital proporcionada por el proyecto Global Land Cover 2000 database (European Commission, Joint Research Centre, 2003), con base en imágenes del año 2000 y una resolución de 30 segundos geográficos de lado por píxel (aproximadamente 0.90 km^2 para la latitud analizada). La DPA es una representación geográfica que pretende ofrecer una imagen del área potencial de cada especie que, actualmente, posee condiciones climáticas y de hábitat favorables. La diferencia DPO-DPA podría considerarse una estimación del posible grado de retracción del área de distribución original de cada especie debido a transformaciones de los usos del suelo. Se consideraron como hábitats inadecuados para la presencia de las especies los siguientes: área estéril / suelo desnudo; desierto; bosque inundado por agua dulce; manglar; páramo /

mantillo; bosque de pantano permanente; nieve / hielo permanente; salinas; estepa desértica abierta de arbustos / pastos y, como transformados, a estos tipos de usos del suelo: agricultura – uso intensivo; mosaico de agricultura / bosques degradados; mosaico de agricultura / vegetación degradada; suelo urbano y cuerpos de agua. Para cada especie y cada situación considerada, se calcularon diversos parámetros que permitieran cuantificar la distribución de cada especie: superficie total del área de distribución, superficie del núcleo o parche mayor y distancias mínima y máximas de este núcleo al resto de los parches.

También se examinó la presencia potencial de las distintas especies en las áreas naturales protegidas de la provincia de Misiones teniendo en cuenta la cartografía proporcionada por el Ministerio de Ecología RNRyT de Misiones (Dirección de Procesamiento de Información Satelital y Cómputos – Dirección de Áreas Naturales Protegidas, 2005-2007, Fig. 2). Con base en estos análisis y obviando las localidades ya conocidas, se determinaron los mejores sitios para detectar actualmente nuevas poblaciones de las especies consideradas.

Todo el trabajo cartográfico se realizó mediante el sistema de información geográfica Idrisi Kilimanjaro (Clark Labs, 2003).

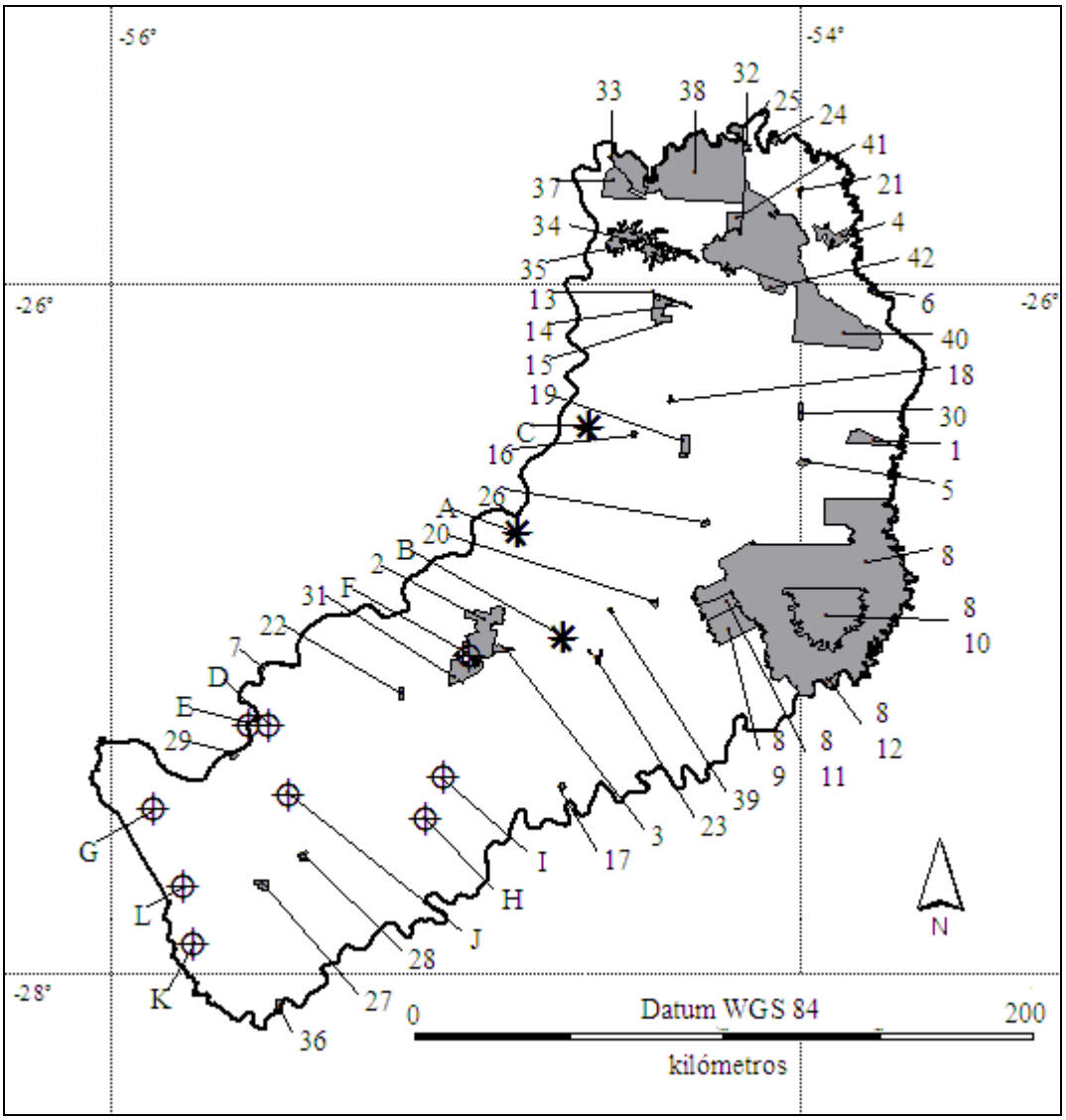


Figura 2. Áreas protegidas de la provincial de Misiones: 1: Parque Provincial (PP) Piñalito, 2: PP V.A. Cuña Pirú, 3: PP Salto Encantado, 4: PP G.H. Foerster, 5: PP Cruce Caballero, 6: Reserva Natural Estricta San Antonio, 7: Reserva Ictica Corpus, 8: Reserva de Biosfera Yabotí, 9: Reserva Natural Cultural Papel Misionero,10: PP Esmeralda, 11: Área Experimental Guaraní, 12: PP Moconá, 13: Parque Natural Municipal Lote C, 14: PP Esperanza, 15: Reserva Privada (RP) Aguaraí-mi, 16: RP Itacuarahy, 17: RP Chancay, 18: RP Lapacho Cué, 19: RP Tomo, 20: Reserva de Uso Múltiple (RUM) EEA Cuartel Victoria, 21: RUM F. Basaldúa, 22: RP El Paraíso, 23: RUM A. Orloff Saltitos, 24: RP Yacutinga, 25: PP I.A.R. Cametti, 26: RP Yaguarundí, 27: PP de la Sierra, 28: RUM EEA Cerro Azul, 29: RP Puerto San Juan, 30: RP J. Freaza, 31: RP UNLP Cuña Pirú, 32: PP Yacuy, 33: Paisaje Protegido (PPr) A. Giai, 34: Monumento Natural Isla Palacio, 35: PPr Lago Urugua-í, 36: RP Santa Rosa, 37: PP Puerto Península, 38: Parque Nacional Iguazú, 39: RP La Ponderosa, 40: PP Urugua-í, 41: PP Uruzú, 42: RP Urugua-í,. Localidades cercanas a las zonas de mayor riqueza: A: El Alcazar, B: Dos de Mayo, C: Eldorado. Localidades mejor prospectadas: D: Aº Yabebiry y RN 12, E: Teyú Cuaré, F: RP UNLP Cuña Pirú, G: Ea. Santa Inés, H: Los Helechos, I: Campo Ramón, J: Bonpland, K: Apóstoles, L: Los Limonales.

Resultados

Abrawayaomys chebezi:

Su distribución potencial se extiende entre los 25,6° y 27,7° de latitud sur en tres manchones principales dentro de la provincia de Misiones, excepto por una pequeña ingresión en el este de Paraguay (departamento Itapuá). La distribución de esta especie estaría incluida totalmente dentro de la ecorregión de bosque atlántico. Según la distribución potencial actual, tras eliminar las áreas deforestadas y teniendo en cuenta la presencia de áreas protegidas que garantizan un menor grado de perturbación humana, las zonas más recomendables para encontrar nuevas localidades de esta especie serían el centro-sur del Parque Nacional (PN) Iguazú, el oeste del Parque Provincial (PP) Urugua-í y las Reservas Privadas (RP) Tomo, Itacuarahy y Lapacho Cue (Fig. 2 y 3A).

Akodon philipmyersi:

Su distribución potencial original se extiende entre los 24,5° y 29,8° de latitud sur y en una angosta franja entre los 55,2° y 56,3° de longitud oeste, principalmente al este de Paraguay (Itapuá, Caazapá y Alto Paraná), el sur de Misiones, el noreste de Corrientes (Argentina) y el oeste de Río Grande do Sul (Brasil). Ocupa básicamente ambientes de campos y malezales, aunque hay algunos parches en bosque atlántico. Los mejores sitios actuales para detectar nuevas poblaciones de esta especie serían: el PP de la Sierra y el sur de Misiones al oeste del meridiano de 55,6° longitud oeste (Fig. 2 y 3B).

Akodon serrensis:

Su distribución potencial original se extiende entre los 17,9° y 29,7° de latitud sur, desde la costa brasilera hasta el NE de la provincia de Misiones. Esta área está casi totalmente incluida en el ambiente de bosque atlántico, con algunas extensiones en el sur del cerrado. Teniendo en cuenta la situación ambiental actual, los sitios donde habría que prospectar en busca de poblaciones no detectadas son: el centro-norte del PN Iguazú, el centro-este del PP

Urugua-í, los PP Uruzú, G.H. Foerster, Piñalito, la Reserva Natural Estricta San Antonio y la RP J. Freaza (Fig. 2 y 3C).

Brucepattersonius sp.:

Su distribución potencial original se extiende entre los 24,5° y 28,1° de latitud sur con su centro en la provincia de Misiones, pero ingresando brevemente en el sudoeste del estado de Paraná, noroeste de Río Grande do Sul (Brasil) y en los departamentos de Alto Paraná e Itapuá (Paraguay). Ocupa áreas de bosque atlántico, casi en su totalidad, aunque abarca un pequeño sector de campos y malezales en el sur de Misiones. Actualmente habría que buscar nuevas poblaciones de esta especie principalmente en: el PN Iguazú (excepto en el noreste), los PP Pto. Península, Uruzú, G.H. Foerster, Esperanza, Cruce Caballero, Salto Encantado, Cuña Pirú (excepto el oeste), de la Sierra, el Paisaje Protegido A. Giai, la Reserva de Uso Múltiple (RUM) F. Basaldúa, la Reserva de la Biósfera Yabotí y la RP UNLP Cuña Pirú (esta última confirmada a posteriori por Cirignoli et al., 2011)(Fig. 2 y 3D).

Juliomys pictipes:

Su distribución potencial original se extiende entre los 22,2° y 27,5° de latitud sur, en una franja que va desde la costa del estado de Río de Janeiro (Brasil) hasta el extremo este de Paraguay, incluyendo la provincia argentina de Misiones. Esta distribución se localiza, principalmente, dentro de los límites del bosque atlántico con una pequeña ingresión en el extremo sur del cerrado. La probabilidad más alta de hallar nuevas localidades para esta especie se encuentra en: el este de PN Iguazú, los PP Yacuy, Urugua-í (norte), I.A.R. Cametti, la RUM F. Basaldúa y la RP Yacutinga (Fig. 2 y 3E).

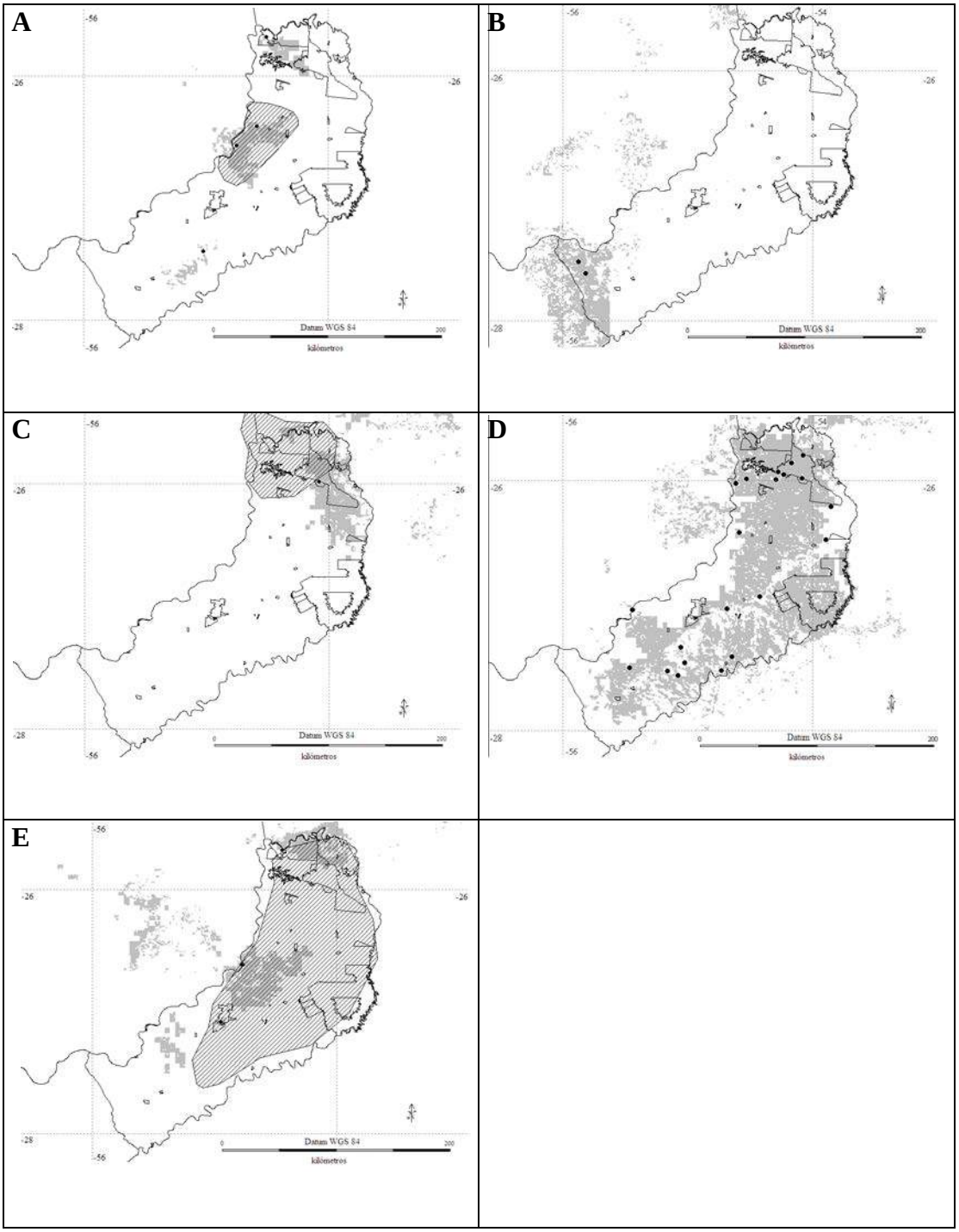


Figura 3. Distribución potencial actual de las especies consideradas en Misiones (en gris), distribuciones de las especies según Patterson et al. (2007) (con líneas oblicuas), localidades con presencia conocida (puntos negros) y localización de las áreas protegidas (polígonos). A: *Abrawayaomys chebezi*. B: *Akodon philipmyersi*. C: *Akodon serrensis*. D: *Brucepattersonius sp*. E: *Juliomys pictipes*.

La suma de las áreas potenciales originales resultantes para estas especies produjo un mapa potencial de variación del número de especies en el que se puede observar un valor máximo (tres especies) en el centro y el norte de Misiones. Como ninguna de estas

localidades posee presencia confirmada de alguno de estos roedores, podrían considerarse localidades adecuadas para la realización de nuevos muestreos. Los sitios del centro de la provincia se encuentran fuera de áreas protegidas entre las localidades de Eldorado y Dos de Mayo (Fig. 2 y 4). En cambio las localidades del norte de la provincia, donde ocurrirían tres especies de estos roedores poco comunes, están mayormente en áreas protegidas, PN Iguazú (centro y sur), PP Urugua-í (norte) y Colonia Andresito (Fig. 2 y 4).

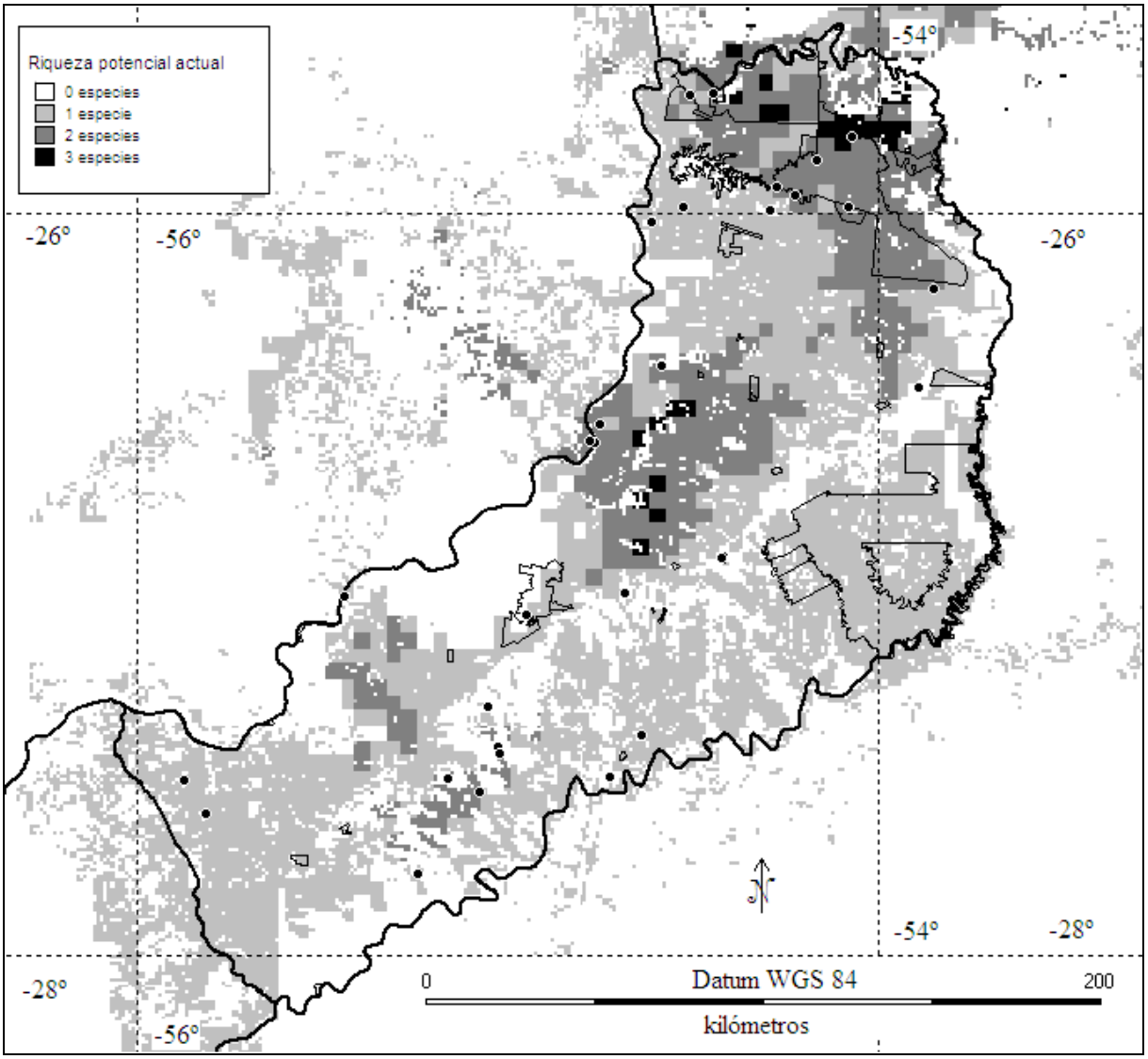


Figura 4. Variación en el número de especies según la superposición de la distribución potencial actual de cada una de las especies en Misiones (en tonos de gris), localidades de presencia conocidas (puntos negros) y localización de las áreas protegidas (polígonos).

En cuanto a la disminución y fragmentación del área de distribución, en líneas generales, los cambios en el uso del suelo parecen haber supuesto una reducción de las áreas potenciales de distribución que oscilarían, según la especie, entre el 23 % y el 73 % del total, y entre el 18 % y el 95 % en el parche de mayor tamaño. Las especies más afectadas serían *A. serrensis* y *J. pictipes*, aunque la primera mantiene la mayor superficie en valores absolutos, mientras que la menos afectada sería *A. chebezi*. El aumento, por subdivisión, del número de parches con condiciones climáticas favorables es siempre muy elevado, oscilando este incremento entre un 1.000 % y un 5.300 % en el caso de *A. philipmyersi*. La distancia mínima entre el parche de mayor tamaño y el fragmento más cercano de las distribuciones potenciales no se vio aumentada más que en 100 metros como mucho, pero la distancia máxima al parche más alejado aumentó unos 9 km en el caso de *A. serrensis* (Tabla 2).

Tabla 2. Número de localidades con datos reales de presencia incluidas dentro de la distribución potencial estimada para cada una de las especies (PO) y la distribución potencial actual (PA), superficie en km^2 de estas distribuciones tras eliminar los usos del suelo desfavorables, superficie de la zona núcleo o parche principal de la distribución, número de parches de la distribución. Los porcentajes representan la superficie de la distribución potencial actual sobre la estimada, mientras que Δ representa el aumento en el número de parches y su fragmentación tras eliminar los usos del suelo desfavorable.

	Localidades		Superficie (en km^2)			Núcleo (en km^2)			Parches (nº)		
	PO	PA	PO	PA	PA (%)	PO	PA	PA (%)	PO	PA	Δ
Abrawayaomys chebezi	4	3	2.896	2.230	77	1.659	1.359	82	6	61	x 10,2
Akodon philipmyersi	2	2	15.955	6.631	42	9.401	4.184	41	9	477	x 53,0
Akodon serrensis	20	13	335.571	90.900	27	296.924	18.163	6	307	5.969	x 19,4
Brucepattersonius sp.	21	15	38.434	28.811	75	36.324	18.473	51	17	866	x 50,9
Juliomys pictipes	13	7	117.859	32.158	27	96.799	4.714	5	104	1.791	x 17,2

Discusión

Utilidad de estos modelos en el caso de especies con datos insuficientes:

Cuando el número de observaciones es escaso, como ocurre generalmente para una gran parte de las especies, las representaciones geográficas generadas mediante estas técnicas deben considerarse hipótesis provisionales cuya fiabilidad sólo podrá evaluarse a medida que se obtengan nuevas colectas. Asumiendo que los factores climáticos usados como predictores son adecuados para representar la heterogeneidad ambiental capaz de describir la distribución de estas especies a la escala espacial considerada, los ejemplos que se proporcionan en este trabajo nos permiten obtener una indicación sobre la localización de futuros sitios de colecta. En nuestra opinión, esta es la principal utilidad de los resultados de este tipo de modelos cuando estos son realizados sobre especies con datos insuficientes. Básicamente, este procedimiento es similar al realizado intuitivamente por cualquier taxónomo cuando este se propone colectar nuevos ejemplares y sólo dispone de información parcial sobre las condiciones ambientales que delimitan la presencia de las especies. La diferencia básica, en este caso, consiste en que, tanto los métodos de modelación como la utilización de un conjunto estandarizado de predictores i) minimiza la subjetividad en la elección de las nuevas localidades a prospectar, ii) garantiza la obtención de resultados sobre una extensa región, y iii) permite priorizar las localidades de colecta según su favorabilidad, estado actual de antropización y accesibilidad.

Tres especies de las cinco analizadas contaban anteriormente con mapas de distribución publicados realizados a mano alzada (Patterson et al., 2007; aunque *A. chebezi* como *A. ruschii*). Estas distribuciones están compuestas por unos pocos polígonos que contienen los puntos considerados siendo, en general, mayores que las áreas predichas por los modelos realizados por nosotros (Fig. 2A, 2C y 2E).

Fiabilidad de las predicciones:

En todos los casos que se realizaron los modelos de distribución con los tres métodos para su posterior superposición, las áreas resultantes con Biomapper, a grandes rasgos, fueron incluyentes de las de Maxent y estas a su vez de las de Bioclim (ver ejemplo en Fig. 1). Por lo tanto, las superficies coincidentes entre los tres, no variaron mucho del resultado de este último método. Como ya se comentó anteriormente, los modelos realizados buscan ofrecer una imagen de la distribución potencial de las especies. Los modelos de este tipo basados únicamente en datos de presencias no pueden validarse con precisión utilizando datos de campo, ya que la especie siempre puede no aparecer en localidades a priori climáticamente favorables. Sin embargo, pueden ponerse a prueba con el objeto de obtener una medida que permita conocer su capacidad predictiva y si sus errores son aceptables (Lobo et al., 2008). Según algunos autores (Hernández et al., 2006, Pearson et al. 2007), MaxEnt es capaz de proporcionar buenas predicciones incluso cuando el numero de presencias es escaso. En nuestro caso, podrá realizarse una comprobación de la fiabilidad de estas predicciones a medida que avancen las prospecciones de micromamíferos en la provincia de Misiones. Sin embargo, cabría preguntarse si existen localidades con inventarios fiables en las que no se haya observado la especie, pero en las que nuestros modelos predigan su presencia. El esfuerzo de colecta para micromamíferos varía ostensiblemente entre las distintas localidades de la provincia estudiada. Las localidades mejor prospectadas han sido (de mayor a menor número de individuos colectados -1853 a 242-): el cruce del arroyo Yabebiry con la ruta nacional 12 (punto D en Fig. 2, Massoia et al., 1989c, combinable con Teyú Cuaré, E en Fig. 2, Massoia et al., 1988); el balneario de la RP UNLP Cuña Pirú (punto F en Fig. 2, Pardiñas et al., 2008); la estancia Santa Inés (punto G en Fig. 2, Pardiñas in litt., 2009), además de Los Helechos, Campo Ramón, Bonpland, Apóstoles, Los Limonales (El Cruce) (Massoia, 1983; Massoia,1988; Massoia et al., 1989a, 1989b, 1989d; Pardiñas in litt., 2009) (puntos H, I, J, K

y L en Fig. 2). Aunque para Los Helechos se predice la presencia de *Brucepattersonius sp.* y para Apóstoles y Los Limonales la de *A. philipmyersi*, en ninguno de estos dos casos fueron detectadas estas especies. La presencia potencial de *Brucepattersonius sp.* para la RP UNLP Cuña Pirú se confirmó a posteriori de este análisis (Cirignoli et al., 2011). En nuestra opinión, aunque estas localidades están entre las que poseen mayores colectas, sus inventarios de micromamíferos no pueden considerarse exhaustivos y completamente fiables. Diferencias en el método y esfuerzo de colecta han impedido, muy probablemente, detectar las especies de micromamíferos existentes en estas localidades. Por ejemplo, en la RP UNLP Cuña Pirú y en la Ea. Santa Inés los ejemplares se obtuvieron con trampas Sherman y Victor colocadas en el suelo, mientras que en resto de las localidades se obtuvieron cráneos o partes óseas a partir del análisis de egagrópilas de la lechuza de campanario (*Tyto alba*). La selectividad hacia especies de ambientes abiertos por parte de esta lechuza y la parcialidad del muestreo realizado mediante trampas, sumado a que en ningún sitio se combinaron ambos métodos de colecta, serían las razones más probables que explicarían la ausencia de estas especies.

Resolución de la información utilizada:

Es común que las distintas variables utilizadas en estos modelos de distribución posean distintas resoluciones, buscándose en ese caso homogeneizar el conjunto de los datos al tamaño de pixel mayor (Brotons et al. 2004, Engler et al. 2004, Sánchez-Cordero et al., 2005, Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2009). En nuestro caso, la distribución potencial original fue estimada utilizando información climática a una resolución (19 km^2) diferente de la que poseían las variables de uso del suelo utilizadas para estimar la distribución potencial actual (0,90 km^2). La resolución de los datos climáticos debe ser aquella acorde con los datos biológicos de partida. En nuestro caso decidimos utilizar esta resolución para los datos climáticos ya que el lado del píxel de los modelos de distribución (4,3 km) es

aproximadamente la mitad de la distancia entre los dos puntos de presencia conocidos más cercanos (9,5 km para *A. philpmyersi*). A posteriori, la mayor resolución de la cartografía sobre usos del suelo proporciona representaciones espaciales con un grado mayor de fragmentación, ya que dentro de cada celda de 19 km^2 considerada apta por sus valores climáticos promedio, pueden existir muchos pixeles de 0,90 km^2 con usos inadecuados. Por ello, hemos preferido aprovechar la diferente resolución de ambos tipos de datos, asumiendo que las variaciones microclimáticas dentro de cada pixel son irrelevantes, mientras que un uso del suelo inadecuado limitaría efectivamente la distribución de cada especie.

Ubicación de nuevas localidades a prospectar:

En el caso concreto de los micromamíferos considerados para la provincia de Misiones, nuestros resultados aconsejan realizar nuevas colectas principalmente en el centro del PN Iguazú, norte del PP Urugua-í, norte del PP G.H. Foerster, RUM F. Basaldúa y entre las localidades de Eldorado y Dos de Mayo, al este de El Alcázar (4, 21, 38, 40, A, B y C en Fig. 2).

Disminución del área potencial por efectos antrópicos:

Los modelos de distribución que usan solamente presencias e información climática como predictores ofrecen, básicamente, estimaciones sobre las regiones cuya climatología es similar a la existente en las localidades de presencia conocidas. De este modo, la eliminación ulterior de los usos del suelo a priori inapropiados para la especie, asume que las localidades con estas condiciones son incapaces de albergar poblaciones con crecimientos netos demográficos positivos; los individuos podrían hallarse en estos hábitats antropizados o inapropiados pero su presencia se debería a la cercanía de otras poblaciones localizadas sobre hábitats favorables. Este supuesto debería demostrarse aunque resulta razonable. En última

instancia, la eliminación de aquellas áreas cuyo hábitat original ha sido transformado ofrece la posibilidad de estimar la posible influencia que los cambios en el uso del suelo han podido tener sobre la disminución del área de distribución de cada especie y su fragmentación.

Si bien existen ejemplos de este tipo de análisis con especies amenazadas, en general han sido realizados con un número mucho mayor de localidades que el presente (Engler et al., 2004, Sánchez-Cordero et al,. 2005, Peterson et al., 2006, Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2009). Sólo Brotons et al. (2004) utilizaron especies con 15 ocurrencias o más. Por ello, una cuestión más delicada y atrevida, es la utilización de las representaciones geográficas de estos modelos para examinar la posible disminución en el área de distribución de las especies debida a cambios en el uso del suelo. Teniendo en cuenta estas consideraciones, nuestros resultados sugieren que las diferentes especies muestran patrones de retracción distintos en su área de distribución. El área potencial actual de *A. serrensis* y *J. pictipes* podría haberse reducido básicamente en Brasil y las distribuciones potenciales con menor retracción (*Brucepattersonius sp.* y *A. chebezi*), se encuentran principalmente dentro de Argentina. Estos patrones están relacionados con la proporción del bosque atlántico que ha desaparecido en los distintos países (Di Bitetti et al., 2003). Si se analizan los posibles cambios en la distribución, tanto *J. pictipes* como *A. serrensis* serían las especies que habrían experimentado una reducción mayor en su área de distribución potencial original (73 % en ambos casos). El tamaño del núcleo principal del área de distribución habría disminuido, en promedio, un 68 % y el número de parches se habría multiplicado por 280 aproximadamente. El efecto real de estos importantes cambios sobre las poblaciones de estas especies dependerá de su capacidad para persistir en pequeños parches degradados, como ocurre en el caso de *J. pictipes* (Pardiñas et al., 2008). Para el resto de las especies, sería necesario obtener más información sobre su demografía, tanto en hábitats degradados, como en pequeñas manchas de vegetación natural. No obstante, nuestros resultados apuntan a que las poblaciones de estas especies poco

conocidas de micromamíferos podrían encontrarse gravemente amenazadas, como en el caso de *A. chebezi*, la cual posee el área de distribución potencial de menor tamaño (actual: 2.230 km^2).

En estas circunstancias, cualquier modificación ulterior dentro de las áreas de distribución de las especies aparentemente exclusivas de la provincia de Misiones (*A. philpmyersi, Brucepattersonius sp.* y *A. chebezi*), podría significar una fragmentación o aislamiento excesivos de las poblaciones, poniendo en peligro la persistencia de algunas de ellas.

Bibliografía

ANDERSON RP, D LEW y A TOWNSEND PETERSON**.** 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. Ecological Modelling 162: 211-232.

ARAGÓN P, A BASELGA y JM LOBO. 2010. Global estimation of invasion risk zones for the western corn rootworm *Diabrotica virgifera virgifera*: integrating distribution models and physiological thresholds to assess climatic favourability. Journal of Applied Ecology 47:1026-1035.

BARQUEZ RM, MM DÍAZ y RA OJEDA (eds.). 2006. Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución. SAREM, Tucumán, 356 pp.

BEAUMONT LJ, L HUGHES y M POULSEN. 2005. Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. Ecological Modelling 186:251-270.

BROTONS L, W THUILLER, MB ARAÚJO y AH HIRZEL. 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. Ecography 27: 437-448.

BROWN J y M LOMOLINO. 1998. Biogeography. Second edition. Sinauer Associates Inc., Sunderland, 691 pp.

BURKART R, NO BÁRBARO, RO SÁNCHEZ y DA GÓMEZ. 1999. Eco-regiones de la Argentina. PRODIA, Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, 43 pp.

CALOSI P, DT BILTON, JI SPICER y A ATFIELD. 2008. Thermal tolerance and geographical range size in the *Agabus brunneus* Group of European diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). Journal of Biogeography 35: 295-305.

CLARK LABS. 2003. Idrisi Kilimanjaro. GIS software package. Clark Labs, Worcester, MA.

CHEFAOUI R y JM LOBO. 2008. Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance. Ecological Modelling 210:478-486.

CHRISTOFF AU, V FAGUNDES, IJ SBALQUEIRO, MS MATTEVI y Y YONENAGA-YASSUDA. 2000. Description of a new species of *Akodon* (Rodentia: Sigmodontinae) from southern Brazil. Journal of Mammalogy 81:838-851.

CIRIGNOLI S, CA GALLIARI, UFJ PARDIÑAS, DH PODESTÁ y R ABRAMSON. 2011. Mamíferos de la Reserva Valle del Cuña Pirú, Misiones, Argentina. Mastozoología Neotropical 18:25-43.

D´ELÍA G, I MORA, P MYERS y RD OWEN. 2008. New and noteworthy records of Rodentia (Erethizontidae, Sciuridae and Cricetidae) from Paraguay. Zootaxa 1784:39-57.

DENNIS RLH, TH SPARKS y PB HARDY. 1999. Bias in butterfly distribution maps: the effects of sampling effort. Journal of Insect Conservation 3:33-42.

DEPARTAMENTO DE GEOGRAFÍA, INSTITUTO SUPERIOR DEL PROFESORADO "ANTONIO RUIZ DE MONTOYA". 1985. Mapa de la Provincia de Misiones. Físico y Político. Escala 1:250.000. Posadas.

DI BITETTI MS, G PLACCI y LA DIETZ. 2003. Una Visión de Biodiversidad para la Ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná: Diseño de un Paisaje para la Conservación de la Biodiversidad y prioridades para las acciones de conservación. World Wildlife Fund, Washington D.C., 156 pp. http://assets.wwf.org.br/downloads/altoparana_version_completa.pdf

DIRECCIÓN DE PROCESAMIENTO DE INFORMACIÓN SATELITAL Y CÓMPUTOS – DIRECCIÓN DE AREAS NATURALES PROTEGIDAS. 2005-2007. Provincia de Misiones, Áreas Naturales Protegidas y Corredor Verde. Ministerio de Ecología, Recursos Naturales Renovables y Turismo, Provincia de Misiones. Mapa en archivo .jpg. 1:300.000. Junio de 2007. Coberturas de áreas naturales protegidas, polígonos en archivos .shp, .shx, .dbf. Noviembre 2005.

DIRECCIÓN GENERAL DE ESTADÍSTICAS Y CENSOS. 1978. Atlas general de la provincia de Misiones. Provincia de Misiones, Secretaría de Planificación y Control, DGEyC, Posadas, 152 pp.

DIVA-GIS 5.2. HIJMANS RJ, L GUARINO, A JARVIS, R O'BRIEN, P MATHUR, E ROJAS, M CRUZ e I BARRANTES. International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI), International Potato Center (CIP), UC Berkeley Museum of Vertebrate Zoology, The Secretariat of the Pacific Community and others including SINGER/SGRP, FAO, USDA, SENASA, and BMZ. http://www.diva-gis.org/.

DIXON PM, AM ELLISON y J GOTELLI. 2005. Improving the precision of estimates of the frequency or rare events. Ecology 86:1114–1123.

ELITH J, CH GRAHAM, RP ANDERSON, M DUDÍK, S FERRIER, A GUISAN, RJ HIJMANS, F HUETTMANN, JR LEATHWICK, A LEHMANN, J LI, LG LOHMANN, BA LOISELLE, G MANION, C MORITZ, M NAKAMURA, Y NAKAZAWA, J MCC OVERTON, AT PETERSON, SJ PHILLIPS, KS

RICHARDSON, R SCACHETTI-PEREIRA, RE SCHAPIRE, J SOBERÓN, S WILLIAMS, MS WISZ y NE ZIMMERMANN. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. Ecography 29:129-151.

ENGLER R, A GUISAN y L RECHSTEINER. 2004. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. Journal of Applied Ecology 41: 263-274.

EUROPEAN COMMISSION, JOINT RESEARCH CENTRE. 2003. Global land cover 2000 database. http://gem.jrc.ec.europa.eu/products/glc2000/glc2000.php. The Land Cover Map for South America in the Year 2000. H. D. Eva, E. E. de Miranda, C. M. Di Bella, V. Gond, O. Huber, M. Sgrenzaroli, S. Jones, A. Coutinho, A. Dorado, M. Guimarães, C. Elvidge, F. Achard, A. S. Belward, E. Bartholomé, A. Baraldi, G. De Grandi, P. Vogt, S. Fritz, A. Hartley. http://bioval.jrc.ec.europa.eu/products/glc2000/products.php

GEISE L, LG PEREIRA, DEP BOSSI y HG BERGALLO. 2004. Pattern of elevational distribution and richness of non volant mammals in Itatiaia National Park and its surroundings, in Southeastern Brazil. Brazilian Journal of Biology 64:599-612.

GIL Y CARBÓ GE. 2004. La Complementariedad de Áreas Protegidas con Base en la Diversidad de Mamíferos. Tesis de Maestría, Maestría en Recursos Bióticos, Área Académica de Biología, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca de Soto, Hidalgo, México, 170 pp.

GRAHAM CH, S FERRIER, F HUETTMAN, C MORITZ y AT PETERSON. 2004. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. Trends in Ecology & Evolution 19:497-503.

GUISAN A y NE ZIMMERMANN. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling 135:147-186.

GURALNICK RP, AW HILL y M LANE. 2007. Towards a collaborative, global infrastructure for biodiversity assessment. Ecological Letters 10:663-672.

HERNÁNDEZ PA, CH GRAHAM, LL MASTER y DL ALBERT. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. Ecography 29: 773-785.

HERSHKOVITZ P. 1994. The Description of a New Species of South American Hocicudo, or Long Nosed Mouse, Genus *Oxymycterus* (Sigmodontinae, Muroidea), with a Critical Review of the Generic Context. Fieldiana, Zoology, new series 79:1-43.

HERSHKOVITZ P. 1998. Report on some sigmodontine rodents collected in southeastern Brazil with descriptions of a new genus and six new species. Bonner Zoologische Beiträge 47:193-256.

HIJMANS RJ, SE CAMERON, JI PARRA, PG JONES y A JARVIS. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology 25:1965-1978.

HIRZEL AH. 1998-2008. Biomapper 4.0 Version 4.0.6.370. http://www.unil.ch/biomapper.

HIRZEL AH, J HAUSSER, D CHESSEL y N PERRIN. 2002. Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? Ecology 83:2027-2036.

HIRZEL AH, VY HELFER y F METRAL. 2001. Assessing habitat suitability models with a virtual species. Ecological Modelling 145: 111-121.

HORTAL J, JM LOBO y F MARTÍN-PIERA. 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.

HORTAL J, A JIMÉNEZ-VALVERDE, JF GÓMEZ, JM LOBO y A BASELGA. 2008. Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species. Oikos 117:847-858.

JIMÉNEZ-VALVERDE A, VM ORTUÑO y JM LOBO. 2007. Exploring the distribution of *Sterocorax* Ortuño, 1990 (Coleoptera, Carabidae) species in the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography* 34: 1426–1438.

JIMÉNEZ-VALVERDE A, JM LOBO y J HORTAL. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. Diversity and Distributions 14:885-1032.

KADMON R, O FARBER y A DANIN. 2003. A systematic analysis of factors affecting the performance of climatic envelope models. Ecological Applications 13:853-867.

KADMON R, O FARBER y A DANIN. 2004. Effect of roadside bias on the accuracy of predictive maps produced by bioclimatic models. Ecological Applications 14:401-413.

LOBO JM. 2008. More complex distribution models or more representative data? Biodiversity Informatics 5:14-19.

LOBO JM, A JIMÉNEZ-VALVERDE y R REAL. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictice distribution models. Global Ecology and Biogeography 17:145-151.

MARES MA y JK BRAUN. 2000. Three New Species of *Brucepattersonius* (Rodentia: Sigmodontinae) from Misiones Province, Argentina. Occasional Papers Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History 9:1-13.

MARTÍNEZ-MEYER E. 2005. Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species potential distributions. Biodiversity Informatics 2:42-55.

MARTÍN-PIERA F y JM LOBO. 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.

MASSOIA E. 1963. *Oxymycterus iheringi* (Rodentia-Cricetidae), nueva especie para la Argentina. Physis XIV:129-136

MASSOIA E y A FORNES. 1969. Caracteres comunes y distintivos de *Oxymycterus nasutus* (Waterhouse) y *O. iheringi* Thomas (Rodentia, Cricetidae). Physis XXVIII:315-321.

MASSOIA E. 1983. La alimentación de algunas aves del orden Strigiformes en la Argentina. El Hornero, Número Extraordinario: 125-148.

MASSOIA E. 1988. Presas de *Tyto alba* en Campo Ramón, departamento Oberá, provincia de Misiones - 1. APRONA Boletín Científico 7:4-16.

MASSOIA E. 1993. Los roedores misioneros -1 - Lista sistemática comentada y geonemia provincial conocida. APRONA Boletín Científico 25:42-51.

MASSOIA E, JC CHEBEZ y S HEINONEN FORTABAT. 1991. Nuevos o poco conocidos cráneos de mamíferos vivientes - 3 - *Abrawayaomys ruschii* de la provincia de Misiones, República Argentina. APRONA Boletín Científico 19:39-40.

MASSOIA E, JC CHEBEZ y S HEINONEN FORTABAT. 1988. Depredación de mamíferos por *Tyto alba tuidara* en Teyú Cuaré, departamento San Ignacio, provincia de Misiones. APRONA Boletín Científico 8:7-13.

MASSOIA E, JC CHEBEZ y S HEINONEN FORTABAT. 1989a. Segundo análisis comparado de *Tyto alba tuidara* en el departamento Apóstoles, provincia de Misiones. APRONA Boletín Científico 13:3-8.

MASSOIA E, JC CHEBEZ y S HEINONEN FORTABAT. 1989b. Análisis de regurgitados de *Tyto alba tuidara* de Los Helechos, Deparatamento Oberá, provincia de Misiones. APRONA Boletín Científico 14:16-22.

MASSOIA E, JC CHEBEZ y S HEINONEN FORTABAT. 1989c. Mamíferos y aves depredados por *Tyto alba tuidara* en el arroyo Yabebyri, Deparatamento Candelaria, provincia de Misiones. APRONA Boletín Científico 15:8-13.

MASSOIA E, JC CHEBEZ y S HEINONEN FORTABAT. 1989d. Mamíferos y aves depredados por *Tyto alba tuidara* en Bonpland, Deparatamento Candelaria, provincia de Misiones. APRONA Boletín Científico 15:19-24.

MASSOIA E, JC CHEBEZ y A BOSSO. 2006. Los mamíferos silvestres de la provincia de Misiones, Argentina. CD. Ed. de los autores, Buenos Aires, Argentina, 512 pp.

MINISTERIO DO MEIO AMBIENTE. Sin fecha. Portal Brasileiro de Biodiversidade. Mapas de Cobertura Vegetal dos Biomas Brasileiros. http://mapas.mma.gov.br/mapas/aplic/probio/datadownload.htm. Consultado el 6/5/08.

NERI-BASTOS FA, DM BARROS-BATTESTI, PM LINARDI, M AMAKU, A MARCILI, SE FAVORITO y R PINTO-DA-ROCHA. 2004. Ectoparasites of wild rodents from Parque Estadual da Cantareira (Pedra Grande Nuclei), São Paulo, Brazil. Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária 13:29–35.

PARDIÑAS UFJ, G D´ELÍA, S CIRIGNOLI y P SUAREZ. 2005. A new species of *Akodon* (Rodentia, Cricetidae) from the northern campos grasslands of Argentina. Journal of Mammalogy 86:462-474.

PARDIÑAS UFJ, G D´ELIA, P TETA, PE ORTIZ, PJ JAYAT y S CIRIGNOLI. 2006. Tribu Akodontini Vorontsov, 1959 (sensu D´Elía, 2003). Pp. 146-166, *en* Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución (RM Barquez, MM Díaz y RA Ojeda, eds.). SAREM, Tucumán, Argentina.

PARDIÑAS UFJ, P TETA, G D´ELIA y C GALLIARI. 2008. Rediscovery of *Juliomys pictipes* (Rodentia: Cricetidae) in Argentina: emended diagnosis, geographic distribution, and insights on genetic structure. Zootaxa 1758:29-44.

PARDIÑAS UFJ, P TETA y G D´ELIA. 2009. Taxonomy and distribution of *Abrawayaomys* (Rodentia: Cricetidae), an Atlantic Forest endemic with the description of a new species. Zootaxa 2128:39-60.

PATTERSON BD, G CEBALLOS, W SECHREST, MF TOGNELLI, T BROOKS, L LUNA, P ORTEGA, I SALAZAR y BE YOUNG. 2007. Digital Distribution Maps of the Mammals of the Western Hemisphere, version 3.0. NatureServe, Arlington, Virginia, USA, *en* INFONATURA Animals and Ecosystems of Latin America [web application]. Version 5.0. Arlington, Virginia (USA): NatureServe. Disponible en: http://www.natureserve.org/infonatura. (Consultado el 29/7/09).

PEARSON RG, CJ RAXWORTHY, M NAKAMURA y AT PETERSON. 2007. Predicting species distribution from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. Journal of Biogeography 34, 102-117.

PEDUZZI P, J CONCATO, R KEMPER, TR HOLFORD y AR FEINSTEIN. 1996. A simulation study of the number of events per variable in logistic regression analysis. Journal of Clinical Epidemiology 49:1373-1379.

PEREIRA J, P TETA, N FRACASSI, A JOHNSON y P MOREYRA. 2005. Sigmodontinos (Rodentia, Cricetidae) de la Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (Provincia de Misiones, Argentina), con la confirmación de la presencia de "*Akodon" serrensis* en la Argentina. Mastozoología Neotropical 12:83-89.

PETERSON AT. 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. Biodiversity Informatics 3:59-72.

PETERSON AT, V SÁNCHEZ-CORDERO, E MARTÍNEZ-MEYER y AG NAVARRO-SIGÜENZA. 2006. Tracking population extirpations via melding ecological niche modeling with land-cover information. Ecological Modelling 195: 229-236.

PHILLIPS SJ, RP ANDERSON y RE SCHAPIRE. 2006. Maximun entropy modeling of species geographic distributions. Ecological modelling 190:231-259. www.cs.princeton.edu/schapire/maxent/.

PLACI G y M DI BITETTI. 2005. Situación ambiental en la ecorregión del bosque Atlántico del alto Paraná (selva paranaense). Pp. 197-225, *en* La situación ambiental argentina (A Brown, U Martinez Ortiz, M Acerbi y J Corcuera, eds.). FVSA. http://www.vidasilvestre.org.ar/descargables/libro_imperdible/selva%20paranaense.pdf .

REIG OA y JA KIRSCH. 1988. Descubrimiento del segundo ejemplar conocido y de la presencia en Argentina del peculiar sigmodontino (Rodentia: Cricetidae) *Abrawayaomys ruschii* Souza Cuña et Cruz. 4as Jornadas Argentinas de Mastozoología, Resúmenes: 80

REUTTER BA, V HELFER, A HIRZEL y P VOGEL. 2003. Modelling habitat-suitability using museum collections: an example with three sympatric *Apodemus* species from the Alps. Journal of Biogeography 30:581-590.

RÍOS-MUÑOZ CA y A NAVARRO-SIGÜENZA. 2009. Efectos del cambio de uso de suelo en la disponibilidad hipotética de hábitat para los psitácidos de México. Ornitología Neotropical 20: 491-509.

SÁNCHEZ-CORDERO V, P ILLOLDI-RANGEL, MA LINAJE, S SARKAR y AT PETERSON. 2005. Deforestation and extant distributions of Mexican endemic mammals. Biological Conservation 126: 465–473.

SÁNCHEZ-FERNÁNDEZ, D., LOBO, J.M. & HERNÁNDEZ-MANRIQUE, O L. 2011. Species distribution models that do not incorporate global data misrepresent potential distributions: a case study using Iberian diving beetles. Diversity and Distributions 17: 163-171.

SOBERÓN J y AT PETERSON. 2004. Biodiversity informatics: Managing and applying primary biodiversity data. Philosophical Transactions of The Royal Society of London B 359:689-698.

SOBERÓN J. y AT PETERSON. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. Biodiversity Informatics 2:1-10.

SOBERÓN J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. Ecology Letters 10:1115-1123.

TAVARES DA FONSECA M. 2001. Considerações sobre a mastofauna do Parque Estadual do Rio Doce. CRB 13089/4, 23 pp. http://www.ief.mg.gov.br/images/stories/plano_manejo_perd/an2.zip, *en* Plano de Manejo - P.E. do Rio Doce, IEF (Instituto Estadual Forestal de Minas Gerais). http://www.ief.mg.gov.br/index.php?option=com_contentytask=viewyid=306yItemid=72. (Consultado el 23/4/08).

WORLD WIDE FUND FOR NATURE. 2002. Global 200. Blueprint for a living planet. www.panda.org. (Consultado el 13/8/03).

CAPÍTULO 3

SITUACIÓN DEL ZORRO VINAGRE (*SPEOTHOS VENATICUS*) EN EL EXTREMO SUR DE SU DISTRIBUCIÓN (ARGENTINA)*

* Gil, G. E. y Lobo, J. M. 2012. Situación del zorro vinagre (S*peothos venaticus*) en el extremo sur de su distribución (Argentina). Interciencia, 37(1): 21-28, Caracas, Asociación Interciencia. ISSN: 0378-1844. http://www.interciencia.org

Resumen

El zorro vinagre (*Speothos venaticus* Lund, 1842) es una especie muy poco conocida, amenazada y difícil de detectar. En el extremo sur de su distribución, Argentina, esta especie habita también en un ambiente altamente amenazado, el bosque atlántico interior. Entre los diferentes métodos disponibles para la predicción de la distribución geográfica de las especies, los modelos lineales generalizados (GLM) constituyen una técnica capaz de brindar resultados ajustados a la distribución real, aunque necesita información fiable sobre las localidades en las que la especie está ausente. Para conocer mejor la distribución geográfica de *Speothos venaticus*, georreferenciamos todas sus localidades conocidas y una serie de nuevos registros en Argentina, modelamos la distribución potencial y real de la especie, identificando asimismo las variables con mayor capacidad para explicar la presencia de la especie. Para examinar su estado de conservación, analizamos la retracción de su área y su presencia en áreas protegidas argentinas. En total, se recopilaron 182 registros georreferenciados (13 en Argentina). La distribución real predicha posee 10.512.505 km^2, que es el 57% y 73% del área reportada anteriormente. Las variables más relevantes fueron la precipitación media anual, la precipitación del trimestre más cálido y rango de temperatura anual. La presa con una superposición mayor en su distribución fue *Cuniculus paca*. Tras eliminar los hábitats inadecuados para *Speothos*, la superficie de su distribución se reduce a 7.818.882 km^2, con dos grandes parches que probablemente estén conectados en el este de Bolivia. En Argentina su área ambientalmente favorable habría disminuido hasta los 23.025 km^2 (80 % del original), con cuatro localidades con registros conocidos que habrían sido profundamente modificadas. Aunque la mayoría de las áreas protegidas podrían albergar esta especie, sólo cuatro cuentan con datos (PN Iguazú, PP Urugua-í, PP Cruce Caballero y RPUM Valle del Cuña Pirú).

Abstract

The bush dog (*Speothos venaticus* Lund, 1842) is a species that is poorly known, threatened and difficult to detect. In the extreme south of its distribution, which occurs in Argentina, this species also inhabits a highly threatened environment-the interior Atlantic forest. Among the methods available for prediction of species distributions, generalized linear models (GLM) is a technique able to provide predictions on the real distribution of species, but this method requires reliable information about absence localities. To better understand the geographic distribution of *Speothos venaticus*, we geo-referenced all known localities and some new records from Argentina. Subsequently, we modeled both the potential and real distribution of the species and also identified explanatory variables with high capacity to predict presence of this species. To examine conservation status of the bush dog, we analyzed the retraction of the geographic distribution of this species throughout its range and its presence in Argentine protected areas. A total of 182 georeferenced database records were collected (13 in Argentina). The predicted real distribution is 10,512,505 km^2, which is 57% and 73% of the both areas previously reported. The most relevant variables in predicting presence of this species were mean annual precipitation, precipitation of the warmest quarter, and annual temperature range. The prey species with the greatest overlap in distribution was *Cuniculus paca*. After eliminating unsuitable habitats for *Speothos* within its geographic range, its distribution is reduced to 7,818,882 km^2, with two large core areas that are probably connected along eastern Bolivia. In Argentina, the area that is environmentally favourable for this species is predicted to have diminished to 23,025 km^2 (80% of the original area), and four localities where this species is known to occur have been deeply transformed by humans. Although most of the protected areas in the Atlantic forest of Argentina could host this species, currently only four have records of the species (Iguazú NP, Urugua-í PP, Cruce Caballero PP and Valle del Cuña Pirú PRMU).

Introducción

El zorro vinagre (*Speothos venaticus* Lund, 1842) es un cánido que se distribuye por Centro y Sudamérica, desde Costa Rica hasta Argentina. La mayoría de los datos de presencia de esta especie en estado silvestre han sido obtenidos a partir de observaciones fortuitas, debido a su baja detectabilidad. Su ecología está muy poco estudiada siendo el cánido Neotropical menos conocido (Peres, 1991; Beisiegel y Ades, 2002; Beisiegel y Zuercher, 2005; Michalski y Peres, 2005; DeMatteo y Loiselle, 2008; Oliveira, 2009). Desde el punto de vista de su estatus de conservación, esta especie es considerada "Cercana a la Amenaza" (NT) a escala global (Zuercher et al. 2008) y "En Peligro" (EN) en Argentina (Díaz y Lucherini, 2006). *Speothos venaticus* es un zorro pequeño (4-7 kg), que vive en grupos compuestos por una pareja y su familia extendida, caza cooperativamente y sus presas más frecuentes parecen ser *Cuniculus paca, Dasyprocta spp., Hydrochoerus hydrochaeris* y *Dasypus novemcinctus,* de la cual también usa sus cuevas. Un grupo de 6 individuos tiene un área de acción de unos 100 km^2. Posee hábitos semi-acuáticos y su presencia está relacionada con la existencia de cursos de agua (Beisiegel y Zuercher, 2005; DeMatteo y Loiselle, 2008; Oliveira, 2009). El Plan de Acción para el Análisis del Estatus y Conservación de Cánidos recomienda, entre otras cosas, la re-evaluación de su distribución (Zuercher et al., 2004).

El límite austral de la distribución de *Speothos venaticus* se encuentra en la provincia de Misiones, en el noreste de Argentina, en la ecorregión de selva paranaense o bosque atlántico interior (Dinertein et al., 1995; Burkart et al., 1999). El primer registro para este país se realizó en 1974 para el Establecimiento San Jorge, Departamento Iguazú (Crespo, 1974). Las siete localidades citadas hasta el momento en esta región son, en su mayoría, muy imprecisas o de difícil ubicación geográfica (Chebez y Gil, 2008). El bosque atlántico se encuentra clasificado como crítico dentro de las 200 eco-regiones más amenazadas del planeta

y también a escala nacional (World Wide Fund For Nature, 2002; Placi y Di Bitetti, 2005). Por ello, el aporte de nuevas localidades en Argentina para la especie resulta de interés para conocer su estatus actual en el extremo meridional de su área de distribución y su capacidad de pervivencia ante las trasformaciones en los usos del suelo que ha experimentado esta zona.

Actualmente, con el desarrollo alcanzado con los Sistemas de Información Geográfica, resulta muy útil contar con las coordenadas geográficas de los registros conocidos de las especies, para evitar imprecisiones y analizar distribuciones geográficas y sus relaciones con el uso del suelo (Guralnick et al., 2007). Sin embargo, esta información georreferenciada, además de ser escasa, suele poseer evidentes sesgos geográficos y ambientales (ver Dennis et al., 1999; Kadmon et al., 2004; Hortal et al., 2008 y referencias allí citadas). Para superar estas limitaciones, han adquirido un gran auge diversas técnicas que buscan interpolar e incluso extrapolar la información cartográfica parcial existente sobre los organismos, a fin de obtener simulaciones fiables capaces de representar su distribución a partir de datos incompletos (Guisan y Zimmermann, 2000). Se trata, en esencia, de utilizar información georreferenciada sobre la distribución de las especies, conjuntamente con diversos datos ambientales que actúan como predictores, a fin de elaborar funciones estadísticas con capacidad predictiva. Aunque existe un gran conjunto de técnicas disponibles para este propósito (Elith et al., 2006) los resultados de las mismas difieren según se busque estimar la distribución "potencial" o la "real" de las especies (Soberón y Peterson, 2004, 2005; Peterson, 2006; Soberón, 2007; Jiménez-Valverde et al., 2008). Para obtener representaciones que se acerquen a la distribución real de los organismos se necesitan datos de ausencia fiables que incorporen al análisis aquellas localidades con condiciones ambientales favorables pero inhabitadas, así como predictores capaces de dar cuenta del efecto generado por aquellos factores que impiden la presencia de un especie en territorios favorables y técnicas de parametrización complejas (Lobo et al., 2008). Si, por el contrario, lo que se desea es obtener

una simulación cercana a la distribución potencial de una especie (el conjunto de localidades con condiciones ambientales favorables), entonces no es necesario utilizar la información sobre las ausencias o, en todo caso, incluir únicamente la de aquellas localidades con condiciones claramente desfavorables (Chefaoui y Lobo, 2008; Jiménez-Valverde et al., 2008).

Para *Speothos venaticus* existe cartografía reciente que establece su rango de distribución (Patterson et al., 2007). Así como un modelo de distribución (DeMatteo y Loiselle, 2008) que sugiere nuevas zonas de colecta de datos y propone áreas en las que sería posible mantener poblaciones viables. Sin embargo, la distribución predicha por estas autoras utiliza Maxent, un programa de modelización aparentemente fiable a la hora de representar la distribución potencial de las especies (Elith et al., 2006) que, al no utilizar datos de campo de ausencia (sino los generados por el programa), impediría estimar la distribución real (Jiménez-Valverde et al., 2008). En este trabajo proporcionamos representaciones geográficas de la distribución real y potencial de *Speothos venaticus* realizadas mediante protocolos previamente establecidos (Lobo et al., 2010), comparamos las predicciones obtenidas con los trabajos antes mencionados, estimamos la retracción general del área de esta especie debida a cambios en los usos del suelo y examinamos su estatus de conservación en el límite sur de distribución (provincia de Misiones, Argentina).

Métodos

Área de estudio:

Este trabajo tiene como referencia político-administrativa la provincia de Misiones, en el extremo noreste de la República Argentina. Aunque para el modelado de la distribución se utilizaron datos de presencia procedentes del rango de distribución completo de la especie considerada. Esta provincia está ubicada entre los 25° 30´ y 28° 10´ latitud sur y los 53° 38´ y

56° 05´ longitud oeste, posee una superficie de 29.801 km^2 y limita con Paraguay, Brasil y la provincia argentina de Corrientes (Dirección General de Estadísticas y Censos, 1978).

Origen de la información biológica:

Los nuevos registros de *Speothos* para Argentina fueron realizados por el autor o recopilados directamente de observadores considerados calificados. Las coordenadas geográficas de las localidades conocidas, se establecieron con base en la bibliografía, utilizando el mapa de la provincia de Misiones (Departamento de Geografía, Instituto Superior del Profesorado "Antonio Ruiz de Montoya", 1985). También se revisaron los ejemplares de la Colección Mastozoológica del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN-Ma). En total se recopiló información sobre la presencia de la especie para 14 localidades argentinas que constituyen referencias fiables de *S. venaticus* en Misiones (Argentina) (http://www.sib.gov.ar/relevamiento/10), entre ellas la localidad más austral conocida para la especie. De estas 14 localidades, dos proceden de ejemplares de museo, otra cuenta con dos ejemplares congelados y fotografías, y una tercera se refiere a un ejemplar mantenido temporariamente en cautiverio y fotografiado. El resto de las citas se han establecido con base en observaciones directas de informantes calificados (dos del autor GEG). Seis de estas localidades estaban comunicadas en informes inéditos y dos no eran conocidas. El ejemplar MACN-Ma N° 18581-xx (Museo Argentino de Ciencias Naturales, Colección Nacional de Mastozoología - Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia' consultado a través del portal de datos GBIF, http://data.gbif.org/datasets/resource/9115/, 15/10/2009) no se encuentra en la colección y posiblemente sea una entrada duplicada del MACN-Ma Nº 16510-xx, ya que la ficha posee los mismos datos de fecha, departamento y provincia. Otro ejemplar (MACN-Ma N° 21247-xx) con procedencia Reserva Privada Yaguarundí (Dpto. Guaraní, Misiones), mencionado por

Chebez y Gil (2008) como un probable cachorro de esta especie, no fue incluido en este trabajo ya que las proporciones de sus medidas externas, especialmente por poseer una cola mucho más larga (Gil obs. pers.) y su morfología craneal (D. Flores in litt.) no coinciden con *Speothos venaticus*. Trece de estos sitios pudieron georreferenciarse gracias a los detalles proporcionados por las fuentes o por medio de GPS durante la observación. Sólo la primera localidad conocida para la especie en Argentina (Crespo, 1974) no pudo georreferenciarse debido a lo impreciso de su descripción. Los individuos observados en cada oportunidad variaron entre 1 y 12.

Los datos de distribución para el resto de Sudamérica provienen de una revisión bibliográfica y de un examen de las bases de datos de colecciones disponibles en internet. Todos los datos compilados que lo requerían fueron georreferenciados, con base en las localidades de colecta, las descripciones originales de las áreas de estudio, mapas físicos y políticos varios y mediante el programa Google Earth (http://earth.google.com/).

Todos las localidades de presencia se georreferenciaron siguiendo el sistema geográfico con datum WGS84 y una precisión mínima de dos decimales. Así se confeccionó una lista total de 177 localidades georreferenciadas (http://www.sib.gov.ar/relevamiento/10) que correspondían a celdas de presencia con una resolución de 0,04º, en la que no se incluyeron aquellas citas sólo enunciadas como regiones, registros con base en encuestas, dudosos o fósiles. Para determinar localidades con ausencias "verdaderas" (n = 24) para *Speothos venaticus*, se consideraron aquellas que han sido bien muestreadas desde épocas muy tempranas, a fin de evitar obtener una representación de la distribución real que incluya extinciones locales antropogénicas ocurridas en épocas históricas recientes (Tabla 1).

Modelos de distribución:

El área de distribución real se estimó con una regresión, mediante Modelos Lineales Generalizados (GLM; McCullagh y Nelder, 1989), los datos de presencia y ausencia "verdaderas" y con las 19 variables bioclimáticas procedentes de la base de datos Worldclim 1.4 (http://www.worldclim.org/; Hijmans et al., 2005). Para que los valores de probabilidad de generados mediante GLM oscilen entre cero y uno y pueda utilizarse un valor de probabilidad de 0,5 para transformar los valores continuos generados en binarios (presencia/ausencia; ver Real et al., 2006), se utilizó el mismo número de ausencias que presencias. Para ello, se completaron las ausencias "verdaderas" con 153 puntos elegidos al azar por fuera del área de distribución potencial de la especie (ausencias ambientales; ver Engler et al., 2004; Chefaoui y Lobo, 2007; Lobo et al., 2010). En total, se utilizaron 177 presencias y 177 ausencias, de las que el 14% son verdaderas "ausencias".

Tabla 1. Localidades bien muestreadas donde no se detectó la presencia de *Speothos venaticus* (coordenadas calculadas con Google Earth (http://earth.google.com/).

	País	**Provincia / Estado**	**Departamento / Municipio**	**Localidad**	**Lat. (º)**	**Long. (º)**	**Fuentes**
1.	Argentina	Misiones	Iguazú	Puerto Iguazú	-25.596779	-54.587773	Azara, 1850; Bertoni, 1913, 1939; Yepes, 1938; Crespo, 1974, 1982; Massoia, 1980; Ambrosetti, 2008; APN-SIB, http://www.sib.gov.ar; consultado el 25/6/2010.
2.	Argentina	Misiones	Iguazú	Puerto Bemberg	-25.914166	-54.619312	Giai, 1950, 1976; Massoia, 1980; Andrés Johnson com. pers. 2004; Emilio White com. pers. 2009.
3.	Argentina	Misiones	Iguazú	Aº Aguaray Guazú y ex RN 12	-26.147787	-54.573664	Giai, 1950, 1976; Massoia, 1980; Massoia et al., 2006.
4.	Argentina	Misiones	San Ignacio	San Ignacio	-27.266637	-55.54127	Azara, 1802, 1850; Massoia, 1980; Bertolini, 2005; Ambrosetti, 2008.
5.	Argentina	Corrientes	Mburucuyá	Parque Nacional Mburucuyá, Casco Santa Teresa	-28.018194	-58.029294	D'Orbigny, 1853, 1998; APN, 2002; APN-SIB, http://www.sib.gov.ar; consultado el 25/6/2010
6.	Argentina	Corrientes	San Martín	Yapeyú	-29.469846	-56.816372	Azara, 1850; Ambrosetti, 2008; ex Colección J. Contreras, actualmente en Colecciones MACN-Ma y CFA (Colección Félix de Azara); J. Contreras, datos no publicados.
7.	Argentina	Corrientes	San Martín	Laguna Iberá, Carlos Pellegrini	-28.536187	-57.17315	Azara, 1850; D'Orbigny, 1853, 1998; Fabri et al., 2003; Waller, 2004; Giraudo et al., 2006.
8.	Argentina	Formosa	Pilcomayo	Parque Nacional Río Pilcomayo, Seccional Laguna Blanca	-25.174001	-58.129099	Azara, 1850; Heinonen Fortabat, 2001; APN-SIB, http://www.sib.gov.ar; consultado el 25/6/2010

9.	Argentina	Formosa	Patiño	Las Lomitas	-24.707229	-60.594322	Yepes, 1944; Barquez & Barquez, 1997; Colección Pierotti en Colección Mamíferos Lillo, CML (Barquez com. pers., 2010)
10.	Argentina	Tucumán	Yerba Buena	Parque Biológico Sierra de San Javier, Horco Molle (Residencia Universitaria)	-26.773353	-65.327863	Colección Mamíferos Lillo, CML (1901-2010, Barquez com. pers., 2010); Capllonch et al., 1997.
11.	Argentina	Jujuy	Ledesma	Parque Nacional Calilegua, Seccional Aguas Negras	-23.759294	-64.850135	Heinonen & Bosso, 1994; Díaz, 1999; APN-SIB, http://www.sib.gov.ar; consultado el 25/6/2010.
12.	Argentina	Salta	Santa Victoria	Parque Nacional Baritú, Lipeo	-22.435912	-64.739241	Díaz et al., 1997; Gil & Heinonen Fortabat, 2003; APN-SIB, http://www.sib.gov.ar; consultado el 25/6/2010.
13.	Bolivia	Cochabamba	Cercado	Cochabamba	-17.383935	-66.166177	D'Orbigny, 1843, 1845; Thomas, 1902; Osgood, 1916; Colección de F.B. y J.B. Steinbach 1921-1936 en Field Museum of Natural History, 2008; Anderson, 1997; Romero-Muñoz & Pérez-Zubieta, 2008.
14.	Bolivia	Santa Cruz	Chiquitos	San Javier (= Misión San Francisco Xavier de los Piñocas de Chiquitos)	-16.272565	-62.507042	D'Orbigny, 1843, 1845; Anderson, 1997.
15.	Brasil	Río de Janeiro	Itatiaia	Parque Nacional Itatiaia, Sede y Museo de Flora y Fauna	-22.450427	-44.610338	Avila-Pires & Gouvea, 1977, 1999; Geise et al., 2004; Rocha et al., 2004.
16.	Brasil	Río de Janeiro	Río de Janeiro	Río de Janeiro (= Bahía de	-22.903559	-43.209976	Waterhouse, 1839; Cabrera, 1917; Rocha et al., 2004; Freitas et al.,

				Guanabara)			2006.
17.	Brasil	Bahía	Salvador	Salvador (= San Salvador = Bahía de Todos los Santos)	-12.971734	-38.512024	Waterhouse, 1839; Souza, 1851; Ihering, 1911; Cabrera, 1917; Anchieta, 1933.
18.	Brasil	Amazonas	Manaos	Manaus (= Manaos = boca del Río Negro)	-3.116464	-60.024837	Spix & Martius, 1824a, 1824b; Myers, 1871; Pelzeln, 1883; Gordo, 2006; Pontes et al., 2008.
19.	Colombia	Santa Marta	Magdalena	Santa Marta	11.248094	-74.204533	Bangs, 1898a, 1898b, 1900; Allen, 1904; Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, 2004; SIB Colombia, http://www.siac.net.co/, consultado el 7/5/2010.
20.	Colombia	Bolivar	Cartagena	Cartagena de Indias	10.414827	-75.520609	Humboldt, 1826; Gredilla, 2009; Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia (2004); SIB Colombia, http://www.siac.net.co/; consultado el 7/5/2010.
21.	Colombia	Cundinamarca	Capital	Bogotá (= Santa Fe de Bogotá)	4.609792	-74.081975	Humboldt, 1826; Allen, 1916; Anthony, 1923; Gredilla, 2009; Rodriguez-Mahecha, 2009; Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia (2004); SIB Colombia, http://www.siac.net.co/; consultado el 7/5/2010.
22.	Panamá	Panamá	La Chorrera	Isla Barro Colorado	9.155909	-79.848409	Humboldt, 1826; Enders, 1930, 1935; Rodríguez, 1992; Wright et al., 1994; Leigh, 1999; Asquith & Mejía-Chang, 2005.
23.	Paraguay	Alto Paraná	Presidente Franco	Puerto Bertoni	-25.660795	-54.584654	Yepes, 1938; Bertoni, 1939; Roguin, 1986; Gamarra de Fox & Martín, 1996.
24.	Paraguay	Asunción	La Encarnación	Asunción	-25.2879	-57.662791	Azara, 1850; D'Orbigny, 1845, Yepes, 1938; Bertoni, 1939; Roguin, 1986; Gamarra de Fox & Martín, 1996.

La distribución potencial fue estimada determinando el rango de valores ambientales de las variables bioclimáticas entre los que se encuentran las localidades de presencia conocidas de la especie (modelo de envolvente bioclimática), construyendo así un mapa que representa el conjunto de localidades con valores ambientales similares a los de los puntos de presencia conocidos. Se trata de un procedimiento que genera distribuciones amplias alejadas generalmente de la distribución real (Lobo et al., 2010). Como los resultados generados mediante este método dependen del número e identidad de las variables utilizadas (Beaumont et al., 2005), se seleccionaron las más relevantes mediante el Ecological Niche Factor Analysis (ENFA; Hirzel et al., 2002). ENFA compara los datos climáticos en las localidades de presencia con las condiciones existentes en el área de estudio, estimando de este modo una serie de factores no correlacionados entre sí que explican tanto la marginalidad (la distancia entre el óptimo detectado para la especie y las condiciones climáticas promedio del territorio) como la especialización (la razón entre la variabilidad climática en el área de estudio con la existente en los puntos de presencia de la especie seleccionada). El número de factores se selecciona comparando sus valores propios (*eigenvalues*) con los proporcionados por una distribución de bastón-roto ("broken-stick", ver Hirzel et al., 2002). Finalmente, las variables climáticas seleccionadas son aquellas que muestran correlaciones mayores (*factor scores* > 0,30) con los valores de los factores seleccionados mediante ENFA. Este método de selección de las variables con mayores posibilidades de explicar la presencia de un organismo posee una sólida base conceptual (Calenge y Basille, 2008) y ha sido utilizado recientemente con éxito en otras ocasiones (Aragón et al., 2010; Lobo et al., 2010).

Una vez seleccionados los datos de presencia y ausencia se les aplicó una regresión individualmente con cada variable bioclimática predictiva por separado, considerando funciones lineares, cuadráticas y cúbicas a fin de incluir posibles relaciones curvilíneas (Austin, 1980). Posteriormente, todas las funciones de las variables cuyos términos fueron

estadísticamente significativos se incluyeron conjuntamente seleccionando el modelo final mediante el criterio de información de Akaike (AIC). Los residuos de este modelo final fueron examinados al objeto de comprobar si existía autocorrelación espacial en ellos y, por tanto, si había alguna estructura espacial en los datos sin explicar (ver Legendre & Legendre, 1998). El protocolo completo de esta aproximación puede consultarse en Lobo et al. (2002).

La distribución real predicha con GLM se comparó con la conocida o modelada anteriormente para la especie (Patterson et al. 2007; DeMatteo y Loiselle, 2008), así como con las de las presas más frecuentes de *Speothos venaticus*.

Disminución del área de distribución y presencia en área protegidas:

El área climáticamente favorable para la especie se solapó con la cobertura de los usos actuales del suelo y los desmontes realizados, a fin de eliminar aquellas zonas con hábitats inadecuados para la presencia de la especie en el presente, así como estimar el posible grado de retracción del área de distribución original. Los usos actuales del suelo se obtuvieron a partir de la cartografía digital proporcionada por el proyecto Global Land Cover 2000 database (European Commission, Joint Research Centre, 2003), con base en imágenes del año 2000 y una resolución de 30 segundos geográficos de lado por píxel (aproximadamente 0,9 km^2 para la latitud de la provincia de Misiones). También se utilizaron los desmontes realizados en la provincia de Misiones en el período 1998-2006, con una resolución máxima de 0,02 km^2 (Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, 2008). Los usos del suelo no aptos para la pervivencia de *Speothos venaticus* fueron los agrícolas (uso intensivo; mosaico de agricultura y vegetación degradada; mosaico de agricultura y bosques degradados; bosques implantados en los Llanos de Venezuela), así como las sabanas de pastos, las estepas desérticas de arbustos aislados y pastizal, las áreas estériles o de suelo desnudo, los desiertos, los manglares, los bosques de pantano permanente, las áreas con

nieves o hielo permanentes, las salinas, las áreas urbanizadas y los cuerpos de agua. En la región de Misiones, además, se consideraron inadecuadas las zonas con tala rasa entre 1998 y 2006. Por último, la representación geográfica obtenida con el modelo de distribución elaborado con GLM y utilizando el conjunto de toda la información sudamericana se estudió en detalle para la provincia de Misiones, a fin de conocer la capacidad de protección de los espacios naturales de esta región. Para ello se utilizó la cartografía proporcionada por el Ministerio de Ecología RNRyT de Misiones (Dirección de Procesamiento de Información Satelital y Cómputos – Dirección de Áreas Naturales Protegidas, 2005-2007).

Resultados

Cuatro factores fueron seleccionados por ENFA los cuales permitieron explicar el 83% de la variabilidad total en las celdas con datos de presencia. Las variables climáticas con mayores correlaciones con estos cuatro factores fueron la precipitación del trimestre más cálido, el rango anual de temperaturas, la temperatura mínima del mes más frío y la temperatura máxima del más cálido. La marginalidad de la especie fue 0,89, de modo que el óptimo de la especie esta sólo moderadamente alejado de las condiciones medias de toda la región. Por otra parte el valor de especialización (1,70) sugiere que la especie vive en un rango de condiciones climáticas casi dos veces menor que el existente en Sudamérica. El modelo de envolvente bioclimática generado mediante estas cuatro variables posee una superficie de 12,7 millones de km^2 (Figura 1).

Figura 1: Distribución potencial de *Speothos venaticus* en Sudamérica generada mediante un modelo de envolvente bioclimática con las cuatro variables climáticas seleccionadas por ENFA junto a los puntos de presencia de la especie.

El modelo de distribución "real" realizado mediante GLM y datos de presencia/ausencia sugiere que la favorabilidad climática para la especie disminuye ostensiblemente en el límite sur de su distribución, la región andina y noreste de Brasil (Figura 2A). Sólo 12 de las celdas con presencia observada de la especie (un 8% del total) poseyeron probabilidades menores de 0,5, mientras que 12 de las 24 celdas consideradas ausencias "verdaderas" (50%) poseyeron probabilidades mayores de 0,5. La conversión de este mapa de favorabilidad continuo en binario (Figura 2B) sugiere que existe una amplia área climáticamente favorable en Sudamérica para esta especie. Alrededor de 10,5 millones de km^2, serían idóneos para esta especie desde el punto de vista climático, lo que representa casi

el 60% de todo el continente y un 83% del área potencial climática anteriormente estimada (ver Figura 2). Las variables más relevantes en la ecuación de regresión final fueron la precipitación media anual, capaz de explicar el 45,6% del total de variabilidad de manera individual, la precipitación del trimestre más cálido (30% de la variabilidad total) y el rango de temperatura anual (27% de la variabilidad total) de modo que, generalmente, la probabilidad de encontrar la especie se incrementa con las precipitaciones y disminuye cuanto mayor es la variación anual en las temperaturas. Con estas variables se logró explicar un 66 % de la variabilidad total de los datos (AIC = 158,06) no estando los residuos del modelo autocorrelacionados espacialmente.

Respecto al mapa de distribución propuesto por Patterson et al. (2007) nuestros resultados amplían la distribución de la especie en su extremo meridional y occidental-andino, reduciendo, sin embargo, la región favorable en los confines nororientales de Brasil. A pesar de que el mapa de Patterson et al. (2007) para *Speothos venaticus* tiene una superficie de 18,3 millones de km^2 (un 74% superior al nuestro) excluye 20 localidades con presencia confirmada de la especie en Venezuela, Ecuador, Perú, Paraguay y Brasil (Figuras 2B y 3B). El modelo de distribución realizado por DeMatteo y Loiselle (2008) también posee una superficie mayor que el nuestro (14,4 millones de km^2, un 37% superior) como consecuencia del umbral arbitrario seleccionado para transformar en binomial los valores continuos generados. Aunque el patrón general de distribución es altamente coincidente, la distribución predicha en nuestro caso reduce la extensión del área climáticamente favorable en el noreste de Brasil, el extremo meridional y la región andina occidental.

A B

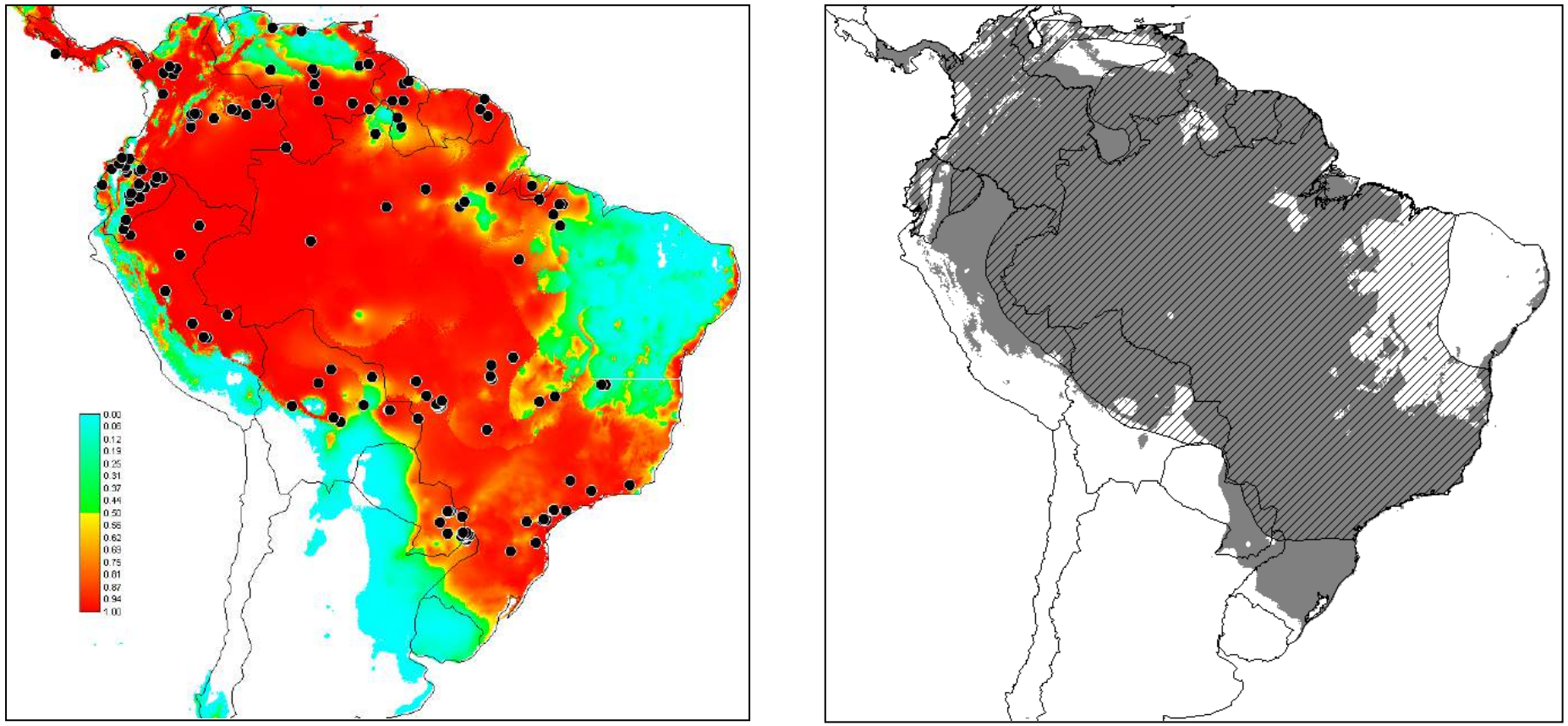


Figura 2: Modelo de distribución real para *Speothos venaticus* utilizando GLM y datos de presencia-ausencia. A: Muestra los valores continuos de favorabilidad climática junto a los puntos de presencia de la especie. B: Mapa binario que representa el área climática más favorable con probabilidades iguales o superiores a 0,5 y rango de distribución según Patterson et al. (2007) (en rayado diagonal).

Comparando el área estimada con la conocida para sus presas principales, resultó que con *D. novemcinctus* y con *H. hydrochaeris* existe un 72 % de superposición con cada una de ellas, un 76 % con *Dasyprocta spp*., y un 80% con *Cuniculus paca*. Con esta última especie, además, *S. venaticus* comparte la ausencia en la región este de Brasil (Figura 3A).

Tras eliminar los hábitats considerados inadecuados para la especie, la superficie del área de distribución predicha en Sudamérica se reduce a 7,8 millones de km^2 (74 % de la distribución real estimada y 61% de la potencial), destacando la fragmentación y perdida de hábitat favorable existente en el norte y sureste del área de distribución supuestamente original de la especie (Figura 3B). El parche continuo más extenso abarca gran parte de la cuenca del río Amazonas y de las antiguas Guayanas. Otro sector importante para la especie pero de menor tamaño, estaría conformado por la zona del Pantanal brasileño y boliviano, así como la vertiente este de la cuenca del río Paraguay en el país homónimo, siendo muy probable que estas dos grandes áreas de distribución favorable estén conectadas en el este de Bolivia (Figura 3B).

En la provincia de Misiones, límite sur de distribución de esta especie, del área de distribución predicha se eliminaron además los desmontes realizados durante los últimos 10 años. Como resultado, el área de distribución predicha para *Speothos* en la provincia (28.600 km^2) disminuyó casi un 20% hasta los 23.025 km^2. Esta predicción abarcaría casi toda la provincia, menos los desmontes asociados a las rutas nacionales 14 y 101, así como un manchón en el noroeste de la provincia (Figura 4). Cuatro de las once localidades con registros de *Speothos* en Misiones han sido profundamente modificadas. Dos fueron inundadas por el lago de la represa de Urugua-í y las otras dos (Colonia Lanusse y RP 18 km 56) fueron desmontadas.

A B

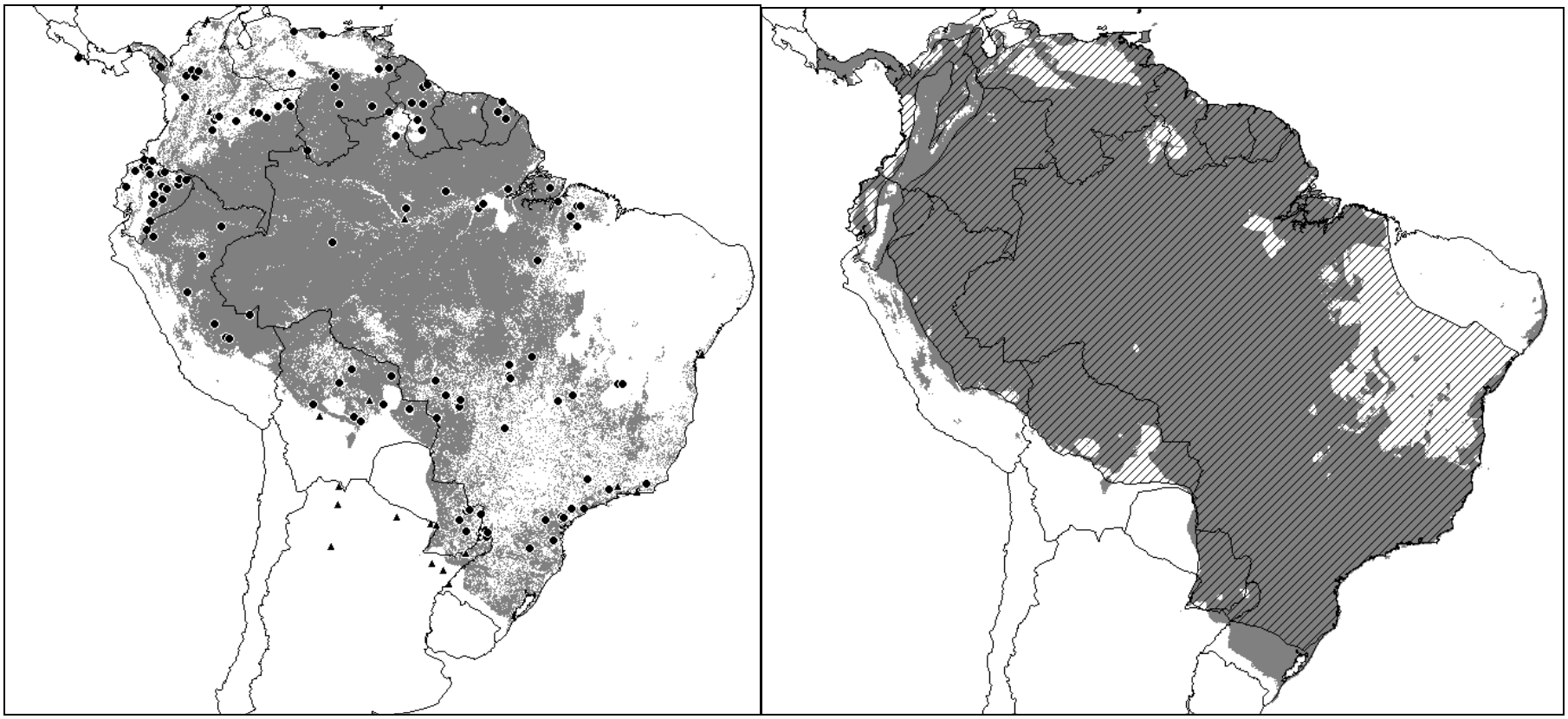


Figura 3: A: Modelo de distribución real de *Speothos venaticus* (en gris) y rango de distribución propuesto para *Cuniculus paca* (en rayado diagonal) según Patterson et al. (2007). B: Modelo de distribución real de *Speothos venaticus* tras eliminar los hábitats inadecuados para la especie. Los círculos representan presencias comprobadas, mientras que los triángulos serían ausencias verdaderas.

Respecto de las áreas protegidas de la provincia de Misiones, la mayoría de ellas podría albergar a esta especie, quedando excluidas las que se encuentran inmersas en la franja desfavorable cerca de dichas rutas: RUM EEA Cuartel Río Victoria, RUM A. Orloff Saltitos y RUM EEA Cerro Azul (ver Figura 4).

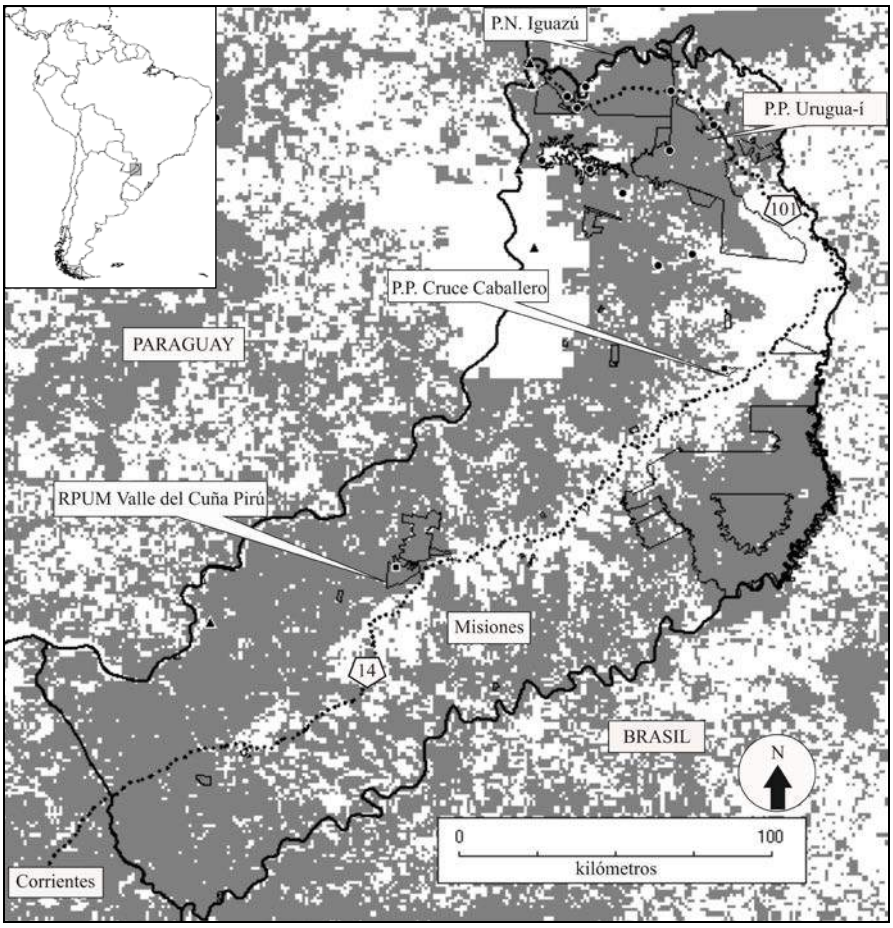


Figura 4: Modelo de distribución real de *Speothos venaticus* en Misiones (Argentina) utilizando GLM y datos de presencia-ausencia (en gris) tras extraer los hábitats inadecuados y los desmontes. Los círculos representan presencias comprobadas, los triángulos ausencias verdaderas, los cuadrados presencias obtenidas tras la ejecución del modelo y los polígonos son las de áreas protegidas. También se representan las trazas de las rutas nacionales 14 y 101.

Discusión

De los resultados obtenidos se desprende que *Speothos venaticus* es una especie prototípica de las condiciones tropicales dominantes en el continente sudamericano (ni los valores de marginalidad ni los de especialización son altos), cuya distribución está influida

climáticamente por la existencia de altas precipitaciones y la estabilidad estacional de las temperaturas. No existe ninguna cita de la especie por debajo de los 800 mm de precipitación (media = 2.115 mm). Además, la escasa diferencia entre las distribuciones "potencial" y "real" predichas (la distribución real incluye el 83 % de área potencial estimada) sugiere que los limitantes de dispersión han jugado un escaso papel a la hora de determinar la distribución de esta especie, ya que existen observaciones de la especie en prácticamente todas las regiones climáticamente favorables y apenas hay áreas continuas con clima relativamente favorable que no estén colonizadas (sur de Brasil y Nicaragua).

Tanto nuestro modelo de distribución como la cartografía recientemente elaborada generada por otros autores (Patterson et al., 2007; DeMatteo y Loiselle, 2008) sugieren que esta especie posee un amplio rango de distribución, tanto en Sudamérica como en la provincia de Misiones, aunque sea poco detectable. A pesar de un ingente esfuerzo de prospección (12.843 días/cámaras-trampa) realizado en 216 estaciones de muestreo del norte de Misiones desde 2003 a 2008 (PN Iguazú, PP Puerto Península, PP Urugua-í, RVS Urugua-í, Establecimientos Campo Los Palmitos y San Jorge, RB Yabotí), no se ha obtenido ni un solo registro de la especie (A. Paviolo, datos no publicados). El PN Iguazú posee 55 km de rutas públicas y otros 66 km de caminos internos, muy frecuentados por personal de la Administración de Parques Nacionales. Sin embargo, nunca se ha observado un ejemplar atropellado (APN, 2000; Braslavsky, 2001; Nigro y Lodeiro Ocampo, 2009; Nodo NEA, APN-SIB) y en los 75 años que lleva de existencia el área protegida sólo existen cuatro observaciones. Estos datos no son especialmente negativos teniendo en cuenta que en Alta Floresta (Mato Grosso, Brasil), 6.721 días/cámara-trampa en 39 estaciones de colecta permitieron obtener dos fotos de la especie (Michalski, 2010). En el Parque Estatal Carlos Botelho (San Pablo, Brasil) muestreos similares (4.818 días/cámaras-trampa en 80 estaciones) permitieron obtener la primera foto de *Speothos venaticus* y un esfuerzo posterior más

elevado (7.417 días/cámaras-trampas) no ha permitido citar ningún otro ejemplar (Beisiegel, 2009).

Estos datos podrían sugerir que la probabilidad de detectar poblaciones de esta especie, aunque siempre baja, sería mayor en la región Amazónica que ha sufrido una menor alteración antrópica (ver Figura 3B). DeMatteo y Loiselle (2008) estiman que el 20% de las localidades de presencia histórica de esta especie están degradadas y nuestros datos sugieren que alrededor del 60% del área potencialmente favorable desde el punto de vista climático ya no posee hábitats adecuados. Es necesario obtener información fiable sobre el tamaño poblacional viable, el área necesaria para la supervivencia de una población y la influencia de la conectividad entre poblaciones en la calidad genética, para tener una estimación sobre el efecto que las alteraciones del hábitat han podido ejercer sobre la distribución de esta especie. Aunque se encuentre en el límite meridional de su distribución, la provincia de Misiones presenta amplias zonas favorables desde el punto de vista climático, posee extensas regiones de hábitat favorable, existen varios registros de grupos con cachorros y en ella se distribuyen las presas más comunes de la especie. Además, los espacios protegidos de la provincia poseen todos altos valores de favorabilidad (ver Figura 4). Por ello, y a pesar del escaso número de colectas disponibles en la provincia de Misiones, consideramos que nuestros resultados avalan la existencia de poblaciones bien establecidas de *Speothos venaticus.* Tres de los últimos registros de esta especie corresponden a cachorros capturados vivos o muertos como curiosidad. Este tipo de captura debería desalentarse a través de mayor información a la población.

Dentro de la provincia de Misiones, el PN Iguazú cuenta con cuatro registros de la especie, el PP Urugua-í con dos, el PP Cruce Caballero y la RPUM Valle del Cuña Pirú con uno cada uno. Las primeras dos áreas protegidas, además, están conectadas entre sí, con el PN do Iguaçú (Brasil) y con otras menores, por lo que representarían entre todas una gran unidad

de conservación con 3.562 km^2. En esta superficie, si tenemos en cuenta un área de acción de 100 km^2/grupo (Beisiegel y Zuercher, 2005; DeMatteo y Loiselle, 2008), y sin espacios desocupados, podrían albergarse hasta un máximo de 35 grupos de *Speothos venaticus*. Sin embargo, hay que ser cuidadosos con este tipo de extrapolaciones, para grandes o pequeños fragmentos, ya que en el sur de Amazonia, Michalski y Peres (2005), no encontraron relación entre la superficie de los parches y la presencia de *Speothos*. En parches artificiales de vegetación natural, se determinó por medio de encuestas, que esta especie está presente en fragmentos de hasta 0,583 km^2 y ausente en parches de hasta 135,51 km^2.

Desde el punto de vista metodológico, si bien estas herramientas informáticas son útiles para especies de difícil detección, como *S. venaticus*, los resultados de este trabajo ejemplifican las diferencias obtenidas que dificultan la determinación precisa del rango de distribución de una especie a través de los denominados modelos predictivos de distribución, máxime en los casos, como este, que son difícil de validarlos con nuevas localidades de presencia. Esto es así a pesar de que actualmente se posee un acceso a la información corológica nunca antes conocido y existen fuentes de georreferenciación y programas informáticos que permiten el manejo automático de cartografía. En nuestro caso, aunque la dificultad de colecta de nuevas citas para *Speothos venaticus* dificulta la validación de las predicciones realizadas con nuevos datos independientes, existen cinco registros de la especie, que se obtuvieron después de realizar el modelo de distribución y que pueden servir, parcialmente, para evaluar la fiabilidad del mismo. Los valores de favorabilidad para estas nuevas localidades de colecta fueron siempre altos: entre 0,67 y 0,95. Una de ellas es especialmente relevante ya que constituye el dato más austral de la especie.

Si bien la presencia de una de las presas principales, *C. paca*, puede tener influencia en su distribución, queda pendiente el estudio en detalle de esta cuestión utilizando la presencia o abundancia de presas como variables influyentes en la determinación de la distribución de

esta especie a diferentes escalas. Aunque los modelos de distribución realizados por nosotros y por DeMatteo y Loiselle (2008) ofrecen patrones altamente coincidentes, existen claras diferencias en las predicciones en las regiones periféricas que podrían originar discrepancias en las estrategias de conservación. Nuestro modelo del GLM proporciona un área favorable notablemente menos extensa a costa de disminuir el área propuesta por dichas autoras en Uruguay, noreste de Argentina, noreste de Brasil, norte de Venezuela y Centro América. A nuestro juicio, estas diferencias en el área predicha podrían deberse a varios factores. En primer lugar hay que resaltar la importancia de los datos biológicos con los que ejecutan estos modelos. DeMatteo y Loiselle (2008) incluyen un mayor número de citas de presencia (256) pero el 74% de ellas proceden de encuestas mientras que nosotros sólo hemos usado datos publicados o ejemplares de museos identificados como fiables. Por otra parte, también influye en el resultado de estos modelos el número y la identidad de los predictores utilizados. Aunque en ambos ejercicios de modelización se usa el mismo conjunto de variables, DeMatteo y Loiselle (2008) seleccionan 8 de las 19 variables bioclimáticas que no están correlacionadas entre sí, aduciendo arbitrariamente que estas son las que limitan la distribución de la especie. La elección de un conjunto mínimo de variables poco correlacionadas entre sí es un factor clave en el éxito de estas predicciones. La utilización de ENFA (Calenge y Basille, 2008) y la elección de variables por medio de regresiones por pasos que utilizan datos de presencia y ausencia permiten acercarse mejor a este objetivo. En este caso, es necesario mencionar que cinco de las ocho variables utilizadas por DeMatteo y Loiselle (2008) son desechadas por nuestro modelo de regresión por pasos. En último lugar hay que mencionar como factor relevante el umbral seleccionado para transformar los datos continuos generados por los modelos en una variable binaria. El umbral de corte usado por DeMatteo y Loiselle (2008) fue 1 (los valores de Maxent oscilan entre 0 y 100), incluyendo así como propicias todas las localidades con favorabilidades positivas, aunque fuesen

mínimas. Por el contrario, el umbral de corte utilizado en nuestro estudio no fue arbitrario y se seleccionó considerando la prevalencia de los datos ya que este factor resulta clave para proporcionar valores de favorabilidad correctos (Real et al., 2006; Jiménez-Valverde y Lobo, 2007). Todas estas cuestiones ponen de manifiesto la necesidad de consensuar los protocolos de trabajo en la realización de estos modelos de distribución a fin de proporcionar predicciones comparables y fiables.

Bibliografía

Allen JA (1904) Report on mammals from the district of Santa Marta, Colombia, collected by Mr. Herbert H. Smith, with field notes by Mr. Smith. *Bulletin of the American Museum of Natural History XX:* 407-468.

Allen JA (1916) List of mammals collected in Colombia by the American Museum of Natural History expeditions, 1910-1915. *Bulletin of the American Museum of Natural History* XXXV: 191-238.

Ambrosetti JB (2008) *Tercer viaje a Misiones.* Ed. Albatros. 171 pp. (http://www.losquesevan.com/attachments/057_Tercer%20viaje%20de%20Ambrosetti.pdf).

Anchieta, SJ (1933) *Cartas Jesuíticas III, Cartas, Informações, Fragmentos Históricos e Sermões do Padre Joseph de Anchieta, S.J. (1554-1594), notas de A. Alcântara Machado.* Rio de Janeiro. 567 pp.

Anderson A (1997) Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History 231*: 1-652.

Anthony HE (1923) Mammals from Mexico and South America. *American Museum Novitates 54*: 1-10.

APN (2000) *Atropellamientos de fauna en rutas y caminos internos del Parque Nacional Iguazú, Misiones. Informe preliminar*. Informe Inédito. Administración de Parques Nacionales. 13 pp.

APN-SIB *Administración de Parques Nacionales-Sistema de Información de Biodiversidad.* Proyecto de Conservación de la Biodiversidad - Donación GEF-BIRF TF 028372-AR. www.parquesnacionales.gov.ar. (http://www.sib.gov.ar, consultado el 25/6/2010).

Aragón P, Baselga A, Lobo JM (2010) Global estimation of invasion risk zones for the western corn rootworm *Diabrotica virgifera virgifera*: integrating distribution models and physiological thresholds to assess climatic favourability. *Journal of Applied Ecology*: en prensa.

Asquith NM, Mejía-Chang M (2005) Mammals, edge effects, and the loss of tropical forest diversity. *Ecology 86(2)*: 379-390.

Austin MP (1980) Searching for a model for use in vegetation analysis. *Vegetatio 42:* 11-21.

Avila-Pires FD de, Gouvea E (1977) Mamíferos do Parque Nacional do Itatiaia. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Zoologia 291*: 1-29.

Avila-Pires FD de, Gouvea E (1999) Mamíferos do Parque Nacional do Itatiaia II. *Revista Científica del Centro Universitario de Barra Mansa, Barra Mansa, 1(1):* 11-26.

Azara F de (1802) *Apuntamientos para la historia natural de los quadrúpedos del Paragüay y río de La Plata*. Imp. Viuda de Ibarra. Madrid. Vol. 1: 318 pp., Vol. 2: 328 pp.

Azara F de (1850) *Viajes por la America del Sur*. 2ª ed. Imp. del Comercio del Plata. Montevideo. 320 pp.

Bangs O (1898a) Description of a new fox from Santa Marta, Colombia. *Proceedings of the Biological Society of Washington 12*: 93-94.

Bangs O (1898b) Descriptions of some new mammals from the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Proceedings of the Biological Society of Washington 12:*161-165.

Bangs O (1900) List of the mammals collected in the Santa Marta region of Colombia by W.W. Brown, Jr. *Proceedings of the New England Zoological Club 1:*87-102.

Barquez RM, Barquez RM (1997) Viajes de Emilio Budin. *Mastozoología Neotropical, Publicaciones Especiales 1:* 1-82.

Beaumont LJ, 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 186(2):* 251-270.

Beisiegel B de M (2009) First camera trap record of bush dogs in the state of Sao Paulo, Brazil. *Canid News 12.5 (online)* (http://www.canids.org/canidnews/12/Bush_dogs_in_Sao_Paulo.pdf consultado el 26/10/2009).

Beisiegel B de M, Ades C (2002) The behavior of the bush dog (*Speothos venaticus* Lund, 1842) in the field: a review. *Revista de Etología 4(1):* 17-23.

Beisiegel B de M, Zuercher GL (2005) *Speothos venaticus*. *Mammalian species 783*: 1-6.

Bertolini MP (2005) *Documento base para la discusión del Plan de Manejo del Parque provincial Teyú Cuaré.* Instituto Universitario Gastón Dachary. Informe inédito. 64 pp.

Bertoni A de W (1913) Fauna paraguaya, Catálogos sistemáticos de los vertebrados del Paraguay. *Descripción Física y Económica del Paraguay 59(1):* 1-86.

Bertoni A de W (1939) Catálogos sistemáticos de los vertebrados del Paraguay. *Revista de la Sociedad Científica del Paraguay 4(4):* 3-60.

Braslavsky OH (2001) *Análisis de atropellamientos sobre Ruta Nacional Nº 12 en la Reserva Nacional Iguazú.* Informe inédito. Delegación Técnica Regional Nordeste Argentino, Administración de Parques Nacionales, Puerto Iguazú, Misiones. 36 pp.

Burkart R, Bárbaro N, Sánchez RO, Gómez DA (1999) *Eco-Regiones de la Argentina.* Administración de Parques Nacionales. Programa Desarrollo Institucional. Buenos Aires. 43 pp.

Cabrera A (1917) Mamíferos del Viaje al Pacífico. *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturale, Serie Zoológica 31:* 3- 62.

Calenge C, Basille M (2008) A general framework for the statistical exploration of the ecological niche. *Journal of Theoretical Biology 252***:** 674-685.

Capllonch P, Autino A, Díaz M, Barquez RM, Goytia M, Barquez RM (1997) Los mamíferos del Parque Biológico Sierra de San Javier, Tucumán, Argentina: observaciones sobre su sistemática y distribución. *Mastozoología Neotropical 4:* 49-71.

Chebez JC, Gil G (2008) *"Zorro pitoco"*. pp: 84-89. En: Chebez JC. Los que se van. Fauna argentina amenazada. Tomo 3. Ed. Albatros. 320 pp.

Chefaoui RM, Lobo JM (2007) Assessing the conservation status of an iberian moth using pseudo-absences. *Journal of Wildlife Management 71*: 2507-2516.

Chefaoui RM, Lobo JM (2008) Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance. *Ecological Modelling 210*: 478-486.

Crespo JA (1974) Incorporación de un nuevo género de cánidos a la fauna de Argentina. Fam. Canidae: *Speothos venaticus* (Lund) 1843. *Revista del MACN Bernardino Rivadavia e INICN, Zoología 4(6):* 37-39.

Crespo JA (1982) Ecología de la comunidad de mamíferos del Parque Nacional Iguazú, Misiones. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Ecología 3(2):* 1-172.

DeMatteo KE, Loiselle BA (2008) New data on the status and distribution of the bush dog (*Speothos venaticus*): Evaluating its quality of protection and directing research efforts. *Biological Conservation 141:* 2494-2505.

Dennis RLH, Sparks TH, Hardy PB (1999) Bias in butterfly distribution maps: the effects of sampling effort. *Journal of Insect Conservation 3:* 33-42.

Departamento de Geografía, Instituto Superior del Profesorado "Antonio Ruiz de Montoya" (1985) *Mapa de la Provincia de Misiones. Físico y Político.* Escala 1:250.000. Posadas.

Díaz M, Braun JK, Mares MA, Barquez RM, Barquez RM (1997) Key to mammals of Salta Province, Argentina. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History 2:* 1-10.

Díaz MM (1999) *Mamíferos de la Provincia de Jujuy: Sistemática, distribución y ecología.* Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina. 640 pp.

Díaz MM, Lucherini M (2006) *Canidae*. pp: 89-93 En: Barquez RM, Díaz MM, Ojeda RA (Eds.) Mamíferos de Argentina, sistemática y distribución. SAREM (Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos). 359 pp.

Dirección de Procesamiento de Información Satelital y Cómputos – Dirección de Areas Naturales Protegidas. 2005-2007. *Provincia de Misiones, Áreas Naturales Protegidas y Corredor Verde.* Ministerio de Ecología, Recursos Naturales Renovables y Turismo, Provincia de Misiones. Mapa en archivo .jpg. 1:300.000. Junio de 2007. Coberturas de áreas naturales protegidas, polígonos en archivos .shp, .shx, .dbf. Noviembre 2005.

Dirección General de Estadísticas y Censos (1978) *Atlas general de la provincia de Misiones.* Provincia de Misiones, Secretaría de Planificación y Control, DGEyC. Posadas. 152 pp.

D'Orbigny A (1843) *Descripción Geográfica, Histórica y Estadística de Bolivia.* Dedicada a su excelencia el general Don José Ballivian Presidente de la República. Tomo I. 245 pp.

D'Orbigny A (1845) *Fragment d'un voyage au centre de l'Amerique Méridionale contenant des considerations sur la navigation de l'Amazone et de la Plata, et sur les anciennes missions del Provinces de Chiquitos et de Moxos (Bolivia).* Extrait de son Voyage dans l'Amerique méridionale, publié sous les auspices du Gouvernement. Chez P. Bertrand, Éditeur, Libraire de la Société Géologique de France, Strasbourg. Paris. 584 pp.

D'Orbigny A (1853) *Voyage dans les deux Amériques. Augmenté de renseignements exacts jusqu'en 1853 sur Les differents etats du nouveau monde*. Nouvelle édition. Furne et Cie, Libraires-Editeurs. Paris. 615 pp.

D'Orbigny A (1998) *Viaje por América Meridional I.* 1ª ed. Emecé, Bs. As. 528 pp.

Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton JMcC, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson KS, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberón J, Williams S, Wisz MS, Zimmermann NE (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography 29:* 129-151.

Enders RK (1930) Notes on Some Mammals from Barro Colorado Island, Canal Zone. *Journal of Mammalogy 11(3):* 280-292.

Enders RK (1935) Mammalian life histories from Barro Colorado Island, Panama. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 78:* 385-502.

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.

European Commission, Joint Research Centre (2003) *Global land cover 2000 database.* (http://gem.jrc.ec.europa.eu/products/glc2000/glc2000.php). *The Land Cover Map for*

South America in the Year 2000. Eva HD, de Miranda EE, Di Bella CM, Gond V, Huber O, Sgrenzaroli M, Jones S, Coutinho A, Dorado A, Guimarães M, Elvidge C, Achard F, Belward AS, Bartholomé E, Baraldi A, De Grandi G, Vogt P, Fritz S, Hartley A (http://bioval.jrc.ec.europa.eu/products/glc2000/products.php).

Fabri S, Heinonen Fortabat S, Soria A, Pardiñas UFJ (2003) *Los mamíferos de la Reserva Provincial Iberá, Provincia de Corrientes, Argentina.* pp: 305-347. En: Alvarez BB (Ed.). Fauna del Iberá. Editorial Universitaria de la Universidad Nacional del Nordeste. 376 pp.

Field Museum of Natural History (2008) *The Collection of Mammals Database, Division of Mammals, Zoology Department, Field Museum of Natural History, Chicago.* (http://emuweb.fieldmuseum.org/mammals/Query.php consultado el 15/1/10).

Freitas SR, Neves CL, Chernicharo P (2006) Tijuca National Park: two pioneering restorationist initiatives in Atlantic Forest Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology 66(4):* 975-982.

Gamarra de Fox I, Martín A (1996) *Mastozoología*. En: Romero Martínez O (Ed.) Colecciones de Flora y Fauna del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay. DPNVS, MAG, Asunción, Paraguay. 573 pp.

Geise L, Pereira LG, Bossi DEP, Bergallo HG (2004) Pattern of elevational distribution and richness of non volant mammals in Itatiaia National Park and its surroundings, in Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biololgy 64(3B):* 599-612.

Giai A (1976) *Vida de un naturalista en Misiones.* Ed. Albatros. 171 pp.

Giai AG (1950) Notas de viajes. *Hornero 9:* 121-164

Gil G, Heinonen Fortabat S (2003) Lista comentada de los mamíferos del Parque Nacional Baritú (Salta, Argentina). *Acta Zoológica Lilloana 47(1-2):* 117-135.

Giraudo AR, Bortoluzzi A, Arzamendia V (2006) Fauna de vertebrados tetrápodos de la reserva y Sitio Ramsar Esteros del Iberá: Análisis de su composición y nuevos registros para especies amenazadas. *Natura Neotropicalis, 37(1-2):* 1-20.

Gordo M (Coord.) (2006) *Caracterização biológica do Parque Estadual Sumaúma.* Relatório Técnico elaborado em parceria com a SDS (Secretaria de Desenvolvimento Sustentável) e IPAAM (Instituto de Proteção Ambiental do Amazonas). (www.ceuc.sds.am.gov.br/downloads/category/10-relatoriostecnicos.html consultado el 13/1/2010).

Gredilla AF (2009) *Biografía de José Celestino Mutis con la relación de su viaje y estudios practicados en el Nuevo Reino de Granada reunidos y anotados por A. Federico Gredilla, Madrid, 1911*. Maxtor. 712 pp.

Guisan A, Edwards TC, Hastie T (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling 157:* 89-100.

Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling 135:* 147-186.

Guralnick RP, Hill AW, Lane M (2007) Towards a collaborative, global infrastructure for biodiversity assessment. *Ecological Letters 10:* 663-672.

Heinonen Fortabat S (2001) Los mamíferos del Parque Nacional Rio Pilcomayo, Provincia de Formosa, Argentina. *Facena 17:* 15-34.

Heinonen S, Bosso A (1994) Nuevos aportes para el conocimiento de la mastofauna del Parque Nacional Calilegua (Provincia de Jujuy, Argentina). *Mastozoología Neotropical 1:* 51-60.

Hijmans RJ, Guarino L, Jarvis A, O'Brien R, Mathur P, Rojas E, Cruz M, Barrantes I (2005) *DIVA-GIS 5.2.* International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI), International

Potato Center (CIP), UC Berkeley Museum of Vertebrate Zoology, The Secretariat of the Pacific Community and others including SINGER/SGRP, FAO, USDA, SENASA, and BMZ (http://www.diva-gis.org/).

Hirzel AH, Hausser J, Chessel D, Perrin N (2002) Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology 83:* 2027-2036.

Hortal J, Jiménez-Valverde A, Gómez JF, Lobo JM, Baselga A (2008) Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species. *Oikos 117:* 847-858.

Humboldt A von (1826) *Viage a las regiones equinocciales del Nuevo continente, hecho en 1799 hasta 1804, por Al. de Humboldt y A. Bonpland, redactado por Alejandro de Humboldt continuación indispensable al Ensayo político sobre el reino de la Nueva España, por el mismo autor.* Con mapas: geográficos y físicos. Tomo tercero. Pouchard. Paris. 430 pp.

Humboldt A von (1850) *Aspects of nature, in different lands and different climates with scientific elucidation.* Translated by Mrs. Sabine. Two volumes in one. Longman, Brown, Green and Longmans. London. 347 pp.

Ihering R von (1911) Os mammiferos do Brasil meridional. *Revista do Museu Paulista 8:* 147-272.

Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia (2004 y continuamente actualizado). *Colecciones en Línea.* Publicado en Internet http://www.biovirtual.unal.edu.co (consultado el 7/5/2010).

Jiménez-Valverde A, Lobo JM, Hortal J (2008) Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions 14:* 885-1032.

Jiménez-Valverde A, Lobo JM (2007) Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or-presence-absence. *Acta Oecologica 31*: 361-369.

Kadmon R, Farber O, Danin A (2004) Effect of roadside bias on the accuracy of predictive maps produced by bioclimatic models. *Ecological Applications 14:* 401-413.

Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*. 2nd English edition. Elsevier Science. Amsterdam.

Leigh Jr. EG (1999) *Tropical forest ecology: a view from Barro Colorado Island.* Oxford University Press, New York. 245 pp.

Lobo JM, Lumaret JP, Jay-Robert P (2002) Modelling the species richness distribution of French dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) and delimiting the predictive capacity of different groups of explanatory variables. *Global Ecology & Biogeography 11*: 265-277.

Lobo JM, Verdú JR, Numa C (2006) Environmental and geographical factors affecting the Iberian distribution of flightless *Jekelius* species (Coleoptera: Geotrupidae). *Diversity and Distributions 12*: 179-188.

Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Real R (2008) AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography 17:* 145-151.

Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Hortal J (2010) The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography 33*: 103-114.

Massoia E (1980) Mammalia de Argentina. Los mamíferos silvestres de la provincia de Misiones. *Iguazú 1:* 15-43.

Massoia E, Chebez JC, Bosso A (2006) Los *mamíferos silvestres de la provincia de Misiones, Argentina.* CD. Ed. de los autores, Buenos Aires, Argentina. 512 pp.

McCullagh P, Nelder JA (1989) *Generalized Linear Models.* Chapman and Hall, London, United Kingdom.

Michalski F (2010) The bush dog *Speothos venaticus* and short-eared dog *Atelocynus microtis* in a fragmented landscape in southern Amazonia. *Oryx 44:* 300-303.

Michalski F, Peres CA (2005) Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Biological Conservation 124:* 383-396

Myers PVN (1871) *Life and nature under the tropics or, Sketches of travels among the Andes, and on the Orinoco, Rio Negro, and Amazons.* D. Appleton and company. New York. 330 pp.

Nigro NA, Lodeiro Ocampo N (2009) *Atropellamiento de fauna silvestre en las rutas de la provincia de Misiones, Argentina. Análisis y propuestas preliminares para minimizar su impacto*. Reportes Tigreros. Serie Conservación (2): 1-12. Red Yaguareté, Buenos Aires. (http://www.redyaguarete.org.ar/campanas/rutas-misiones/reporte.html).

Oliveira TGde (2009) Distribution, habitat utilization, and conservation of the Vulnerable bush dog *Speothos venaticus* in northern Brazil. *Oryx, 43(2):* 1-7.

Osgood WH (1916) Mammals of the Collins-Day South American expedition. *Field Museum of Natural History, Zoology 10(14):* 199-216.

Patterson BD, Ceballos G, Sechrest W, Tognelli MF, Brooks T, Luna L, Ortega P, Salazar I, Young BE (2007) *Digital Distribution Maps of the Mammals of the Western Hemisphere*, version 3.0. NatureServe, Arlington, Virginia, USA. En: INFONATURA. Animals and Ecosystems of Latin America [web application]. Version 5.0. Arlington, Virginia (USA): NatureServe. (http://www.natureserve.org/infonatura consultado el 29/7/09).

Pelzeln A von (1883) Brasilische Säugethiere. Resultate von Johann Natterer's Reisen in den Jahren 1817 bis 1835. I. *Herausgegeben con der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft 33:* 1-140.

Peterson TA (2006) Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics 3:* 59-72.

Placi G, Di Bitetti M (2005) *Situación ambiental en la ecorregión del bosque Atlántico del Alto Paraná (selva paranaense).* pp: 197-225. En: Brown A, Martinez Ortiz U, Acerbi M, Corcuera J (Eds.). La situación ambiental argentina 2005. FVSA (http://www.vidasilvestre.org.ar/descargables/libro_imperdible/selva%20paranaense.pdf consultado el 13/9/07).

Pontes ARM, Sanaiotti T, Magnusson WE (2008) *Mamíferos de médio e grande porte.* pp: 51-61. En: Oliveira ML, Baccaro FB, Braga-Neto R, Magnusson WE. Reserva Ducke. A diversidad amazônica através de uma grade. Reserva Florestal Adolpho Ducke. Attema Design Editorial. Manaus. 160 pp. 1 CD-ROM.

Real R, Barbosa AM, Vargas JM (2006) Obtaining environmental favourability functions from logistic regression. *Environmental and Ecological Statistics 13:* 237-245.

Rocha CFD, Bergallo HG, Pombal JPJr, Geise L, Sluys Mvan, Fernandes R, Caramaschi U (2004) Fauna de anfíbios, répteis e mamíferos do Estado do Rio de Janeiro, Sudeste do Brasil. *Publicações Avulsas do Museu Nacional 104:* 3-23.

Rodríguez GA (1992) Censos de mamíferos en dos áreas boscosas con diferentes grados de perturbación, en Panamá. *Ecotropicos 5:* 1-10.

Rodriguez-Mahecha JV (Dir.) (2009) *Reserva Forestal Protectora Bosque Oriental de Bogotá, Inventario de Fauna.* Autoridad Ambiental CAR, Conservación Internacional Colombia, Convenio # 00529 de 28 de diciembre de 2007. Bogotá. 132 pp.

Roguin L de (1986) Les mammifères du Paraguay dans les collections du Museum de Genève. *Revue Suisse de Zoologie 93(4):* 1009-1022.

Romero-Muñoz A, Pérez-Zubieta JC (2008) Evaluación preliminar del comercio y uso de mamíferos silvestres en el mercado La Pampa de la ciudad de Cochabamba, Bolivia. *Mastozoología Neotropical 15(2):* 253-259.

Sawada M (1999) Rookcase: An Excel 97/2000 Visual Basic (VB) Add-in for exploring global and local spatial autocorrelation. *Bulletin of the Ecological Society of America 80(4):* 231-234.

Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación (2008) *Coberturas de deforestación en la región Selva Misionera - Provincia de Misiones en los períodos 1998-2002 y 2002-2006* (formato shapefile - ArcView GIS). Unidad de Manejo del Sistema de Evaluación Forestal, Dirección de Bosques, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, Jefatura de Gabinete de Ministros. Ciudad de Buenos Aires, 09 diciembre 2008.

Soberón J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters 10:* 1115-1123.

Soberón J, Peterson AT (2004) Biodiversity informatics: Managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London B 359:* 689-698.

Soberón J, Peterson AT (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics 2:* 1-10.

Souza GS de (1851) *Tratado descriptivo do Brazil em 1587.* Rio de Janeiro, Typographia Universal de Laemmert. 422 pp.

Spix JB von, Martius CFP von (1824a) *Travels in Brazil in the years 1817-1820. Undertaken by command of his Majesty the King of Bavaria*. Vol. I. Longman, Hurst, Rees, Orme, Brown and Green. London. 327 pp.

Spix JB von, Martius CFP von (1824b) *Travels in Brazil in the years 1817-1820. Undertaken by command of his Majesty the King of Bavaria.* Vol. II. Longman, Hurst, Rees, Orme, Brown and Green. London. 298 pp.

Thomas O (1902) Mammals from Cochabamba. Bolivia and the region north of that place. *Annals and Magazine of Natural History (7)9:* 125-143.

Waller T (Coord. Gral.) (2004) Fau*na del Iberá. Composición, estado de conservación y propuestas de manejo.* Fundación Biodiversidad para el Proyecto GEF/PNUD ARG02/G35: Manejo y Conservación de la Biodiversidad en los Humedales de los Esteros del Iberá. Asociación Civil Ecos Corrientes - PNUD y Gobierno de la Provincia de Corrientes. (http://www.theconservationlandtrust.org/descargas/Fauna_del_Ibera.pdf).

Waterhouse GR (1839) *Mammalia Part 2.* pp.: 1-79. En: Darwin CR (Ed.) The zoology of the voyage of HMS Beagle. London: Smith Elder and Co.

World Wide Fund for Nature (2002) *Global 200. Blueprint for a living planet.* (http://www.panda.org consultado el 13/8/03).

Wright SJ, Gompper ME, DeLeon B (1994) Are large predators keystone species in Neotropical forests? The evidence from Barro Colorado Island. *Oikos 71:* 279-294.

Yepes J (1938) Disquisiciones zoogeográficas referidas a mamíferos comunes a las faunas de Brasil y Argentina. *GAEA Anales de la Sociedad Argentina de Estudios Geográficos 6:* 1-37.

Yepes J (1944) Comentarios sobre cien localidades nuevas para mamíferos sudamericanos. *Revista Argentina de Zoogeografía 4:* 59-71.

Zuercher GL, Swarner M, Silveira L, Carrillo O (2004) Bush Dog *Speothos venaticus*. pp: 76-80. En: Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW (Eds.) Canids: foxes, wolves,

jackals, and dogs. Status survey and conservation action plan. IUCN/SSC Canid specialist Group, Gland Switzerland, and Cambridge UK.

Zuercher GL, Swarner M, Silveira L, Carrillo O (2008) *Speothos venaticus*. En: IUCN 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. (http://www.iucnredlist.org/ consultado el 6/3/2009).

CAPÍTULO 4

¿SON ÚTILES LOS MODELOS DE NICHO ECOLÓGICO REALIZADOS A GRAN ESCALA PARA DETERMINAR LA VARIACIÓN EN LA ABUNDANCIA LOCAL DE ESPECIES EMBLEMÁTICAS?

EL CASO DEL PARQUE NACIONAL IGUAZÚ.

Resumen

En este trabajo nos preguntamos si existe una relación entre los valores de favorabilidad ambiental estimados con datos de presencia mediante modelos de nicho ecológico y las abundancias locales de las especies. Hemos tomado como caso de estudio datos de 9 mamíferos presentes en el PN Iguazú. El conjunto total de los valores de las favorabilidades calculadas y las abundancias de todas las especies resultaron estar positivamente correlacionados, pero muestran una relación triangular. Es decir, valores bajos de favorabilidad se asocian con valores bajos de abundancia, pero valores altos de favorabilidad pueden asociarse con valores altos o bajos de abundancia. Resultados similares aparecen cuando se analizan los valores promedios de cada variable en cada sitio de muestreo. Por el contrario, si se analiza cada especie individualmente no se observa correlación. Como han comprobado otros autores, el uso de estos modelos permite estimar la abundancia máxima que puede alcanzar una especie en una localidad. Como consecuencia, resulta arriesgado conceder importancia en conservación a las áreas aparentemente más favorables ya que estas pueden albergar densidades poblaciones reducidas. Sin embargo, como no suelen encontrarse abundancias altas en aquellos enclaves con bajos valores de favorabilidad, estos modelos permitirían discriminar los lugares con menores posibilidades de albergar poblaciones importantes. Ello permitiría dotar de cierta utilidad a los resultados de estos modelos, ayudando a dirigir las actividades más impactantes o limitar los esfuerzos especiales de conservación.

Abstract

This study explores if there is a relationship between environmental suitability values estimated using ecological niche modeling and local abundances. 9 mammal species at the Iguazú NP were used as case studies. When the data for all species are pooled together, a

positive correlation between suitability and abundance values is detected, although the relationship is triangular. In other words, low suitability values are associated with low levels of abundance, but high suitability values can be associated with both high and low values. Similar results appear between the mean values of each parameter in each sampling site. When each species is analyzed separately, the correlations between suitability and abundance are no longer significant. Niche models indicate the maximum abundance that a species can reach at a certain locality; thus, it is risky in conservation to give importance to the apparently more favorable areas. However, as high abundances are not found in those enclaves with low favourability values, these models allow to pinpoint those places with a low probability to accommodate large populations. This would provide some value to the results of niche models since, helping to focus the most disturbing activities and special conservation efforts.

Introducción

Conocer los rangos geográficos de las especies es una cuestión central en Biología, tanto desde un punto de vista teórico como aplicado (Brown y Lomolino, 1998). El incremento en la capacidad de computación, el desarrollo de software capaz de manejar grandes bases de datos georreferenciadas, y la creación de redes mundiales de comunicación, ha permitido el surgimiento en los últimos años de diferentes iniciativas destinadas a compilar, visualizar y analizar datos masivos de información sobre la distribución de las especies (Soberón y Peterson, 2004; Guralnick et al., 2007; Jiménez-Valverde et al., 2010). Sin embargo, a pesar de estos avances, los datos de distribución disponibles son siempre parciales y sesgados (Dennis et al., 1999; Hortal et al., 2008). Para superar estas limitaciones, en las dos últimas décadas han adquirido una gran importancia los denominados modelos de distribución de especies y/o modelos de nicho ecológico (Guisan y Zimmermann, 2000; Soberón y Peterson, 2005). Se trata, en esencia, de utilizar información georreferenciada

sobre la distribución de las especies, conjuntamente con variables ambientales que actúan como predictores, a fin de elaborar modelos que estimen el grado de adecuación ambiental de las diferentes localidades de un territorio para la presencia potencial o real de las especies. En este trabajo nos referiremos a este conjunto de técnicas con la denominación genérica de modelos de nicho ecológico.

La diversidad de métodos existentes para modelizar la distribución y el nicho de las especies es notable (ver Franklin, 2009 y Peterson et al., 2011 para una exhaustiva revisión). En muchos casos, estos modelos generan valores continuos que se interpretan como favorabilidad ambiental relativa, es decir: a mayores valores, mejores son las condiciones ambientales para la presencia de la especie. Sin embargo, para poder hacer esta interpretación sería necesaria la existencia de una relación positiva entre esta favorabilidad calculada y medidas independientes directamente relacionadas con la aptitud biológica (*fitness*) o la abundancia poblacional; la existencia de esta relación dotaría de un mayor valor y utilidad a los modelos de nicho ecológico (Jiménez-Valverde, 2011). Existen pocos trabajos que hayan explorado esta cuestión y, los disponibles, no son unánimes en los resultados. Por una parte, Pearce y Ferrier (2001), Nielsen et al. (2005), Jiménez-Valverde et al. (2009a) y Yañez-Arenas et al. (2012) no encontraron un patrón general de correlación entre la favorabilidad y la abundancia. Estos autores concluyen que los factores que determinan la presencia de las especies podrían ser parcialmente distintos a los que determinan la abundancia, y que hay que ser precavidos en el uso de las favorabilidades derivadas de este tipo de modelos. Yañez-Arenas et al. (2012) y Martínez-Meyer et al. (2013) encuentran que la distancia multidimensional al centroide del nicho ecológico de una especie posee una relación inversa con la densidad en varios grupos vertebrados, siendo esta distancia capaz de representar las abundancias siempre y cuando la frecuencia de los puntos de colecta refleje la frecuencia de aparición de la especie (Yañez-Arenas et al., 2014). Por otra parte, VanDerWal et al. (2009),

Guarino et al. (2012), Tôrres et al. (2012) y Gutiérrez et al. (2013) sí encontraron una relación positiva entre favorabilidad y abundancia; en concreto, VanDerWal et al. (2009), Tôrres et al. (2012) y Gutiérrez et al. (2013) han mostrado que la relación es triangular, es decir, que la favorabilidad ambiental generada por estos modelos determinaría la abundancia máxima que las especies pueden alcanzar en una localidad, existiendo otros muchos factores no considerados que estarían condicionando la variación en la abundancia local.

Dado que la abundancia local es un parámetro que suele estar positivamente relacionado con la persistencia de las poblaciones (Diamond, 1984; Pimm et al., 1988; Lande, 1993; Gaston, 1994; McKinney, 1997; Purvis et al., 2000), sería muy útil para los administradores de recursos naturales locales disponer de una herramienta que, usando datos regionales fácilmente accesibles, pudiera servir para predecir la variación espacial en el tamaño de las poblaciones de una misma especie. No hay que olvidar que para evitar extinciones locales o facilitar el aprovechamiento humano de las especies silvestres, es necesario conocer la variación espacial y temporal de la abundancia en las poblaciones (Taber y Oliver, 1993; Brooks et al., 1997; IUCN, 2008) y mantener bajo condiciones de protección estricta una o más poblaciones como medida precautoria de conservación (Rodrigues et al., 2000; Romo et al., 2007; Dudley, 2008; Valenzuela-Galván et al., 2008).

Los datos analizados en este estudio proceden del Parque Nacional Iguazú (PNI) (Misiones, Argentina), un área protegida de la selva paranaense (o bosque atlántico del alto Paraná) que forma parte del complejo de la eco-región del bosque atlántico. Fue declarada Patrimonio Mundial de la Humanidad por la UNESCO en 1984 y forma parte de un corredor biótico transnacional junto a áreas protegidas de Brasil y Paraguay (Gil y Chebez, 2001; Di Bitetti et al., 2003). La situación del bosque atlántico se ha clasificado como crítica y de alta prioridad, dentro de las 200 eco-regiones más amenazadas del planeta (Olson y Dinerstein, 2002; Brooks et al., 2006). En Argentina, la situación de la selva paranaense también es

considerada crítica (Placi y Di Bitetti, 2005). En el caso concreto del PNI, la conservación del bosque atlántico se encuentra ante un nuevo desafío ya que, desde el año 2005, este hábitat está sufriendo una gran presión antrópica, debida principalmente al más del millón de turistas que lo visitan cada año, con tendencia creciente, y a los servicios que demandan (Martín, 2012). El PNI posee un Plan de Manejo que data de 1988 (Giúdice, 1988), actualmente en proceso de actualización. Dado el incremento en la presión turística, el aumento del tránsito de vehículos y considerando la función clave del Parque en la conservación de especies amenazadas y la voluntad de planificación del área (Gil y Chebez, 2001; Nigro y Lodeiro Ocampo, 2009; Martín, 2012; Dirección Nacional de Vialidad, www.vialidad.gov.ar, com. pública), sería muy útil disponer de una herramienta con capacidad para estimar las zonas que potencialmente albergarían mayores densidades poblacionales de especies de vertebrados emblemáticas para la conservación, a fin de poder evaluar el posible impacto negativo de los usos anteriormente mencionados así como establecer de manera rápida medidas reguladoras. Si bien se trata de uno de los enclaves mejor estudiados de la provincia y la eco-región, prácticamente no se poseen datos sobre la variación espacial de la abundancia local de la fauna de vertebrados dentro del PNI. Existen estudios que brindan un sólo dato de densidad calculada para todo el Parque y únicamente para el tapir (*Tapirus terrestris*), el ocelote (*Leopardus pardalis*), el jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) (Di Bitetti et al., 2006, 2008; Paviolo et al., 2008, 2009; De Angelo et al., 2011; Cruz, 2012); por tanto se carece de información fiable sobre la variación en la abundancia poblacional de los mamíferos dentro del Parque. De este modo, el objetivo principal de este trabajo consiste en dilucidar si existe una relación entre las estimaciones de abundancia local obtenidas en el PNI para 9 especies de mamíferos que están sometidas a algún grado presión antrópica a escala regional y los valores de favorabilidad estimados mediante la técnica de modelización más ampliamente utilizada y los datos de presencia obtenidos a gran escala geográfica.

Materiales y métodos

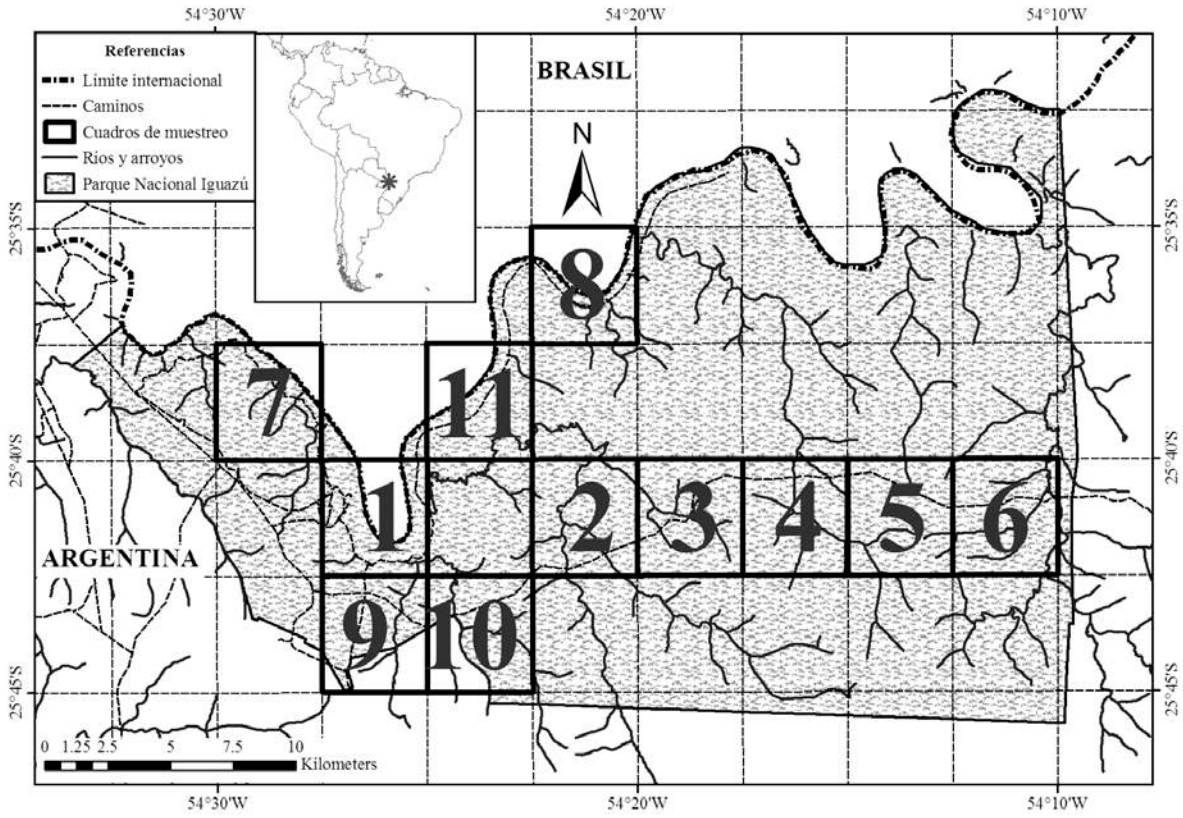
Datos de abundancia.

El Parque Nacional Iguazú (676 km^2) se encuentra ubicado en el extremo noroeste (-25.53º, -25.76º latitud / -54.15º, -54.56º longitud) de la provincia de Misiones (Argentina) (Figura 1). No posee una estacionalidad climática muy marcada, no tiene una época de lluvias definida y la temperatura media invernal es sólo 6º C menor a la estival (Servicio Meteorológico Nacional, www.smn.gov.ar, com. pública). Fue creado en 1934 y posee categorías de manejo muy restringidas, I y II de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, www.iucn.org, com. pública), que no permiten el uso extractivo, ni la actividad ganadera, ni los asentamientos humanos -Ley Nº 22.351- (Administración de Parques Nacionales, www.sib.gov.ar, www.parquesnacionales.gov.ar, com. pública), condición que se cumple gracias a que este espacio posee un alto grado de vigilancia y control (Chalukian, 1999; Paviolo et al., 2009). Debido a estas condiciones, asumimos que las densidades de la mayoría de los mamíferos en el PNI se encuentran en sus niveles naturales, con muy poca influencia antrópica.

En el PNI se establecieron 11 unidades de muestreo seleccionadas entre las aproximadamente 36 cuadrículas de 0.04º de lado (alrededor de 19 km^2) que existen en él (Figura 1). Las unidades elegidas fueron todas aquellas que geográficamente fueran capaces de albergar un transecto de 4 km de largo sobre un arroyo y otro de 4 km de largo sobre un camino de tierra. Estos transectos fueron recorridos a pie una vez cada uno, siempre por el primer autor, durante el período de enero de 2008 hasta mayo de 2010, registrando con GPS el recorrido y cada encuentro de un rastro (huella aislada o grupo ininterrumpido de huellas). Las huellas se determinaron utilizando bibliografía (Emmons, 1990; Simonetti y Huareco,

1999; Aranda, 2000; Soria y Fabri, 2006; De Angelo et al., 2008; IAP, 2008) y por comparación con huellas de animales en cautiverio.

Figura 1. Área de estudio. Parque Nacional Iguazú y alrededores con una grilla de 0.04º de lado (aprox. 19 km^2) resaltando los cuadros de los sitios de muestreo con su numeración.



Las huellas que ofrecieron dificultad en la determinación en campo fueron medidas y fotografiadas (o dibujadas) para, posteriormente, analizarlas en gabinete; se descartaron las de identidad dudosa. Se procuró que los transectos tuvieran características similares de sustrato y visibilidad y se realizaron siempre, al menos, tres noches después de la última lluvia. La tasa de encuentro (número de encuentros/km) se consideró como una medida de la abundancia de cada una de las especies (Rumiz et al., 1998; Carrillo et al., 2000; Ríos-Uzeda et al., 2001; Rocha et al., 2006; Reyna-Hurtado y Tanner, 2007) con capacidad para ayudar en el monitoreo a largo plazo y la comparación entre diferentes áreas (Wallace, 1999). Estudios previos han demostrado que la tasas de encuentro de huellas de *Tapirus bairdii*, *Pecari tajacu*,

Tayassu pecari y *Mazama americana* están positivamente correlacionadas con sus densidades poblacionales (Fragoso, 1991; Bolaños Citalán y Naranjo, 2001). Dependiendo de la eficiencia de los transectos para cada especie, se usaron sólo los datos de los caminos, de los arroyos o de ambos. Las especies analizadas fueron aquellas que aparecieron en más de la mitad (≥6) de las 11 cuadrículas consideradas y para las cuales se poseían, al menos, dos encuentros en cada cuadrícula. Con este criterio, los mamíferos estudiados fueron: *Dasypus novemcinctus* (armadillo de nueve bandas), *Procyon cancrivorus* (mapache cangrejero), *M. americana* (corzuela colorada), *Mazama nana* (corzuela enana), *T. pecari* (pecarí de labios blancos), *Pecari tajacu* (pecarí de collar), *T. terrestris* (tapir), *Dasyprocta azarae* (agutí de Azara) y *Cuniculus paca* (paca) (ver criterio taxonómico en Barquez et al., 2006). El total de rastros encontrados fue de 1829, el cual se redujo a 1542 tras eliminar 7 transectos por ser ineficaces y 61 rastros por identificación dudosa (ver cantidad por cuadrícula en el Tabla 1). Hay que destacar que las áreas de acción de las especies consideradas (entre 0.017 y 4.7 km^2, Layne y Glover, 1977; Beck-King et al., 1999; Keuroghlian et al., 2004; Jorge y Peres, 2005; Naidoo y Ricketts, 2006; Haugaasen y Peres, 2007; Arispe et al., 2008; Medici, 2010) son generalmente menores que la superficie de las unidades de muestreo utilizadas (~ 19 km^2), aunque en el caso de *T. pecari* el área de actividad estimada es ligeramente mayor (unos 20.95 km^2, ver Keuroghlian et al., 2004). Debido a ello y a que los encuentros de rastros de las especies con mayores áreas de acción (pecaríes y tapires) cercanos a los límites de las unidades adyacentes de muestreo fueron muy pocas (1% para pecaríes y 5% para tapir), asumimos en este trabajo que las tasas de encuentro estimadas constituyen conjuntos de información independientes y que el efecto borde es despreciable.

Datos de presencia.

Los modelos de nicho ecológico se realizaron utilizando datos de presencia obtenidos a lo largo de todo el rango de la distribución de cada una de las especies analizadas, a fin de maximizar las posibilidades de representar el conjunto de condiciones ambientales en las que las especies poseen poblaciones estables (Sánchez-Fernández et al., 2011). Los datos provienen de bases de datos de colecciones disponibles en Internet: AMNH (http://entheros.amnh.org/db/emuwebamnh/pages/amnh/mammalogy); Colección de Fotocolectas Biológicas, Instituto de Biología, UNAM (http://unibio.unam.mx/cfb/main.jsp); Fauna Paraguay (http://www.faunaparaguay.com/); FMNH (http://emuweb.fieldmuseum.org/mammals/Query.php); GBIF (http://data.gbif.org/); IABIN (http://ara.inbio.ac.cr/SSTN-IABIN/occurrences/search.htm); MaNIS (http://manis.mvz.berkeley.edu); MVZ (http://mvzarctos.berkeley.edu/SpecimenSearch.cfm); REMIB (http://www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remibnodosdb.html); SIB-APN (http://www.sib.gov.ar/registros) y Species Link (http://splink.cria.org.br/). Para *M. nana* y *D. azarae* se compilaron menos de 80 registros; con el fin de lograr un modelado más robusto, se añadió información procedente de regiones sin registros en estas bases usando datos principalmente bibliográficos (Bangs, 1900; Husson, 1978; Lawrence, 1993; Casler et al., 1994; Mares et al., 1996; Anderson, 1997; Barquez y Barquez, 1997; Killeen y Schulenberg, 1998; Jayat et al., 1999; Polanía et al., 2001; Voss et al., 2001; Pitman et al., 2003; Rey et al., 2003; Cherem et al., 2004; Geise et al., 2004; Chebez et al., 2005; Kufner et al., 2005; Lim et al., 2005; Calderon-Franco, 2006; CERAN, 2006; Rocha et al., 2006; Zapata Ríos et al., 2006; Cherem et al., 2007; Kasper et al., 2007; Martins et al., 2007; Abril y Duarte, 2008; Arispe et al., 2008; Chebez, 2008; Jorge, 2007; Noss y Cuéllar, 2008; Tobler et al., 2008; Oliveira Porfirio, 2009; Perez da Silveira et al., 2009; Schittini, 2009; Bocchiglieri, 2010; Fracassi et al., 2010; Rocha-Mendes et al., 2010; Wallace et al., 2013 y fuentes sin publicar (Contreras, datos no publ.; Corrêa et al., ACAPRENA, com. pública; datos del autor GEG de otras

recorridas con GPS (30 m de error); Macedo Sienra et al. y Natural Land Trust, Red Paraguaya de Conservación en Tierras Privadas, www.conservacionprivadapy.org, com. pública).

Tabla 1. Para cada especie, cantidad de celdas con presencias que fueron utilizadas en la construcción de los modelos con Maxent, detalle de cuántas pertenecen al PNI, y valores de AUC (área bajo la curva ROC).

Especies	**Cantidad de celdas**	**Celdas del PNI**	**AUC**
D. novemcinctus	360	4	0.882
P. cancrivorus	403	6	0.954
M. americana	249	11	0.936
M. nana	82	15	0.999
T. pecari	153	6	0.926
P. tajacu	398	9	0.884
T. terrestris	310	17	0.950
D. azarae	99	12	0.986
C. paca	239	7	0.929

Los datos compilados fueron georreferenciados, con base en las localidades de colecta, las descripciones originales de las áreas de estudio, mapas físicos y políticos, y mediante el programa Google Earth (www.earth.google.com). Las que poseían un error menor a 4000 m se georreferenciaron siguiendo el sistema geográfico con datum WGS84. Aquellos registros de encuestas, dudosos o fósiles fueron excluidos. Así se confeccionó una lista de localidades georreferenciadas que correspondían a celdas de presencia con una resolución de 0.04º,

unificándose así citas repetidas pertenecientes a la misma celda. El total de celdas con presencia para las 9 especies fue de 2296. La cantidad de celdas para cada especie y las pertenecientes al PNI, se muestran en la Tabla 1.

Las variables climáticas.

Los datos climáticos son ampliamente usados como sustitutos de los limitantes fisiológicos y ecológicos de las especies (Guisan y Thuiller, 2005; Elith et al., 2006; Jiménez-Valverde et al., 2009b). La elección de un conjunto mínimo de variables poco correlacionadas entre sí es un factor clave en el éxito de estas predicciones (Calenge y Basille, 2008; Aragón et al., 2010; Lobo et al., 2010). En este trabajo se utilizaron como predictores 11 de las 19 variables bioclimáticas de la base de datos Worldclim 1.4 (www.worldclim.org; Hijmans et al., 2005); estas variables seleccionadas muestran valores de inter-correlación menores de 0.8 (coeficiente de correlación de Pearson) dentro del territorio geográfico que abarca la distribución de todas las especies (43º, -36º latitud / -34º, -125º longitud), utilizando la totalidad de las celdas y a la resolución considerada (0.04º). Las variables seleccionadas fueron: rango de temperatura media diaria, isotermalidad, estacionalidad de la temperatura, temperatura media del trimestre más húmedo, temperatura media del trimestre más cálido, temperatura media del trimestre más frío, estacionalidad de las precipitaciones, precipitación del trimestre más húmedo, precipitación del trimestre más seco, precipitación del trimestre más cálido y precipitación del trimestre más frío.

Modelos de nicho ecológico.

Las distribuciones potenciales se modelizaron utilizando MaxEnt (Phillips et al., 2006). Este programa de computación emplea el principio de máxima entropía para buscar una distribución lo más cercana posible a la uniformidad, pero teniendo en cuenta las restricciones de los valores proporcionados por los predictores utilizados. Se trata de la técnica de modelización más ampliamente utilizada en la actualidad que, además, ha

demostrado potencial para estimar la abundancia local máxima que pueden alcanzar las poblaciones (VanDerWal et al., 2009; Tôrres et al., 2012). Para construir los modelos se utilizaron sólo datos de presencia y los mismos datos de entrenamiento para validar el modelo. Se usó una resolución de datos y variables de 0.04º, un umbral de convergencia de 1.0e-5 con 500 iteraciones como máximo. Para estimar la capacidad de predicción de cada modelo, se analizó el área bajo la curva (AUC, Tabla 1) y el formato de salida analizado fue el cumulativo. El área de calibración fue el continente americano, exceptuando los extremos norte y sur (43º, -36º lat. / -34º, -125º long., ver mapas extensos en Material Suplementario).

Análisis de la relación entre favorabilidad ambiental y abundancia.

Para explorar los datos en conjunto, los valores de las tasas de encuentro de cada especie se estandarizaron entre 0 y 1. Así obtuvimos una abundancia relativa (A_R) (Tabla 2) que asumimos como medida de la abundancia local de cada especie. Tanto los valores de A_R como los de favorabilidad obtenidos con MaxEnt no estaban normalmente distribuidos, por lo que se utilizaron correlaciones de Spearman (*rs*) para explorar la relación entre las dos variables.

Tabla 2. Tasas de encuentro absolutas (*Ti* = número de encuentros de huellas/km recorrido) y abundancias relativas (A_R) por cuadrícula para cada especie, en promedio (Δ) para todas las especies y cantidad de rastros usados por cuadrícula (N).

	D. novemcinctus		***P. cancrivorus***		***M. americana***		***M. nana***		***T. pecari***		***P. tajacu***		***T. terrestris***		***D. azarae***		***C. paca***		**Todas**
Cuadro	***Ti***	A_R	***Ti***	A_R	***Ti***	A_R	***Ti***	A_R	***Ti***	A_R	***Ti***	A_R	***Ti***	A_R	***Ti***	A_R	***Ti***	A_R	ΔA_R (N)
1	2.25	0.10	0.25	0.03	0.13	0.05	10.75	0.98	2.13	0.94	0.50	0.15	13.75	0.25	1.75	0.70	0.25	0.00	0.36 (136)
2	0.25	0.01	4.75	0.58	0.50	0.18	11.00	1.00	0.50	0.22	3.25	1.00	13.00	0.24	0.25	0.10	2.50	0.23	0.40 (148)
3	0.75	0.03	8.25	1.00	0.00	0.00	8.75	0.78	0.00	0.00	0.25	0.08	23.75	0.46	1.50	0.60	6.00	0.59	0.39 (197)
4	0.25	0.01	0.25	0.03	0.00	0.00	11.00	1.00	0.13	0.06	0.00	0.00	50.50	1.00	0.50	0.20	2.50	0.23	0.28 (261)
5	0.75	0.03	5.00	0.61	0.13	0.05	3.00	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00	8.75	0.15	1.50	0.60	10.00	1.00	0.29 (117)
6	1.50	0.07	1.50	0.18	0.13	0.05	0.90	0.00	0.00	0.00	0.30	0.09	1.20	0.00	0.30	0.12	5.69	0.56	0.12 (40)
7	22.22	1.00	0.00	0.00	0.63	0.23	2.00	0.11	2.25	1.00	1.00	0.31	1.25	0.00	0.50	0.20	1.00	0.08	0.32 (112)
8	0.00	0.00	0.51	0.06	0.38	0.14	3.04	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00	13.43	0.25	0.00	0.00	0.25	0.00	0.07 (71)
9	2.50	0.11	1.50	0.18	0.13	0.05	3.75	0.28	0.00	0.00	0.00	0.00	23.50	0.45	2.50	1.00	1.75	0.15	0.25 (143)
10	1.25	0.06	0.50	0.06	2.75	1.00	1.75	0.08	0.25	0.11	0.50	0.15	30.75	0.60	0.25	0.10	1.25	0.10	0.25 (169)
11	0.50	0.02	3.25	0.39	0.13	0.05	4.75	0.38	0.25	0.11	0.00	0.00	23.25	0.45	2.50	1.00	2.00	0.18	0.29 (148)

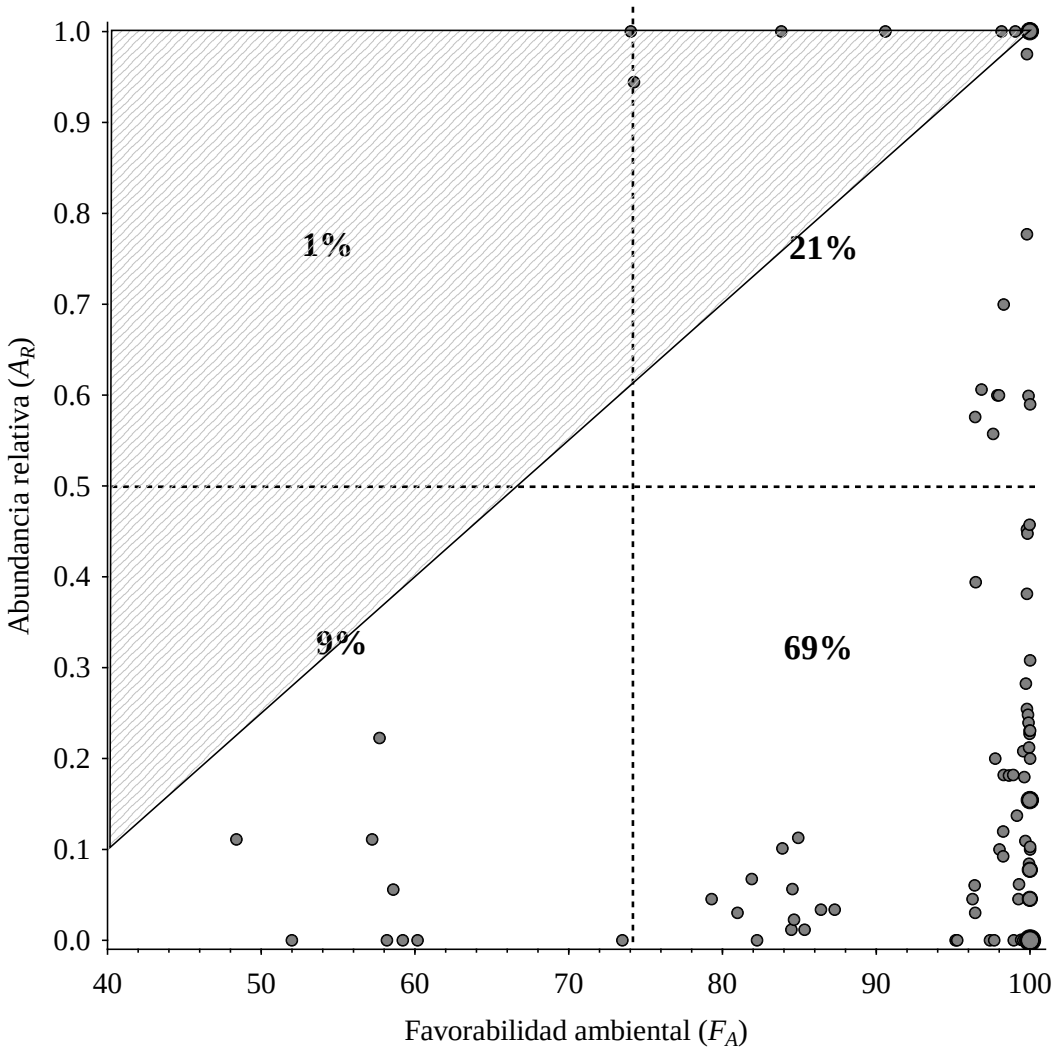
Para examinar gráficamente si la distribución bidimensional de los puntos definidos por los valores de favorabilidad ambiental (F_A) y A_R se ajusta a una relación triangular (es decir, valores bajos de F_A se asocian con valores bajos de A_R pero valores altos de F_A pueden asociarse tanto con valores altos como bajos de A_R) se calculó el punto central de cada una de las dos variables como [(valor máximo – valor mínimo)/2 + valor mínimo], definiendo desde ese punto cuatro cuadrantes (F_A alta- A_R alta, F_A alta- A_R baja, F_A baja- A_R alta y F_A baja- A_R baja; ver Figura 2) y estimando la proporción de puntos que aparecen en cada uno de ellos. Para estudiar estadísticamente la relación triangular entre ambas variables se ha utilizado también el software libre EcoSim (versión 7.71; ver http://garyentsminger.com/ecosim/). Este programa construye un modelo nulo con el cual comparar los datos obtenidos. Lo hace utilizando la matriz original de los valores observados de ambas variables, construyendo matrices simuladas (n = 1000) reordenando y emparejando los datos al azar, pero manteniendo tanto la variabilidad como la distribución de las variables originales. Las opciones usadas fueron: índice C-score de co-ocurrencia, suma fija en las filas y columnas y retención de matrices degeneradas. Estimando la mediana de los valores de ambas variables (el valor situado en la posición central de los datos ordenados), el programa define una superficie triangular en el espacio bidimensional comparando el número de puntos observados y simulados que caen dentro y fuera de ese espacio. En ambos casos se utilizó el conjunto de datos de todas las especies.

Resultados

Los modelos de MaxEnt otorgan con mayor probabilidad valores más altos de favorabilidad ambiental a las presencias que a los lugares con ausencia de registros o "background" (valores de AUC mayores de 0.880; Tabla 1). Los valores de favorabilidad ambiental generados mediante MaxEnt (ver Material Suplementario) y los valores de las

abundancias relativas para todas las especies consideradas están positivamente correlacionados (*rs* = 0.20, *P* = 0.04, n = 99; 9 especies por 11 cuadrículas) y muestran una relación triangular (Figura 2).

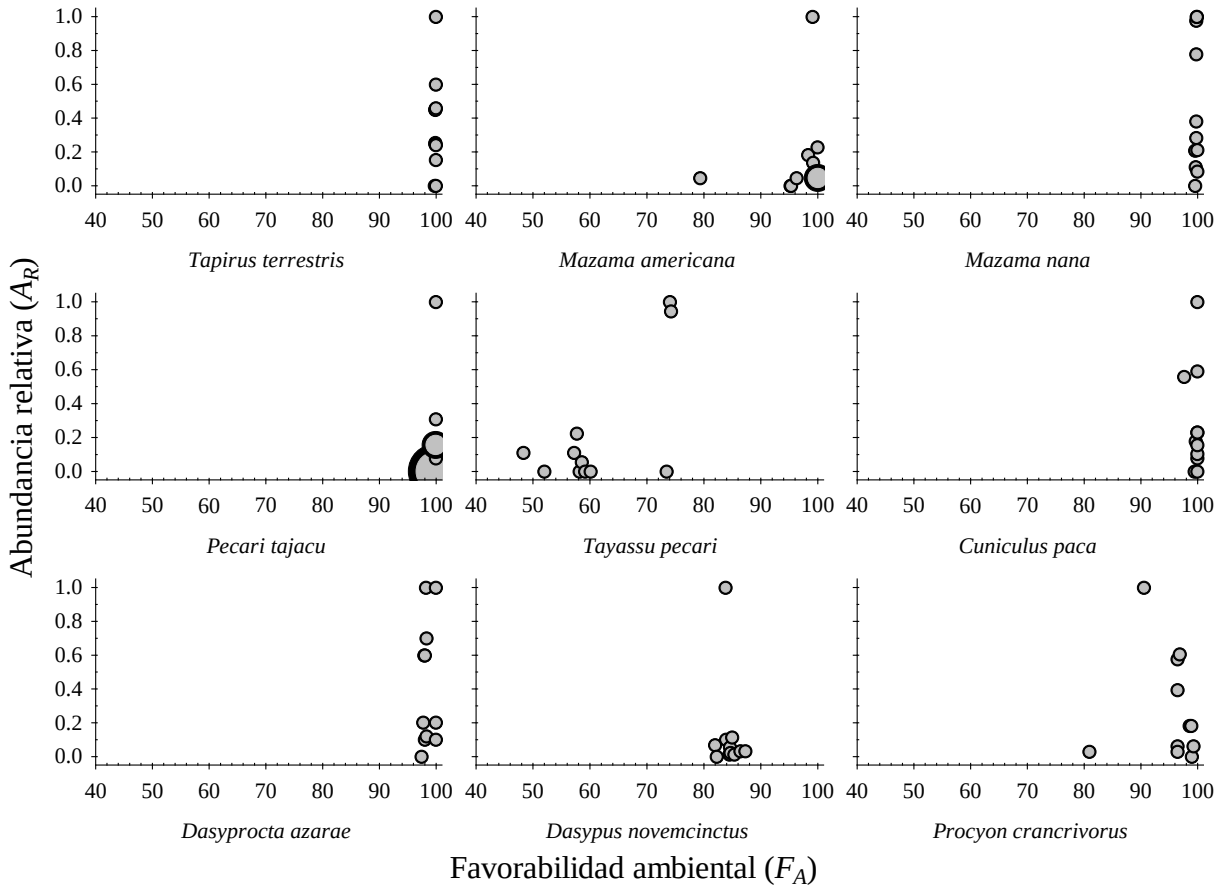
Figura 2. Relación entre la abundancia relativa estimada en 11 cuadrículas de 0.04º de lado, ubicadas en el Parque Nacional Iguazú, para las nueve especies consideradas y la favorabilidad estimada mediante MaxEnt para estas mismas especies y cuadrículas, teniendo en cuenta los datos de presencia en el rango completo de distribución de estas especies. El tamaño de los puntos esta logarítmicamente relacionado con el número de observaciones que representan. Las líneas discontinuas reproducen los valores centrales de cada variable [(valor máximo – valor mínimo)/2 + valor mínimo] y los porcentajes representan la distribución de las observaciones en los cuatro cuadrantes delimitados por esos valores centrales. El triángulo rayado superior izquierdo es el delimitado por la mediana de los valores de ambas variables.



La relacion entre F_A y A_R para todo el conjunto de los datos indica que los modelos de nicho ecológico ofrecen altos valores de favorabilidad en localidades en las que por muestreos de campo se han obtenido abundancias relativas muy dispares (Figura 2). El 69% de los datos poseen favorabilidades altas pero abundancias relativas bajas, mientras que el 21% de los datos poseen valores altos de F_A y A_R. Sin embargo, en ningún caso se han observado valores de A_R altos cuando las favorabilidades obtenidas son menores de 70. Sólo en 87 de las 1000 simulaciones realizadas, el número de puntos observados en el triangulo superior izquierdo delimitado por la mediana de los valores de ambas variables es mayor que el simulado (Figura 2).

Resultados similares aparecen si se examina la relación entre los valores medios de F_A y A_R de cada una de las especies en las cuadrículas consideradas del PNI, aunque en este caso la correlación entre ambas variables solo es marginalmente significativa (rs = 0.65; P = 0.06; n = 9 especies). Sin embargo, cuando se analiza la relación entre F_A y A_R específicamente para cada una de las especies (n = 11 cuadrículas), en la mayoría hay poca variabilidad de F_A y los valores de correlación no son estadísticamente significativos (Figura 3). De este modo las cuadrículas del PNI que generalmente presentan altos valores de favorabilidad mediante los modelos de nicho, pueden corresponder a abundancias relativas muy variables.

Figura 3. Relación entre la abundancia relativa estimada en 11 cuadrículas de 0.04º de lado ubicadas en el Parque Nacional Iguazú para cada una de las nueve especies consideradas y la favorabilidad estimada mediante MaxEnt para estas mismas especies y cuadrículas. El tamaño de los puntos es proporcional a la cantidad de datos repetidos en cada coordenada gráfica.



Discusión

En este trabajo hemos utilizado información climática de las localidades de presencia de una serie de especies de mamíferos sudamericanos a lo largo de su área completa de distribución y el método de modelización de las distribuciones más comúnmente utilizado hoy en día, para obtener valores de favorabilidad en todo el rango de distribución de estas especies. ¿Pueden utilizarse los valores continuos de favorabilidad así obtenidos como estimaciones relativamente fiables del tamaño de las poblaciones en una localidad cuando estos datos no existen? Como en otros estudios previos, los resultados obtenidos en este

trabajo sugieren que una alta favorabilidad ambiental puede estar asociada con un tamaño poblacional reducido y que los modelos de nicho ecológico sólo permitirían determinar la abundancia máxima que puede alcanzar una localidad (VanDerWal et al., 2009; Tôrres et al., 2012). Por tanto, resulta arriesgado conceder importancia especial en conservación a las áreas aparentemente más favorables para la presencia de las especies utilizando modelos de nicho ecológico realizados a escala regional o global. Al operar únicamente con datos de presencia, los modelos de nicho ecológico utilizan una fuente de información simplificada que impide dar cuenta de las variaciones en la abundancia poblacional (Fithian y Hastie, 2012). A esta dificultad se suma la incapacidad de estas técnicas para reconocer las variables relevantes cuando se produce un cambio de escala, resolución o extensión geográfica (Bellehumeur y Legendre, 1998); la mayor variabilidad ambiental existente en el rango completo de distribución de una especie respecto a la existente en nuestra región de estudio impediría además que, en el caso de existir un control ambiental de las abundancias poblacionales, estas pudieran predecirse correctamente. Otros factores metodológicos, demográficos, bióticos, micro-ambientales e incluso aleatorios podrían explicar la incapacidad explicativa de estos modelos de nicho ecológico para predecir el tamaño local de las poblaciones. El corolario final es que los resultados de los modelos de nicho ecológico alimentados con datos a gran escala, no pueden utilizarse como subrogados de las abundancias locales de las especies, ni siquiera en sitios con altos niveles de protección.

Sin embargo, resulta interesante el hecho de que no parece posible encontrar abundancias poblacionales altas en aquellos enclaves con bajos valores de favorabilidad (VanDerWal et al., 2009; Tôrres et al., 2012; Gutiérrez et al., 2013). De este modo, los modelos de nicho ecológico podrían ser una herramienta de utilidad a la hora de definir los lugares en los que será difícil encontrar poblaciones relevantes y, por tanto, de cara al manejo de determinadas especies, permitirían realizar una primera discriminación de aquellas

localidades en las que no deberían realizarse esfuerzos especiales de conservación. Los modelos de nicho ecológico podrían así estar ofreciendo una medida de favorabilidad ambiental no relacionada linealmente con la abundancia de las poblaciones, pero que permitiría discriminar los lugares con menores posibilidades de albergar poblaciones importantes.

Teniendo en cuenta lo anteriormente mencionado y siguiendo un criterio de precaución, los gestores y administradores de la fauna y de espacios protegidos concretos podrían discriminar aquellas áreas de su territorio con favorabilidades ambientales medias y bajas, utilizando para ello modelos de nicho ecológico realizados con datos de presencia que abarquen el rango completo de distribución de la especie. Conseguir información precisa sobre la distribución de las especies a pequeña escala es difícil o incluso imposible para la mayoría de las regiones del planeta, y lo mismo ocurre para la información ambiental. Sin embargo, gracias al desarrollo de las grandes bases de datos digitales, hay mucha información disponible que, aunque debe ser sometida a un control de calidad (Jiménez-Valverde et al., 2010), podría usarse para generar predicciones a gran escala. Así, las regiones de baja favorabilidad ambiental delimitadas con estos modelos, y definidas individualmente para cada especie, no serían recomendables para realizar traslocaciones, reintroducciones o conservación estricta, pero sí adecuadas para la planificación territorial de las actividades más impactantes. En el caso concreto del PNI, y para la mayoría de las especies analizadas, los sitios de baja favorabilidad, se ubican en el extremo sudeste del Parque (ver Material Suplementario). En la creación de áreas protegidas, si el objetivo principal es la protección de una o pocas especies, este procedimiento podría permitir una selección más adecuada de los límites o las áreas núcleo.

Con base en nuestros resultados y habiendo utilizado el método más generalizado y fácil de usar para modelar distribuciones de especies, junto con las bases de datos más

accesibles de registros biológicos y variables bioclimáticas, concluimos que el uso conjunto de los datos de distribución existentes a gran escala y este tipo de técnicas de modelización poseen una utilidad parcial para tomar decisiones de conservación a la escala de las áreas naturales protegidas, pudiéndose usar para discriminar aquellas zonas que tienen una baja probabilidad de albergar poblaciones. Resulta un recurso válido para grupos biológicos y regiones donde la relación entre la favorabilidad ambiental y la abundancia haya sido verificada previamente, aunque su fiabilidad esté por detrás de mejores métodos, aunque más complejos, como son i) las medidas directas de abundancia y/o ii) los modelos de nicho que incluyan ausencias verdaderas, uso del suelo y datos de hábitat a la escala adecuada.

Bibliografía

Abril, V. V. y J. M. B. Duarte. 2008. *Mazama nana*. *In* IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. www.iucnredlist.org; última consulta: 1.III.2011.

Anderson, S. 1997. Mammals of Bolivia: Taxonomy and distribution. Bulletin of the American Museum of Natural History 231.

Aragón, P., A. Baselga y J. M. Lobo. 2010. Global estimation of invasion risk zones for the western corn rootworm *Diabrotica virgifera virgifera*: integrating distribution models and physiological thresholds to assess climatic favourability. Journal of Applied Ecology 47:1026-1035.

Aranda, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. CONABIO, Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México. 212 p.

Arispe, R., C. Venegas y D. Rumiz. 2008. Abundancia y patrones de actividad del mapache (*Procyon cancrivorus*) en un bosque chiquitano de Bolivia. Mastozoología Neotropical 15(2):323-333.

Bangs, O. 1900. List of the mammals collected in the Santa Marta region of Colombia by W. W. Brown, Jr. Proceedings of the New England Zoölogical Club 1:87-102.

Barquez, R. M. y R. M. Barquez. 1997. Viajes de Emilio Budin. Mastozoología Neotropical, Publicación Especial 1:1-82.

Barquez, R. M., M. M. Díaz y R. A. Ojeda (eds.). 2006. Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución. SAREM. SM de Tucumán, Argentina. 356 p.

Beck-King, H., O. v. Helversen y R. Beck-King. 1999. Home range, population density, and food resources of *Agouti paca* (Rodentia: Agoutidae) in Costa Rica: A study using alternative methods. Biotropica 31(4):675-68

Bellehumeur, C. y P. Legendre. 1998. Multiscale sources of variation in ecological variables: modeling spatial dispersion, elaborating sampling designs. Landscape Ecology 13: 15-25.

Bocchiglieri, A. 2010. Mamíferos de médio e grande porte em uma área alterada no Cerrado: estrutura da comunidade, sobreposição de nicho e densidade. Tesis, Departamento de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília. Brasilia. 120 p.

Bolaños Citalán, J. E. y E. J. Naranjo. 2001. Abundancia, densidad y distribución de las poblaciones de ungulados en la cuenca del río Lacantún, Chiapas, México. Revista Mexicana de Mastozoología 5:45-57.

Brooks, D. M., R. E. Bodmer y S. Matola (comps.). 1997. Tapirs - Status Survey and Conservation Action Plan. (English, Spanish, Portuguese). IUCN/SSC Tapir Specialist Group, IUCN. Gland, Switzerland - Cambridge, UK. 164 p. http://www.tapirback.com/tapirgal/iucn-ssc/tsg/action97/cover.htm; última consulta: 11.IV.2011.

Brooks, T. M., R. A. Mittermeier, G. A. da Fonseca, J. Gerlach, M. Hoffmann, J. F. Lamoreux, C. G. Mittermeier, J. D. Pilgrim y A. S. Rodrigues. 2006. Global biodiversity conservation priorities. Science 313(5783):58-61.

Brown, J. y M. Lomolino. 1998. Biogeography. Sinauer Associates Inc. Sunderland, USA. 691 p.

Calderon-Franco, D. 2006. Study of the foraging ecology and behavior of the Cerulean Warbler (*Dendroica cerulea*) in the Western Andes of Antioquia, Colombia. (2005-2006 Wintering Season). Instituto de Biología, Universidad de Antioquia. Medellin, Colombia. 16 p. http://www.srs.fs.usda.gov/egc/research/projects/SurveyRpts2006/D.Calderon%20-%20Cerulean%20Warbler%20Final%20Report.pdf; última consulta: 26.II.2013.

Calenge, C. y M. Basille. 2008. A general framework for the statistical exploration of the ecological niche. Journal of Theoretical Biology 252:674-685.

Carrillo, E., G. Wong y A. Cuaron. 2000. Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. Conservation Biology14:1580-1591.

Casler, C., E. E. Esté y H. M. Pardo. 1994. Breeding of the Greather Flamingo in western Venezuela. Colon. Waterbirds 17:28-34.

CERAN. 2006. Relatório de Meio Biótico - Julho a Setembro de 2006. *In* Relatório - 3° Trimestre 2006. Cia. Energética Rio das Antas (CERAN). Porto Alegre, Brasil. p. 255-344. http://www.ceran.com.br/upload/report/0_3-Tri_Meio_Biotico.pdf; última consulta: 14.VII.2010.

Chalukian, S. C. 1999. Cuadro de Situación de las Unidades de Conservación de la Selva Paranaense. FVSA. Buenos Aires, Argentina. 24 p.

Chebez, J. C. 2008. Los que se van. Tomo 3. Mamíferos. Ed. Albatros. Buenos Aires, Argentina. 336 p.

Chebez, J. C., J. Pereira; E. Massoia; A. G. Di Giacomo y S. Heinonen Fortabat. 2005. Mamíferos de la Reserva El Bagual. *In* Historia Natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Temas de Naturaleza y Conservación. Monografía de Aves Argentinas Nº 4, Di Giacomo, A. G. y S. F. Krapovickas (eds.). Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Alparamis S.A. Buenos Aires, Argentina. p. 467- 499.

Cherem, J. J., M. Kammers, I. R. Ghizoni-Jr y A. Martins. 2007. Mamíferos de médio e grande porte atropelados em rodovias do Estado de Santa Catarina, sul do Brasil. Biotemas 20(3):81-96.

Cherem, J. J., P. C. Simões-Lopes, S. Althoff y M. E. Graipel. 2004. Lista dos mamíferos do Estado de Santa Catarina, sul do Brasil. Mastozoología Neotropical 11(2):81-96.

Cruz, P. 2012. Densidad, uso del hábitat y patrones de actividad diaria del tapir (*Tapirus terrestris*) en el Corredor Verde de Misiones, Argentina. Tesis, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Autónoma de Buenos Aires. 67 p.

De Angelo, C., A. Paviolo y M. Di Bitetti. 2011. Differential impact of landscape transformation on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*) in the Uper Paraná Atlantic Forest. Diversity and Distributions 17(3):422-436.

De Angelo, C., A. Paviolo, Y. Di Blanco y M. Di Bitetti. 2008. Guía de huellas de los mamíferos de Misiones y otras áreas del Subtrópico de Argentina. Ed. del Subtrópico. S. M. de Tucumán, Argentina. 121 p.

Dennis, R. L. H., T. H. Sparks y P. B. Hardy. 1999. Bias in butterfly distribution maps: the effects of sampling effort. Journal of Insect Conservation 3:33-42.

Diamond, J. M. 1984. ‘‘Normal’’ extinctions of isolated populations. *In* Extinctions, M. H. Nitecki (ed.). University of Chicago Press. Chicago, USA. p. 191-246.

Di Bitetti, M. S., A. Paviolo y C. De Angelo. 2006. Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. Journal of Zoology 270(1):153-163.

Di Bitetti, M. S., A. Paviolo, C. D. De Angelo y Y. E. Di Blanco. 2008. Local and continental correlates of the abundance of a Neotropical cat, the ocelot (*Leopardus pardalis*). Journal of Tropical Ecology 24(2):189-200.

Di Bitetti, M. S., G. Placci y L. A. Dietz. 2003. Una visión de biodiversidad para la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná: Diseño de un paisaje para la conservación de la biodiversidad y prioridades para las acciones de conservación. WWF. Washington, D.C., USA. 156 p.

Dudley, N. (ed.). 2008. Directrices para la aplicación de las categorías de gestión de áreas protegidas. UICN. Gland, Suiza. 96 p. http://data.iucn.org/dbtw-wpd/edocs/PAPS-016-Es.pdf; última consulta: 1.VI.2011.

Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. McC. M. Overton, A. Townsend Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz y N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species’ distributions from occurrence data. Ecography 29:129-151.

Emmons, L. H. 1990. Neotropical rainforest mammals: a field guide. University of Chicago Press. Chicago, USA. 289 p.

Fithian, W. y T. Hastie. 2012. Statistical Models for Presence-Only Data: Finite-Sample Equivalence and Addressing Observer Bias. arXiv:1207.6950v2 [stat.AP]. 30 p.

Fracassi, N. G., P. A. Moreyra, B. Lartigau, P. Teta, R. Landó y J. A. Pereira. 2010. Nuevas especies de mamíferos para el Bajo Delta del Paraná y bajíos ribereños adyacentes, Buenos Aires, Argentina. Mastozoología Neotropical 17(2):367-373.

Fragoso, J. M. V. 1991. Effects of hunting on tapirs in Belize. *In* Neotropical Wildlife Use and Conservation, Robinson, J. G. y K. Redford (eds.). The University of Chicago Press. Chicago, USA. p. 154-173.

Franklin, J. 2009. Maping species distributions: Spatial inference and prediction. Cambridge Univiversity Press. Cambridge, UK. 338 p.

Gaston, K. J. 1994. Rarity. Chapman and Hall. London, UK. 120 p.

Geise, L., L. G. Pereira, D. E. P. Bossi y H. G. Bergallo. 2004. Pattern of elevational distribution and richness of non volant mammals in Itatiaia National Park and its surroundings, in Southeastern Brazil. Brazilian Journal of Biology 64:599-612.

Gil, G. y J. C. Chebez. 2001. Iguazú, el corazón del Corredor Verde. La gran selva que une tres naciones. National Geographic en Español 8(3):viii-xiii.

Giúdice, L. A. (dir.). 1988. Plan de Manejo del Parque Nacional Iguazú. Proyecto Planificación y Gestión de los Parques Nacionales (APN-FAO). Buenos Aires, Argentina. 231 p.

Guarino, E. S. G., A. M. Barbosa y J. L. Waechter. 2012. Occurrence and abundance models of threatened plant species: aplications to mitigate the impact of hydroelectric power dams. Ecological Modelling 230:22-33

Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters 8:993-1009.

Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling 135:147-186.

Guralnick, R. P., A. W. Hill y M. Lane. 2007. Towards a collaborative, global infrastructure for biodiversity assessment. Ecology Letters 10:663-672.

Gutiérrez, D., J. Harcourt, S. B. Díez, J. Gutiérrez Illán y R. J. Wilson. 2013. Models of presence–absence estimate abundance as well as (or even better than) models of abundance: the case of the butterfly *Parnassius apollo*. Landscape Ecology 28:401-413.

Haugaasen, T. y C. A. Peres. 2007. Vertebrate responses to fruit production in Amazonian flooded and unflooded Forests. Biodiversity and Conservation 16:4165-4190

Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. I. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology 25:1965-1978.

Hortal, J., A. Jiménez-Valverde, J. F. Gómez, J. M. Lobo y A. Baselga. 2008. Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species. Oikos 117:847-858.

Husson, A. M. 1978. The mammals of Suriname. E. J. Brill. Leiden, The Nederlands. 569 p.

IAP. 2008. Manual de rastros da selva Paranaense. Moro-Rios, RF, JE Silva-Pereira, PW Silva, M Moura-Britto y DN Marques Patrocínio (elab.). Instituto Ambiental do Paraná (IAP). Curitiba, Brasil. 70 p.

IUCN. 2008. Indicadores de seguimiento de la Biodiversidad: ¿Qué nos dice la Información sobre las especies? Comisión de Supervivencia de Especies, La Lista Roja de la UICN de Especies Amenazadas. Cambridge, UK. 2 p. http://cmsdata.iucn.org/downloads/indicator_factsheet_sp_final.pdf; última consulta: 2.V.2011.

Jayat, J. P., R. M. Barquez, M. M. Díaz y P. J. Martinez. 1999. Aportes al conocimiento de la distribución de los carnívoros del noroeste de Argentina. Mastozoología Neotropical 6:15-30.

Jiménez-Valverde, A. 2011. Relationship between local population density and environmental suitability estimated from occurrence data. Frontiers of Biogeography 3(2):59-61.

Jiménez-Valverde, A., F. Diniz, E. B. Azevedo y P. A. V. Borges. 2009a. Species distribution models do not account for abundance: the case of arthropods on Terceira Island. Annales Zoologici Fennici 46:451-464.

Jiménez-Valverde, A., Y. Nakazawa, A. Lira-Noriega y A. Peterson. 2009b. Environmental correlation structure and ecological niche model projections. Biodiversity Informatics 6(1):28-35.

Jiménez-Valverde, A., A. Lira-Noriega, A. T. Peterson y J. Soberón. 2010. Marshalling existing biodiversity data to evaluate biodiversity status and trends in planning exercises. Ecological Research 25:947-957.

Jorge, M. C. L. 2007. Avaliação de qualidade de fragmentos de cerrado e floresta semidecídua na região da bacia do rio Mogi-Guaçú com base na ocorrência de carnívoros. Tesis, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. São Paulo. 126 p.

Jorge, M. S. P. y C. A. Peres. 2005. Population density and home range size of Red-Rumped Agoutis (*Dasyprocta leporina*) within and outside a natural Brazil nut stand in Southeastern Amazonia. Biotropica 37:317–321.

Kasper, C. B., F. D. Mazim, J. B. G. Soares, T. G. de Oliveira y M. E. Fabián. 2007. Composição e abundância relativa dos mamíferos de médio grande porte no Parque Estadual do Turvo, Rio Grande do Sul, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia 24(4):1087-1100.

Keuroghlian, A., D. P. Eaton y W. S. Longland. 2004. Area use by white-liped and collared peccaries (*Tayassu pecari* and *Tayassu tajacu*) in a tropical forest fragment. Biological Conservation 120:415-429.

Killeen, T. J. y T. S. Schulenberg (eds.). 1998. A biological assessment of Parque Nacional Noel Kempff Mercado, Bolivia. RAPWorking Papers 10. Conservation International. Washington D.C., USA. 372 p.

Kufner, M., D. Tamburini, L. Giraudo y V. Briguera . 2005. Conservación de mastofauna en fragmentos de bosque chaqueño en la región de Mar Chiquita (Córdoba, Argentina). Ecología Aplicada 4(1,2):53-58.

Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. The American Naturalist 142:911-927.

Lawrence, M. A. 1993. Catalog of recent mammal types in the American Museum of Natural History. Bulletin of the American Museum of Natural History 217.

Lim, B. K., M. D. Engstrom, H. H. Genoways, F. M. Catzeflis, K. A. Fitzgerald , S. L. Peters, M. Djosetro, S. Brandon y S. Mitro. 2005. Results of the Alcoa Foundation-Suriname Expeditions. XIV. Mammals of Brownsberg Nature Park, Suriname. Annals of Carnegie Museum 74(4):225-274.

Layne, J. N. y D. Glover. 1977. Home range of the Armadillo in Florida. Journal of Mammalogy 58(3):411-413

Lobo, J. M., A. Jiménez-Valverde y J. Hortal. 2010. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. Ecography 33:103-114.

Mares, M. A., R. M. Barquez, J. K. Braun y R. A. Ojeda. 1996. Observations on the mammals of Tucumán Province, Argentina. I. Systematics, distributions, and ecology of the Didelphimorphia, Xenarthra, Chiroptera, Primates, Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla, and Lagomorpha. Annals of Carnegie Museum 65(2):89-152.

Martín, G. 2012. Informe estadístico sobre la actividad turística en las áreas protegidas (2003-2011). Dirección de Aprovechamiento de Recursos. Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina. 8 págs.

Martínez-Meyer, E., D. Díaz-Porras, A. T. Peterson y C. Yañez-Arenas. 2013. Ecological niche structure and rangewide abundance patterns of species. Biology Letters 9(1): 20120637. doi: 10.1098/rsbl.2012.0637.

Martins, J. R., E. L. Salomão, R. L. Doyle, V. Onofrio, D. M. Barros-Battesti y M. M. Guglielmone. 2007. *Haemaphysalis juxtakochi* Cooley, 1946 (Acari: Ixodidae) parasitizing *Mazama nana* (Hensel, 1872) (Artiodactyla: Cervidae) in the State of Rio Grande do Sul. Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária 16(3):171-173.

McKinney, M. L. 1997. Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views. Annual Review of Ecology and Systematics 28:495-516.

Medici, E. P. 2010. Assessing the viability of Lowland Tapir populations in a fragmented landscape. Tesis, Durrell Institute of Conservation and Ecology (DICE), University of Kent. Canterbury. 276 p.

Naidoo, R. y T. H. Ricketts. 2006. Maping the economic costs and benefits of conservation. PLoS Biology 4(11):2153-2164.

Nielsen, S. E., C. J. Johnson, D. C. Heard y M. S. Boyce. 2005. Can models of presence-absence be used to scale abundance? Two case studies considering extremes in life history. Ecography 28:197-208.

Nigro N. A. y N. Lodeiro Ocampo. 2009. Atropellamiento de Fauna Silvestre en las Rutas de la Provincia de Misiones, Argentina. Análisis y Propuestas Preliminares para Minimizar su Impacto. Reportes Tigreros. Serie Conservación 2. Red Yaguareté. Buenos Aires, Argentina. 12 p.

www.redyaguarete.org.ar/campanas/rutasmisiones/reporte.html; última consulta: 21.IX.2009.

Noss, A. J. y R. L. Cuéllar. 2008. La sostenibilidad de la cacería de *Tapirus terrestris* y de *Tayassu pecari* en la tierra comunitaria de origen Isoso: el modelo de cosecha unificado. Mastozoología Neotropical 15(2):241-252.

Oliveira Porfirio, G. 2009. Ecologia alimentar da onça-pintada (*Panthera onca*) na sub-regiao do Pantanal de Miranda, MS. Tesis, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. Campo Grande. 87 p.

Olson, D. M. y E. Dinerstein. 2002. The Global 200: Priority Ecoregions for Global Conservation. Annals of the Missouri Botanical Garden 89:199-224.

Paviolo, A., C. D. De Angelo, Y. E. Di Blanco y M. S. Di Bitetti. 2008. Jaguar population decline in the Uper Paraná Atlantic Forest of Argentina and Brazil. Oryx 42:554-561.

Paviolo, A., Y. E. Di Blanco, C. D. De Angelo y M. S. Di Bitetti. 2009. Protection affects the abundance and activity patterns of pumas in the Atlantic Forest. Journal of Mammalogy 90(4):926-934.

Pearce, J. y S. Ferrier. 2001. The practical value of modelling relative abundance of species for regional conservation planning: a case study. Biological Conservation 98:33-43.

Perez da Silveira, C. F., K. S. Jardineiro, I. A. Martins y M. D. Bitencourt. 2009. Análise da qualidade das matas riparias para mamíferos, utilizando um fragmento de cerrado do estado de São Paulo, sensoriamento remoto e campo. *In* Anais XIV Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto, 25-30 abril 2009. INPE. Natal, Brasil. p. 5451-5458.

http://marte.dpi.inpe.br/col/dpi.inpe.br/sbsr%4080/2008/11.17.17.41.43/doc/5451-5458.pdf; última consulta: 13.VII.2010.

Peterson, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, R. P. Anderson, M. Nakamura, E. Martínez-Meyer y M. B. Araújo. 2011. Ecological niches and geographical distributions. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 328 p.

Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling 190:231-259. www.cs.princeton.edu/schapire/maxent/

Pimm, S. L., H. L. Jones y J. Diamond. 1988. On the risk of extinction. The American Naturalist 132:757-785.

Pitman, N., C. Vriesendorp y D. Moskovits (eds.). 2003. Perú : Yavarí. Rapid Biological Inventories Report 11. The Field Museum. Chicago, USA. 106 p.

Placi, G. y M. Di Bitetti. 2005. Situación ambiental en la ecorregión del bosque Atlántico del alto Paraná (selva paranaense). *In* La situación ambiental argentina, Brown, A., U. Martinez Ortiz, M. Acerbi y J. Corcuera (eds.). FVSA. Buenos Aires, Argentina. p. 197-225. http://www. vidasilvestre.org.ar/descargables/libro_imperdible/ selva%20paranaense.pdf ; última consulta: 27.II.2013.

Polanía, J., A. Santos-Martínez, J. E. Mancera-Pineda y L. Botero Arboleda. 2001. The Coastal Lagoon Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *In* Coastal marine ecosystems of Latin America. Ecological Studies Vol. 144, Seeliger, U. y B. Kjerfve (eds.). Springer-Verlag. Berlin, Germany. p. 33-45.

Purvis, A., M. Cardillo, R. Grenyer y B. Collen. 2005. Correlates of extinction risk: phylogeny, biology, threat and scale. *In* Phylogeny and conservation, Purvis, A., J. L. Gittleman y T. Brooks (eds.). Cambridge University Press. Cambridge, UK. p. 295-316.

Rey, N., D. Varela, C. Arienti, G. Zurita, A. Foletto, R. Becerra Serial, A. Vivaldi, M. P. Isola Goyetche, A. Gatto, G. Carbó y F. Foletto. 2003. Proyecto Corredor Verde Urugua-í:

Conservando un corredor de biodiversidad entre los parques provinciales Urugua-í y G. H. Foerster, Misiones, Argentina. Informe Final 2003. Conservación Argentina. Buenos Aires, Argentina. 101 p. http://www.conservacion.org.ar/archivos/Informe-2002-2003.pdf ; última consulta: 13.VII.2010.

Reyna-Hurtado, R. y G. W. Tanner. 2007. Ungulate relative abundance in hunted and non-hunted sites in Calakmul Forest (Southern Mexico). Biodiversity and Conservation 16(3):743-756.

Ríos-Uzeda, B., R. B. Wallace, H. Araníbar y C. Veitch. 2001. Evaluación de mamíferos medianos y grandes en el bosque semideciduo del alto Tuichi (PN y ANMI Madidi, Depto. La Paz). Ecología en Bolivia 36:31-38.

Rocha, E. C., E. Silva, S. V. Martins y F. C. Cardoso Barreto. 2006. Evaluación estacional de la riqueza y abundancia de especies de mamíferos en la Reserva Biológica Municipal "Mário Viana", Mato Grosso, Brasil. Revista de Biología Tropical 54(3):879-888.

Rocha-Mendes, F., S. B. Mikich, J. Quadros y W. A. Pedro. 2010. Feeding ecology of carnivores (Mammalia, Carnivora) in Atlantic Forest remnants, Southern Brazil. Biota Neotropica 10(4):21-30.

Rodrigues, A. S., R. D. Gregory y K. J. Gaston. 2000. Robustness of reserve selection procedures under temporal species turnover. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 267(1438):49-55.

Romo, H., M. L. Munguira y E. García–Barros. 2007. Area selection for the conservation of butterflies in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. Animal Biodiversity and Conservation 30(1):7-27.

Rumiz, D. I., C. F. Eulert y R. Arispe. 1998. Evaluación de la diversidad de mamíferos medianos y grandes en el Parque Nacional Carrasco (Cochabamba-Bolivia). Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental 4:77-90.

Sánchez-Fernández, D., J. M. Lobo, y O. L. Hernández-Manrique. 2011. Species distribution models that do not incorporate global data misrepresent potential distributions: a case study using Iberian diving beetles. Diversity and Distributions 17(1):163-171.

Schittini, A. E. D. F. B. (2009). Mamíferos de médio e grande porte no Cerrado mato-grossense: Caracterização geral e efeitos de mudanças na estrutura da paisagem sobre a comunidade. Tesis, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília. Brasilia. 154 p.

Simonetti, J. A. y I. Huareco. 1999. Uso de huellas para estimar diversidad y abundancia relativa de los mamíferos de la Reserva de la Biósfera - Estación Biológica del Beni, Bolivia. Mastozoología Neotropical 6(2):139-144

Soberón, J. y A. T. Peterson. 2004. Biodiversity informatics: Managing and aplying primary biodiversity data. Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences 359:689-698.

Soberón, J. y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. Biodiversity Informatics 2:1-10.

Soria, A. y S. Fabri. 2012. Introducción al conocimiento de las huellas de los mamíferos misioneros. *In* Los mamíferos silvestres de la provincia de Misiones, Argentina, Massoia, E., J. C. Chebez y A. Bosso. Ed. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Buenos Aires, Argentina. p. 491-509.

Taber, A. B. y W. L. R. Oliver. 1993. Review of priorities for conservation action and future research on neotropical peccaries. Chapter 2.6. *In* Pigs, Peccaries, and Hipos. Status Survey and Conservation Action Plan, Oliver, W. L. R. (ed.). IUCN/SSC Pigs and Peccaries Specialist Group, IUCN/SSC Hipo Specialist Group. p. 61-68. http://data.iucn.org/dbtw-wpd/edocs/1993-055.pdf; última consulta: 2.V.2011.

Tobler, M. W., S. E. Carrillo-Percastegui, R. Leite Pitman, R. Mares y G. Powell. 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large-and medium-sized terrestrial rainforest mammals. Animal Conservation 11(3):169-178.

Tôrres, N. M., P. De Marco Jr., T. Santos, L. Silveira, A. T. de Almeida Jácomo y J. A. F. Diniz-Filho. 2012. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. Diversity and Distributions 18(6):615-627.

Valenzuela-Galván, D., H. T. Arita y D. W. Macdonald. 2008. Conservation priorities for carnivores considering protected natural areas and human population density. Biodiversity and Conservation 17:539-558

VanDerWal, J., L. P. Shoo, C. N. Johnson y S. E. Williams. 2009. Abundance and the environmental niche: environmental suitability estimated from niche models predicts the uper limit of local abundance. The American Naturalist 174:282-291.

Voss, R. S., D. P. Lunde y N. B. Simmons. 2001.The mammals of Paracou, French Guiana: A Neotropical lowland rainforest fauna - part 2. Nonvolant species. Bulletin of the American Museum of Natural History 263.

Wallace, R. B. 1999. Transectas lineales: recomendaciones sobre diseño, práctica y análisis. Seccion VI. *In* Técnicas de investigación para el manejo de fauna silvestre. Un manual del curso dictado con motivo del III Congreso Internacional sobre Manejo de Fauna Silvestre en la Amazonía, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. Documento Técnico 82/1999. Contrato USAID: 511-0621-C-00-3027, Painter, L., D. Rumiz, D. Guinart, R. Wallace, B. Flores y W. Townsend (Instr.). Chemonics International, USAID/Bolivia. Santa Cruz, Bolivia. p. 1-14.

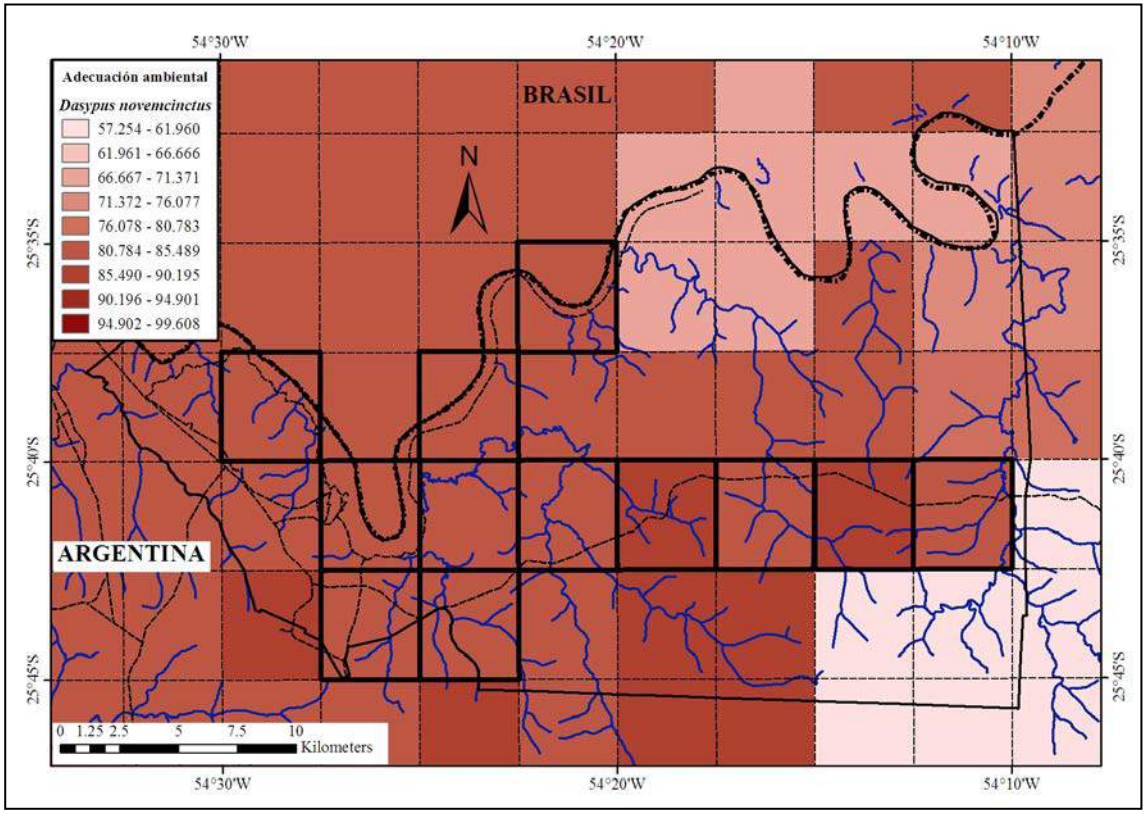
Wallace, R. B., H. Lopez-Strauss, N. Mercado y Z. R. Porcel. 2013. Base de Datos sobre la Distribución de los Mamíferos Medianos y Grandes de Bolivia. Wildlife Conservation Society. La Paz, Bolivia. DVD Interactivo.

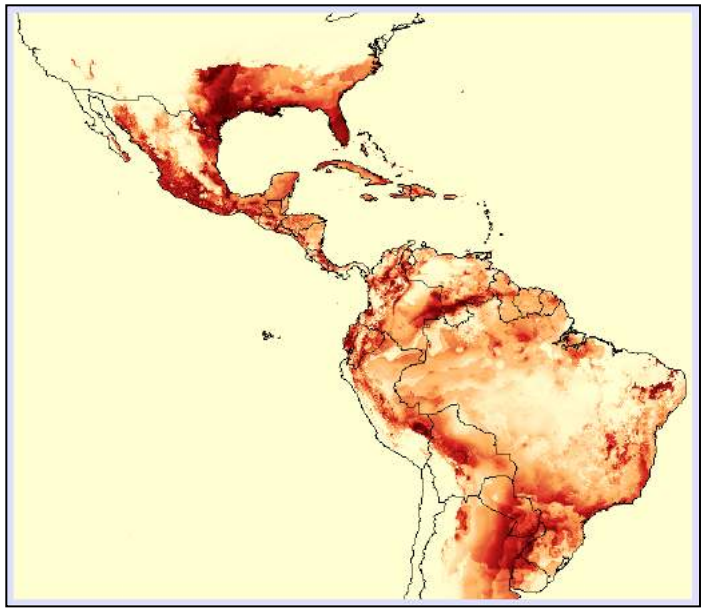
Yañez-Arenas, C., E. Martínez-Meyer, S. Mandujano y O. Rojas-Soto. 2012. Modelling geographic patterns of population density of the White-tailed deer in Central México by implementing ecological niche theory. Oikos 121(12):2081-2089.

Yañez-Arenas, C., Guevara, R., Martínez-Meyer, E., Mandujano, S. y J. M. Lobo. 2014. Predicting species abundances from occurrence data: effects of sample size and bias. Ecological Modelling 294:36-41.

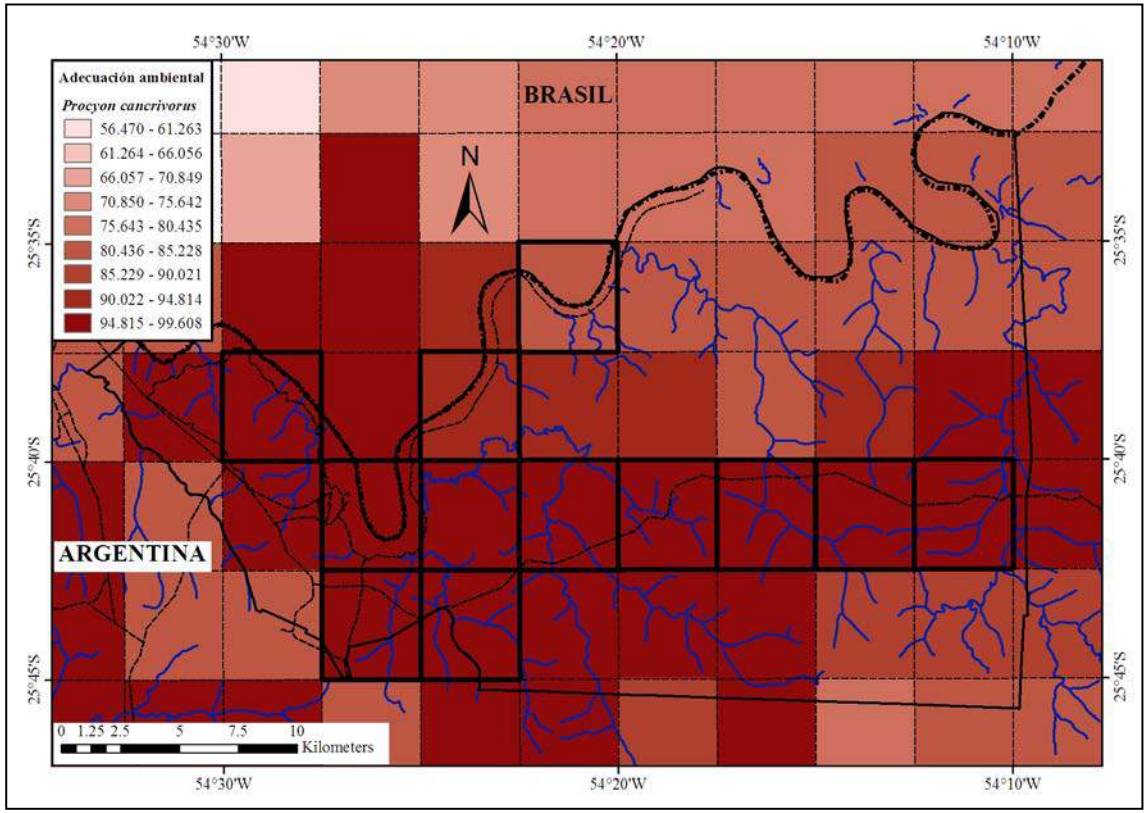
Zapata-Rios, G., E. Araguillin y J. P. Jorgenson. 2006. Caracterización de la comunidad de mamíferos no voladores en las estribaciones orientales de la Cordillera del Kutukú, Amazonía Ecuatoriana. Mastozoología Neotropical 13(2):227-238.

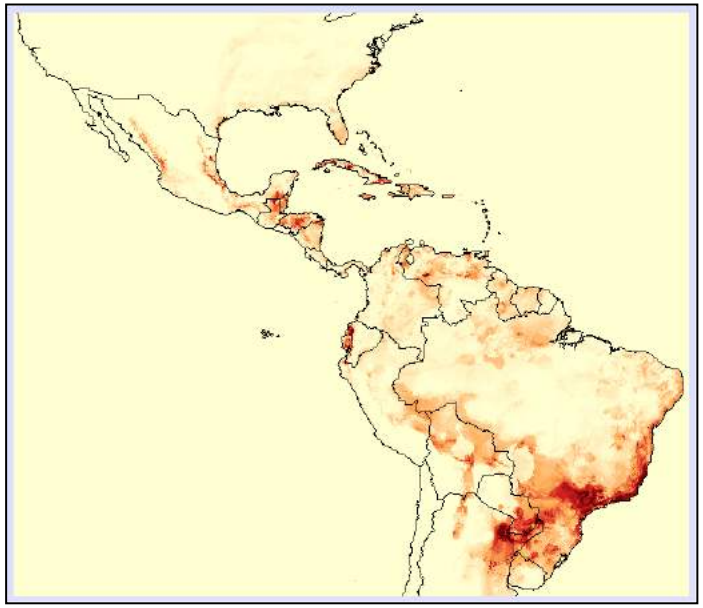
Material suplementario



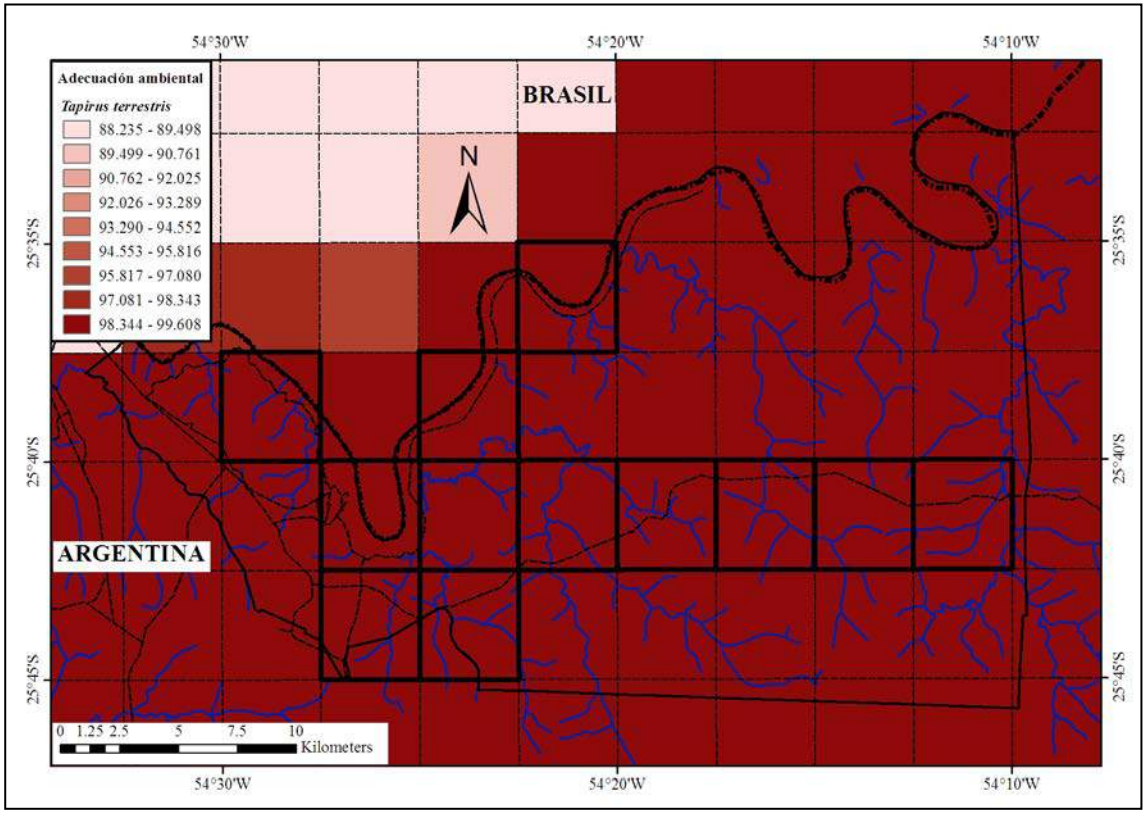


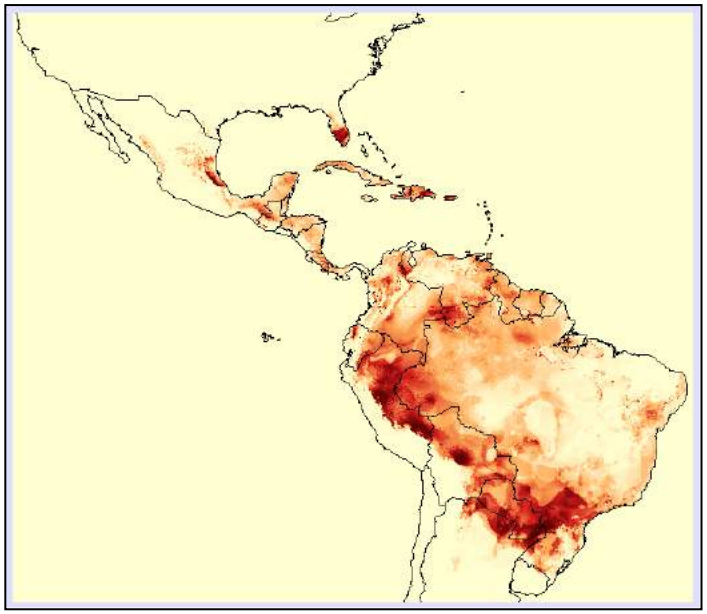
Mapas de favorabilidad ambiental de *Dasypus novemcinctus*, en el PN Iguazú y en toda su área de distribución.



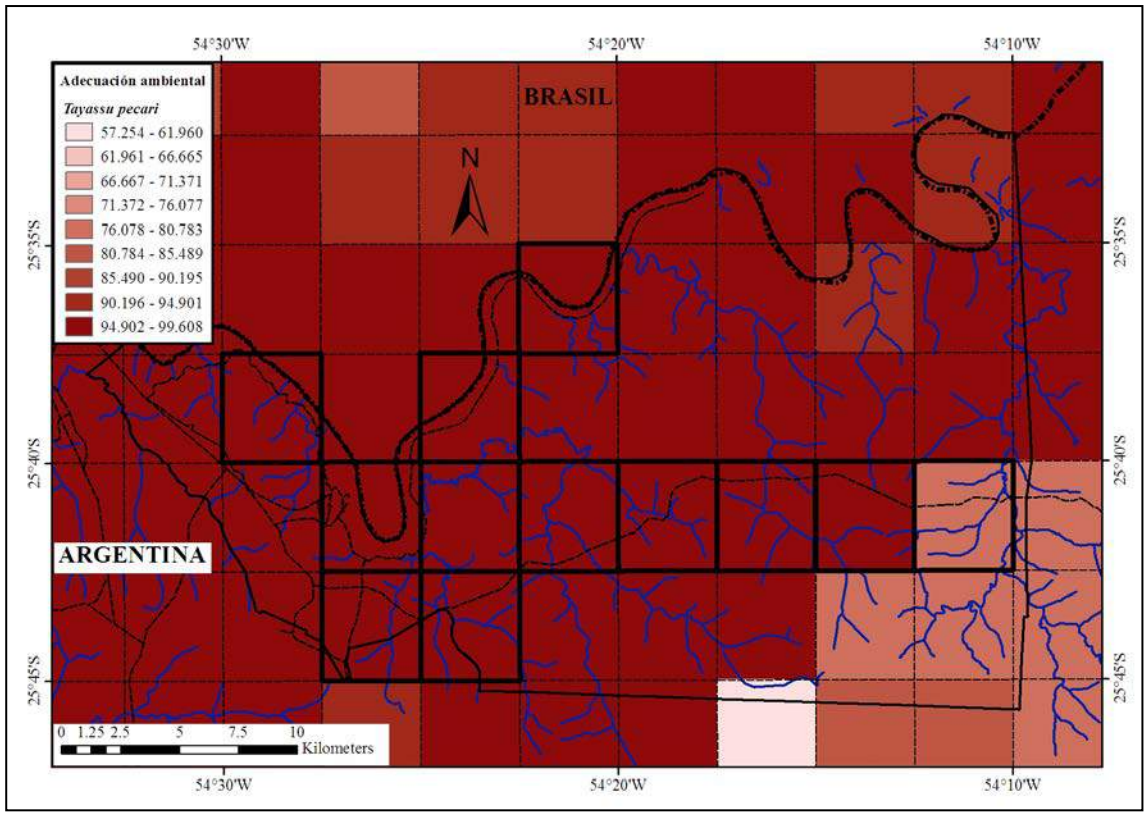


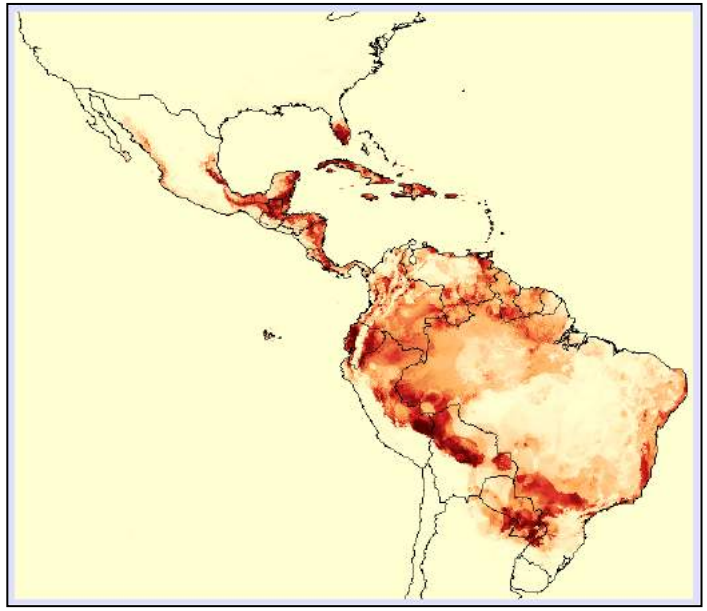
Mapas de favorabilidad ambiental de *Procyon cancrivorus*, en el PN Iguazú y en toda su área de distribución.



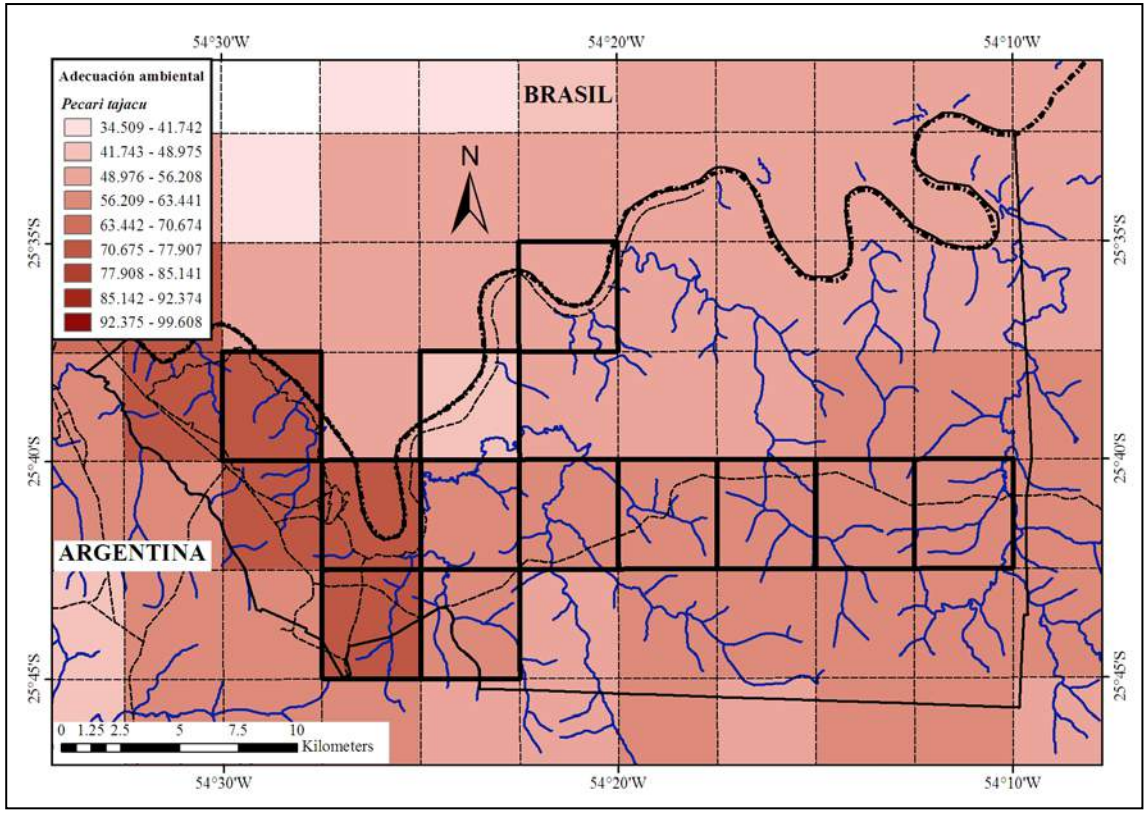


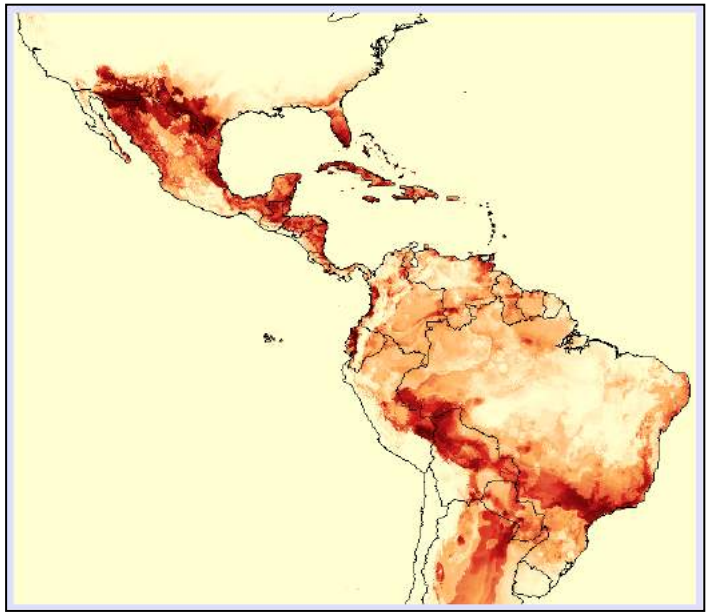
Mapas de favorabilidad ambiental de *Tapirus terrestris*, en el PN Iguazú y en toda su área de distribución.



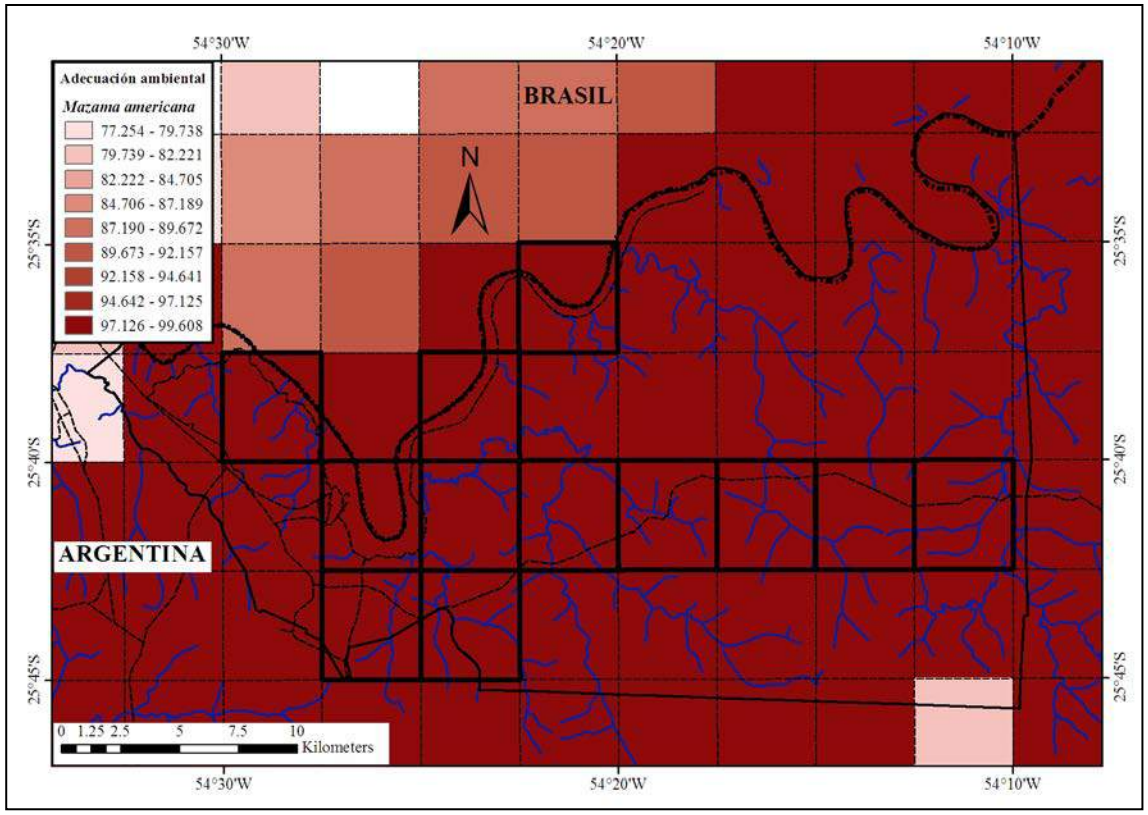


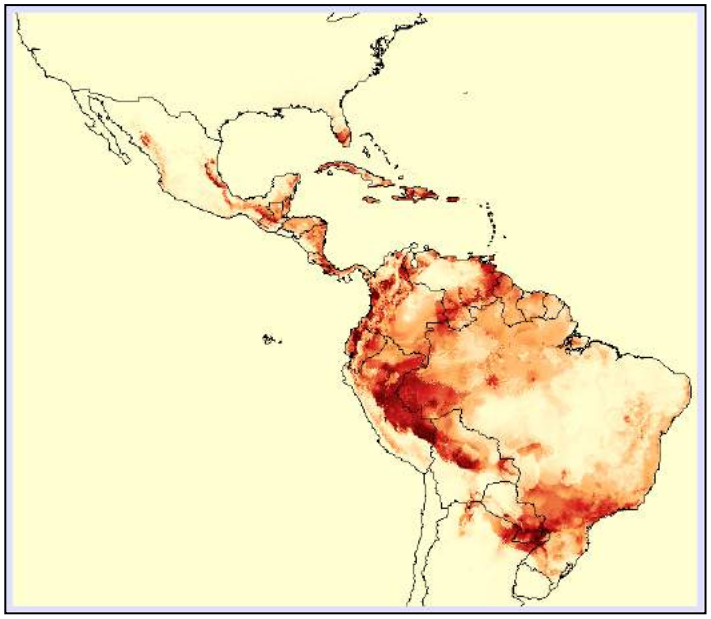
Mapas de favorabilidad ambiental de *Tayassu pecari*, en el PN Iguazú y en toda su área de distribución.



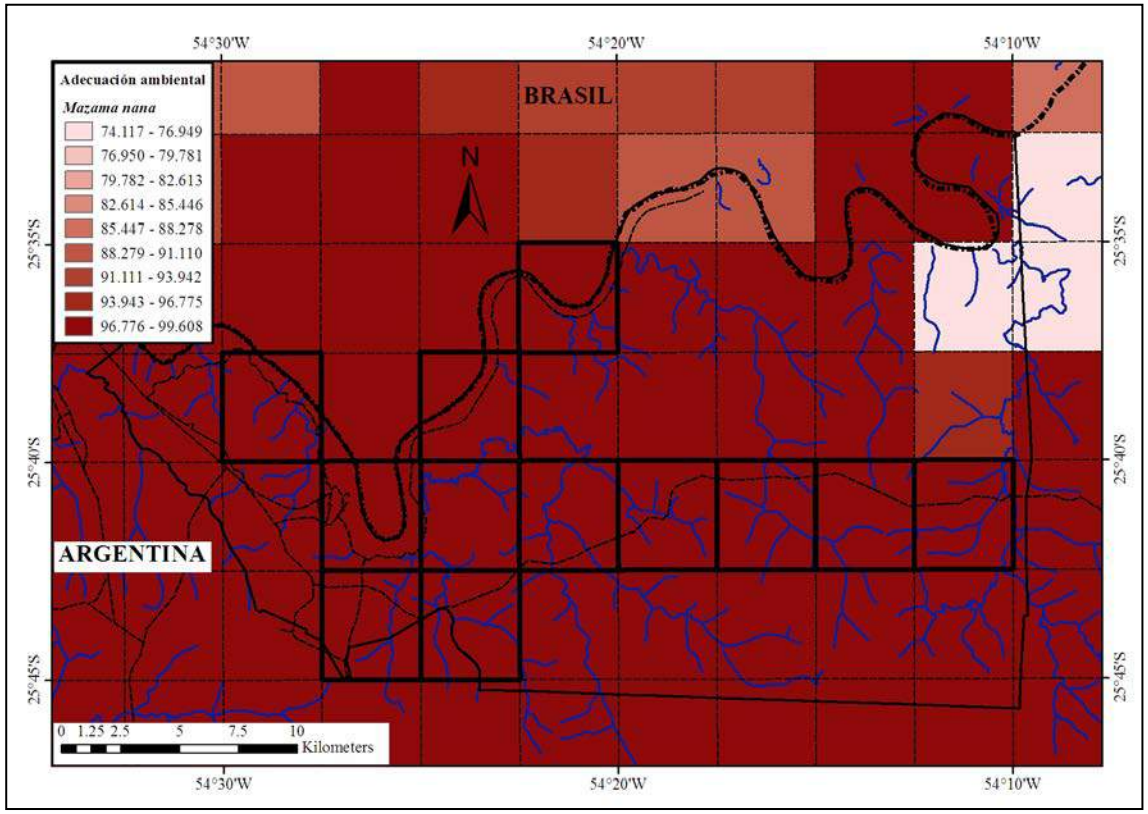


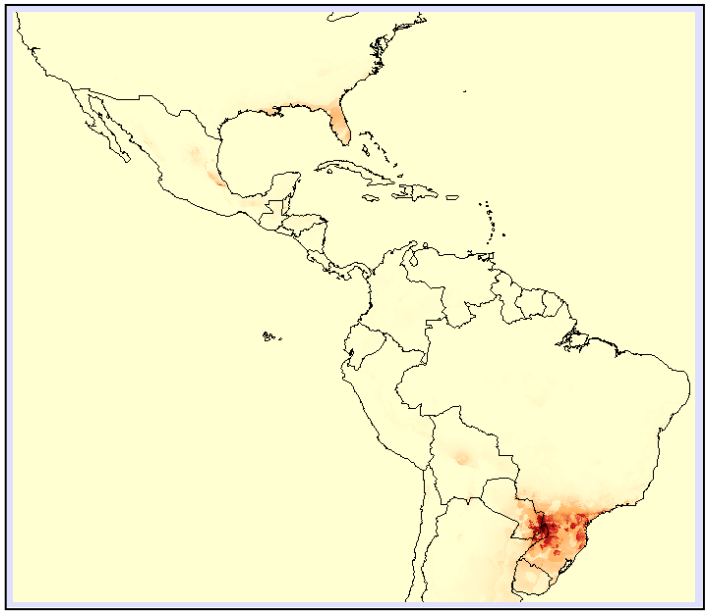
Mapas de favorabilidad ambiental de *Pecari tajacu*, en el PN Iguazú y en toda su área de distribución.



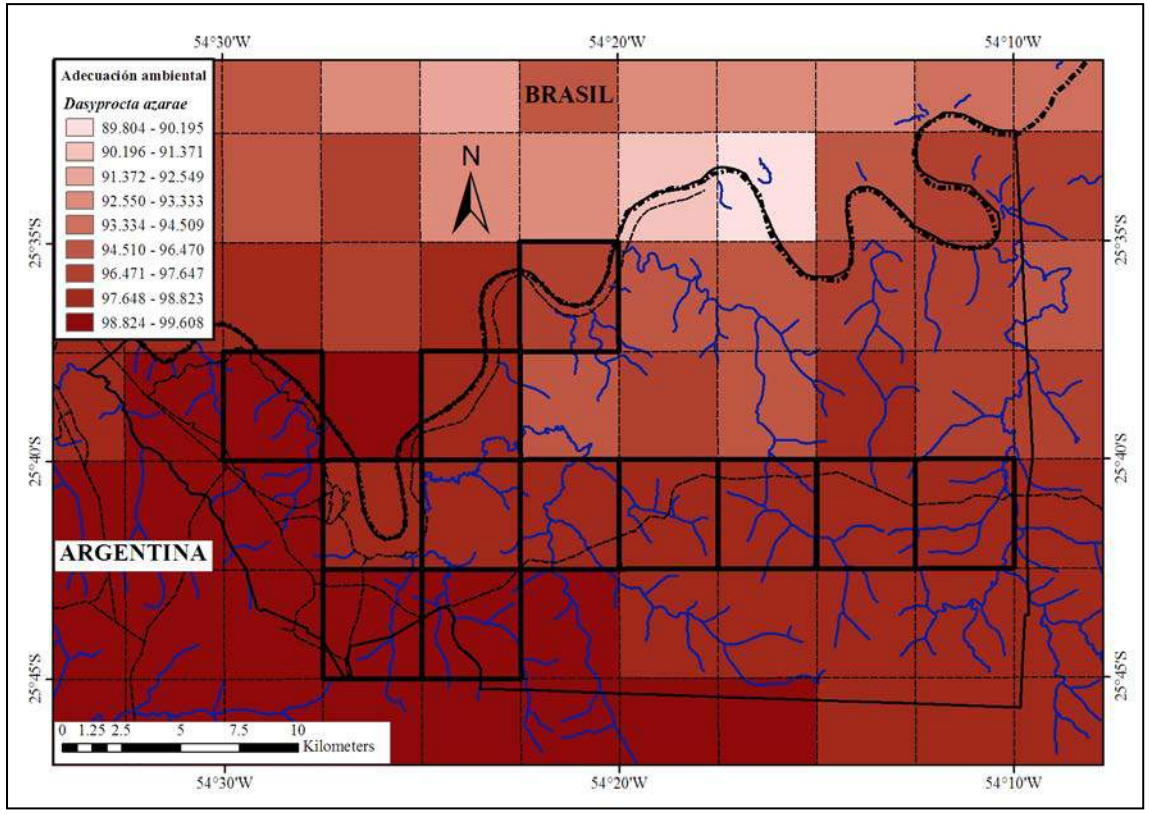


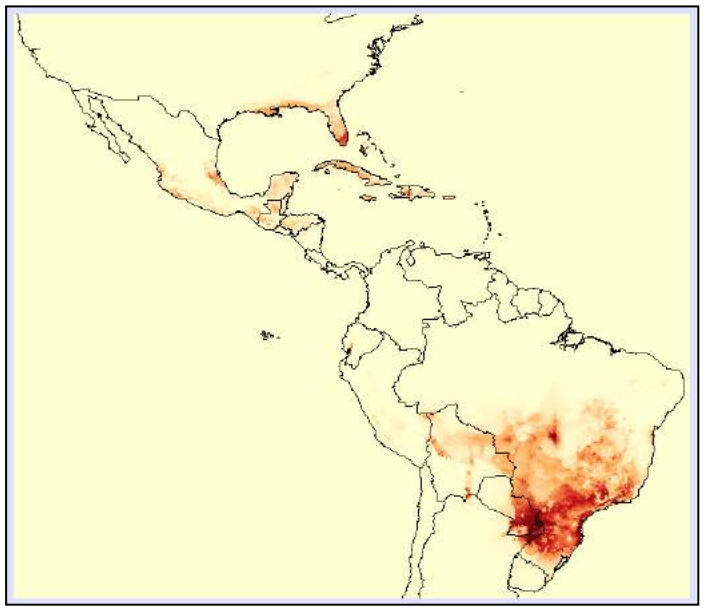
Mapas de favorabilidad ambiental de *Mazama americana*, en el PN Iguazú y en toda su área de distribución.



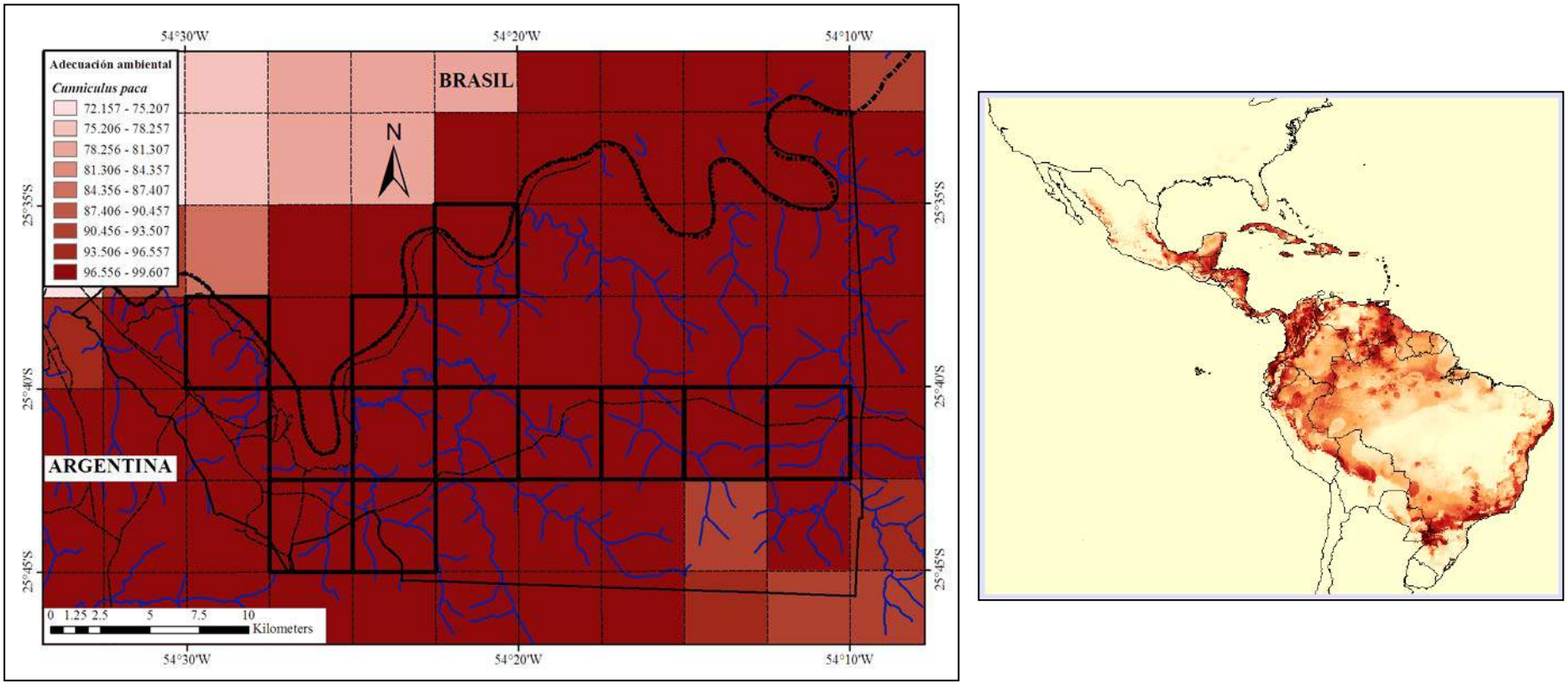


Mapas de favorabilidad ambiental de *Mazama nana*, en el PN Iguazú y en toda su área de distribución.





Mapas de favorabilidad ambiental de *Dasyprocta azarae*, en el PN Iguazú y en toda su área de distribución.



Mapas de favorabilidad ambiental de *Cunniculus paca*, en el PN Iguazú y en toda su área de distribución.

CAPÍTULO 5

RELACIÓN ENTRE VARIABLES AMBIENTALES DE ESCALA LOCAL Y ABUNDANCIAS

Introducción

Los modelos de distribución de especies (SDMs, del inglés Species Distribution Models) son cada vez más útiles en un amplio conjunto de disciplinas, incluyendo la ecología, la evolución, la biogeografía y la conservación (Guisan y Thuiller, 2005). Los SDMs asumen que las observaciones de presencia de las especies están determinadas por una respuesta inmediata de los individuos a variaciones ambientales, geográficas y/o temporales (Araújo y Pearson, 2005), utilizando así estas variables como predictores para estimar la probable distribución geográfica de los organismos. Los SDMs tratan así de identificar las condiciones ambientales favorables de las especies en las que podrían habitar individuos aún no registrados, asociando a estas localidades una probabilidad de presencia o una favorabilidad ambiental (Peterson et al., 1999). Sin embargo, la identificación de la presencia-ausencia de una especie en una localidad es, a menudo, una información de bajo valor para la planificación de estrategias de conservación (Williams y Araújo, 2000). Estimar la abundancia, densidad o cobertura es de mayor valor ya que permite realizar enfoques macro-ecológicos más precisos (Brown, 1984), ayuda a identificar tendencias poblacionales (Balmford et al., 2003) y a discriminar la ubicación de los enclaves de conservación que es necesario priorizar. De este modo, el uso de SDMs para la identificación de las áreas de mayor abundancia podría ayudar al mantenimiento de los procesos ecológicos, asegurando también el reconocimiento de aquellas áreas con capacidad de suministrar individuos a las regiones vecinas empobrecidas.

Un sustituto para evaluar las densidades de las especies podría basarse en las relaciones esperadas entre la probabilidad de aparición o favorabilidad ambiental de las especies y sus abundancias (Kunin, 1998; He y Gaston, 2000) pero como se expuso en el Capítulo 4 de esta tesis, la relación entre estas dos variables no es fácil de interpretar.

En un estudio que abarcó quince taxones de mamíferos en selvas tropicales de Guayana Francesa (Clement et al., 2014), se evaluó el comportamiento de distintos SDMs respecto de abundancias estimadas con base en encuestas. Se utilizaron como variables predictivas vegetación, unidades biogeográficas, altitud, precipitaciones e índice de perturbación. Encontraron las mejores predicciones con Maxent, que reflejó las abundancias de nueve de las especies, entre ellas el tapir (*Tapirus terrestris*), la corzuela colorada *(Mazama americana),* el coatí (*Nasua nasua*) y el agutí brasileño (*Dasyprocta leporina*). Los autores señalan los diferentes comportamientos de estos modelos según las especies, en su caso siendo menos útiles para algunos primates. Pero destacaron el valor de esta herramienta para diseñar corredores de conservación seleccionando especies con roles ecológicamente claves.

El conocimiento convencional sugiere que el impacto del turismo está localizado, debido a que los turistas prefieren visitar las zonas cercanas a las instalaciones establecidas (Priskin, 2003), y en consecuencia, la vida silvestre más alejada de las mismas es afectada mínimamente. Este es un importante paradigma de gestión que podría ser cuestionado en el futuro a medida que el número de turistas que visitan las áreas naturales en todo el mundo se duplique para el año 2020 (Christ et al., 2003), lo que plantea preocupaciones acerca de los grandes impactos ambientales a escala de actividades de recreación (por ejemplo, el desarrollo de la infraestructura, la transmisión de enfermedades, la invasión de especies no nativas, la reducción de la calidad del hábitat, etc.). Es importante destacar que el turismo se ha convertido en rentable para los países en desarrollo, dinamizando las economías locales y, en algunos países, generando ingresos para la conservación de las áreas protegidas (Sekercioglu, 2002; Christ et al., 2003; pero véase Kiss, 2004). Por ejemplo, el turismo está contribuyendo entre el 3% y el 25% al Producto Interior Bruto de los países en

desarrollo en todo el mundo (Díaz Benavides y Pérez-Ducy, 2001). Por lo tanto, los gerentes se enfrentan al desafío de encontrar estrategias que promuevan la convivencia entre los seres humanos y la fauna silvestre. En última instancia, el objetivo es aumentar las posibilidades de observación de la fauna, sin erosionar la integridad ecológica de las áreas protegidas (Blumstein et al., 2005).

Estudios anteriores han demostrado que los efectos de turistas en la vida silvestre pueden desencadenar respuestas de comportamiento a corto plazo (Frid y Dill, 2002), modificar el riesgo de depredación (Webb y Blumstein, 2005), reducir el rendimiento de reproducción (Beale y Monaghan, 2004; Müllner et al., 2004), influenciar en la selección del hábitat (Gill et al., 1996; Gutzwiller y Anderson, 1999), en la abundancia de la población (van der Zande et al., 1984; Miller et al., 1998), y modificar la estructura de la comunidad (Skagen et al., 1991; Gutzwiller, 1995; Fernández-Juricic, 2002). La mayoría de estos estudios se han llevado a cabo en el hemisferio norte, que ha experimentado un mayor volumen de visitantes que las áreas en el hemisferio sur. Sin embargo, el turismo viene aumentado considerablemente en el Hemisferio Sur recientemente, sobre todo en los hotspots de biodiversidad (Christ et al., 2003). En el PN Iguazú, la tendencia de crecimiento de la visita turística sigue el rumbo señalado (Martín, 2012) y actualmente resulta evidente la alta interacción entre algunas especies de fauna habituada a la presencia humana y los turistas, fomentada por el fácil acceso a la comida (no natural) que proveen los visitantes y la infraestructura asociada (ofrecimiento directo de comida por parte del turista, arrebatos de la misma por parte de los animales, restos de comida arrojados al suelo, cestos de basura accesibles, restaurantes al aire libre, etc.). Este caso tiene, al menos, un gran efecto directo en el cambio de comportamiento para coatíes (*Nasua nasua*) y monos caí (*Sapajus nigritus*) entre los mamíferos medianos y grandes (Gil, obs. pers.). Otros efectos sobre el éxito

reproductivo, abundancia, enfermedades, etc. todavía no han sido profundamente estudiados.

Por lo tanto, para aumentar nuestra capacidad de predecir a gran escala los efectos a largo plazo del turismo y para diseñar estrategias de gestión adecuadas, es necesario evaluar respuestas de la población y de la comunidad a los visitantes en ecosistemas amenazados en partes del mundo que no tengan un largo historial de visitas de seres humanos (Heil et al., 2007).

Si bien las actividades dentro del PN Iguazú están restringidas al turismo (masivo pero puntual), la vigilancia y la investigación; también inciden fuertemente sobre algunas especies las vías de comunicación que lo atraviesan (rutas nacionales o internas, Varela et al., 2013; Gnazzo y Gil, 2016) y las actividades sobre los límites del área protegida que, seguramente, poseen un efecto borde y afectan a la conectividad con el entorno de manera diferencial. Estos efectos se producen sobre el PN Iguazú desde otras áreas naturales protegidas con el mismo ambiente y una categoría de manejo similar (aunque con un poco menos de vigilancia), así como desde el aeropuerto, zonas rurales y suburbanas. Recién se está estudiando el efecto de las plantaciones de pino en bordes de parches de Bosque Atlántico sobre los mamíferos (Dias, 2010) y escarabajos estercoleros (Peyras et al., 2013). Sin embargo, no se tiene idea sobre cuál es la incidencia de la infraestructura interna del parque y cual la del entorno, sobre las poblaciones de la flora y fauna que se pretende proteger.

Debido a que el PN Iguazú es muy homogéneo en cuanto a variables climáticas y topográficas, posiblemente estas influencias humanas tengan un rol sensible en la variación de las abundancias de muchas de estas especies. Otro factor que seguramente tiene importancia en este sentido es el micro-hábitat y los requisitos de escala muy fina, como sitios aptos para refugio, cría, dormideros, concentraciones de un recurso

alimenticio, etc. que no se abarcan en este trabajo, ya que requieren de un muestreo especialmente diseñado.

Existen muy pocos estudios en el Bosque Atlántico del Alto Paraná, que den cuenta de variables ambientales, medibles a la escala del PN Iguazú, que se relacionen con las abundancias de las especies de mamíferos. Sólo se cuenta con algunos datos de tipo de sotobosque para *Tapirus terrestris* (Cruz et al., 2014.) y de la distancia a posibles ingresos de cazadores furtivos para esta misma especie y para *Mazama americana* (Di Bitetti et al., 2008). En cuanto a la intensidad de uso, se puede señalar el efecto de la selección de caminos anchos por parte de *Panthera onca* y *Puma concolor* (Paviolo, 2010). El resto de las preferencias o influencias sobre las abundancias de las especies descriptas, son de una escala de paisaje, donde el PN Iguazú es uno de los sitios de muestreo, que se confrontan con otros del resto de la provincia, no comparables con el presente trabajo (Di Bitetti et al., 2008; Paviolo et al., 2009).

En otros sectores del complejo de eco-regiones del Bosque Atlántico, especialmente sobre la costa brasilera, hay más trabajos con estas especies de mamíferos que abordan la relación de sus abundancias y variables ambientales. Pueden mencionarse estudios para *Dasypus novemcinctus, Lontra longicaudis, Nasua nasua, Procyon cancrivorus, Tapirus terrestris, Mazama ssp., Cuniculus paca* y *Dasyprocta azarae* (Goulart et al., 2009; Cullen et al., 2000; Dias, 2010; Medici, 2010; Norris, 2014).

Complementariamente, este trabajo pretende realizar un aporte al conocimiento de factores que afectan a las presas del jaguar (*Panthera onca*) que es una especie “En peligro crítico” en Argentina (Ojeda et al., 2012) y posee un “Plan de acción para la conservación de la población de yaguareté del corredor verde de la provincia de Misiones”. Este plan prevé, como parte del programa de investigación y monitoreo:

"*monitorear las poblaciones de presas del yaguareté, especialmente de los ungulados (pecaríes, tapir y corzuelas), que constituyen la mayor parte de la biomasa consumida*" (Subcomisión Selva Paranaense para el Plan Estratégico Nacional de Conservación del Yaguareté, 2011).

Teniendo en cuenta todo lo anteriormente mencionado, los objetivos del presente trabajo son:

- Conocer las variables ambientales de escala local que influyen sobre la presencia y la abundancia de especies de mamíferos medianos y grandes en el PN Iguazú.
- Contar con elementos que contribuyan a la toma de decisiones para un mejor manejo del PN Iguazú y sus alrededores, teniendo en cuenta el incremento en el número de visitantes.
- Realizar un aporte al conocimiento de las preferencias de hábitat y abundancias relativas de algunas especies amenazadas en Argentina, a nivel global o con datos insuficientes para su evaluación y/o que son presas importantes del jaguar.

Materiales y métodos

Área de estudio:

El Parque Nacional Iguazú (676 km^2) se encuentra ubicado en el extremo noroeste de la provincia de Misiones (Argentina) (-25.53º, -25.76º latitud / -54.15º, -54.56º longitud) y se encuentra en la eco-región del Bosque Atlántico del Alto Paraná. No posee una estacionalidad climática muy marcada, no tiene una época de lluvias definida y la temperatura media invernal es sólo 6º C menor a la estival (Servicio Meteorológico Nacional, www.smn.gov.ar). Fue creado en 1934 y posee categorías de manejo muy restringidas, I y II de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, www.iucn.org), que no permiten el uso extractivo, la actividad ganadera, ni

los asentamientos humanos -Ley Nº 22.351- (Administración de Parques Nacionales, www.sib.gov.ar, www.parquesnacionales.gov.ar), condición que se cumple gracias a que este espacio posee un alto grado de vigilancia y control (Chalukian, 1999; Paviolo et al., 2009).

Datos de abundancia:

En el PN Iguazú se establecieron 11 unidades de muestreo seleccionadas entre las aproximadamente 36 celdas de 0.04º de lado (alrededor de 19 km^2) que existen en él y que fueron seleccionadas para un trabajo de modelización a esa escala (Capítulo 4). Las celdas elegidas fueron todas aquellas que geográficamente fueran capaces de albergar un transecto de 4 km de largo sobre un arroyo (2 m de ancho) y otro de 4 km de longitud (continuos o partidos) sobre un camino de tierra (1 m de ancho). Se procuró que los transectos tuvieran características similares de sustrato y visibilidad, realizándose en ellos los muestreos siempre al menos tres noches después de la última lluvia. Estos transectos fueron recorridos a pie en una única ocasión cada uno, siempre por el autor, durante el período comprendido entre enero de 2008 y mayo de 2010, registrando con GPS el recorrido y cada encuentro de un rastro (huella aislada o grupo ininterrumpido de huellas). Las huellas se determinaron utilizando diversas fuentes bibliográficas (Emmons, 1990; Simonetti y Huareco, 1999; Aranda, 2000; Soria y Fabri, 2006; De Angelo et al., 2008; IAP, 2008), así como comparando las huellas encontradas con aquellas provenientes de animales en cautiverio. Las huellas que ofrecieron dificultad en la determinación en campo fueron medidas y fotografiadas o dibujadas para, posteriormente, analizarlas en gabinete; se descartaron las de identidad dudosa (n =61 de un total de 1829 huellas). Así se obtuvieron numerosos datos de las siguientes especies: armadillo de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus* Linnaeus, 1758), nutria neotropical (*Lontra longicaudis* (Olfers), 1818), coatí (*Nasua nasua* (Linnaeus), 1758),

mapache cangrejero (*Procyon cancrivorus* (G. Cuvier) 1798), tapir *(Tapirus terrestris* (Linnaeus), 1758*),* pecarí de labios blancos *(Tayassu pecari* (Link), 1795*),* pecarí de collar *(Pecari tajacu* (Linnaeus), 1758*),* corzuela colorada *(Mazama americana* (Erxleben), 1777*),* corzuela enana (*Mazama nana* (Hensel), 1872), carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris* Linnaeus), 1766), paca (*Cuniculus paca* (Linnaeus), 1766), agutí de Azara (*Dasyprocta azarae* (Lichtenstein), 1823) y tapetí *(Sylvilagus brasiliensis* Linnaeus, 1758*).* Dependiendo de si existían grandes diferencias en la eficiencia entre los muestreos realizados en los transectos de arroyos y caminos, se usaron sólo los datos provenientes de los caminos o de los arroyos para el cálculo de la tasa de encuentro de cada especie, entendiendo como mayor eficiencia la presencia en más sitios de muestreo y la existencia de una mayor cantidad de encuentros (Tabla 1).

La tasa de encuentro (número de encuentros/km) puede ser considerada una medida substitutiva de la abundancia o densidad de cada una de las especies (Rumiz et al., 1998; Carrillo et al., 2000; Ríos-Uzeda et al., 2001; Rocha et al., 2006; Reyna-Hurtado y Tanner, 2007) con capacidad para ayudar en el monitoreo a largo plazo y la comparación entre diferentes áreas (Wallace, 1999). Estudios previos han demostrado que la tasas de encuentro de huellas de tapir norteño (*Tapirus bairdii*), *Tayassu pecari* y *Mazama americana* están positivamente correlacionadas con sus densidades poblacionales (Fragoso, 1991; Bolaños Citalán y Naranjo, 2001).

Para el presente trabajo los transectos de 4 km se dividieron en otros de 0.5 km, al objeto de obtener un mayor número de datos para relacionar con las variables y así reforzar la solidez de los modelos. Al definir los nuevos tramos de 0.5 km, se eliminaron varios tramos para que no quedaran contiguos, de modo que el número total de transectos analizados (n = 84 para caminos y n = 55 para los arroyos) fue menor que el número de transectos en que teóricamente podrían haberse subdividido (n = 88

transectos de 0.5 km = 11 transectos * 4 km/0.5 km) (Figuras 1 y 2; Tabla 1). El área de cada celda en la que se encontraba un transecto es la de un círculo de 250 m de radio (0.196 km^2), superficie mínima que puede contener a cada transecto.

Figura 1. Ubicación de las 84 celdas (0.196 km^2 c/u) que contienen los transectos realizados sobre caminos dentro del PN Iguazú.

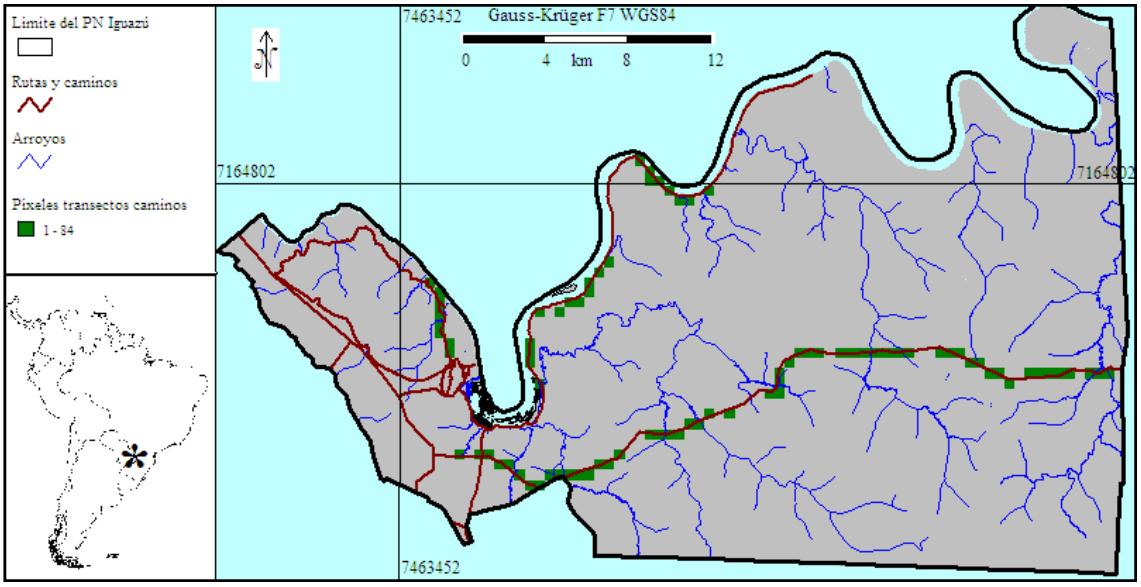
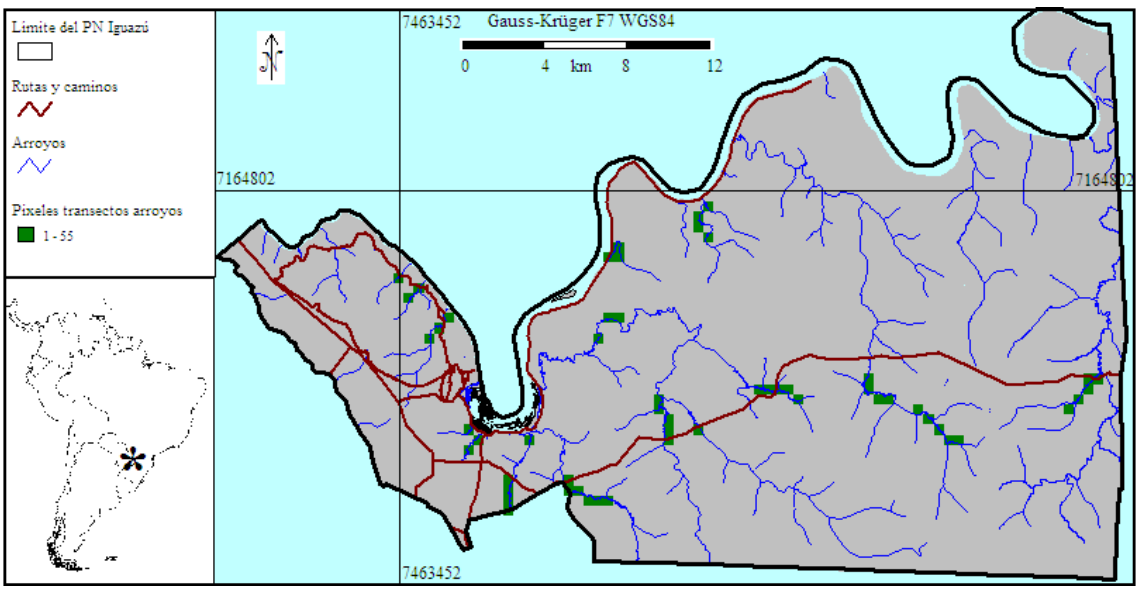


Figura 2. Ubicación de las 55 celdas (0.196 km^2 c/u) que contienen los transectos realizados sobre arroyos dentro del PN Iguazú.



En casi todos los casos (excepto en *L. longicaudis*), las áreas de acción de estas especies se superponen entre individuos, de modo que en un mismo transecto podrían registrase los rastros de varios ejemplares. De esta manera, la tasa de encuentro de rastros representa mejor la abundancia de individuos en aquellas especies con áreas de acción pequeñas (< 0.196 km^2 = superficie mínima de un círculo que contenga al transecto). Estos serían los casos de *Dasypus novemcinctus* (0.04 km^2), *Dasyprocta azarae* (sin datos, asumimos similar a *D. leporina*, 0.045 km^2), *Sylvilagus brasiliensis* (sin datos, asumimos pequeña por ser un herbívoro de 0,575 a 1,5 kg, Massoia et al., 2012) y *Cuniculus paca* (0.023 km^2) (Marcus, 1984 en Beck King et al., 1999; Jorge y Peres, 2005; Naidoo Ricketts, 2006). Para el resto de las especies, *Tayassu pecari* (18.71 km^2), *Pecari tajacu* (3.05 km^2), *Mazama americana* (0.33 km^2), *Mazama nana* (sin datos, asumimos similar a *M. americana*, 0.33 km^2), *Nasua nasua* (5.44 km^2), *Tapirus terrestris* (4.7 km^2), *Lontra longicaudis* (5.2 km lineales), *Procyon cancrivorus* (1.97 km^2), *Hydrochoerus hidrochaeris* (0.22 km^2) (Soini y Soini, 1992; Keuroghlian et al., 2004; Medici, 2010; Beisiegel y Mantovani, 2006; Arispe et al., 2008; Nakano-Oliveira et al., 2004; Quadros et al., 2002) (Tabla 1), las tasas de encuentro deben interpretarse como medidas de la intensidad de uso en vez de subrogados de la abundancia.

En este trabajo se han seleccionado aquellas especies más abundantes para estudiar los factores asociados con la variación de sus tasas de encuentro. Para ello debían cumplir con los siguientes criterios: i) poseer frecuencias (presencia en los distintos transectos) mayores a la mitad de los transectos de 4 km (6 o más), ii) evidenciar una relación entre el total de encuentros y la frecuencia igual o mayor a 1, iii) una frecuencia mínima del 25 % en los transectos de 0.5 km (transectos en caminos > 21, en arroyos > 14), y iv) más de 10 observaciones de presencia. Siguiendo estos

criterios, los mamíferos finalmente seleccionados fueron: *Dasypus novemcinctus*, *Procyon cancrivorus*, *Mazama americana*, *Mazama nana*, *Tapirus terrestris*, *Dasyprocta azarae* y *Cuniculus paca*. El total de rastros de estas especies utilizados en este estudio fue de 1541.

Tabla 1. Características de los transectos y áreas de acción definidas para cada especie según distintos autores. A = transecto realizado sobre arroyos, C = transecto realizado sobre caminos.

	T. terrestris	***P. cancrivorus***	***M. americana***	***M. nana***	***C. paca***	***D. novemcinctus***	***D. azarae***
Tipo de transecto	A	A	A	A	A	C	C
Cantidad de transectos	55	55	55	55	55	84	84
Área de acción (km^2)	4.7	2.0	0.3	0.3	0.2	0.1	0.0
Área de acción según	Medici, 2010	Arispe et al., 2008	Naidoo Ricketts, 2006	Naidoo Ricketts, 2006	Naidoo Ricketts, 2006	Layne y Glover, 1977	Jorge y Peres, 2005

Variables ambientales:

El PN Iguazú resulta muy homogéneo en cuanto al clima (rangos dentro de sus límites: temperatura media anual: 20-21º C; precipitación media anual: 1726-1769 mm) y altitud (125-350 msnm) (Administración de Parques Nacionales, Sistema de Información de Biodiversidad, www.sib.gov.ar) y las interpolaciones de datos climáticos existentes carecen de la resolución adecuada para actuar como predictores (ver, por ejemplo, Worldclim 1.4 (http://www.worldclim.org/ y Hijmans et al., 2005). Debido a ello y también a la carencia de registros de temperatura, precipitación o humedad relativa a la

resolución adecuada, no se utilizaron variables climáticas en los procesos de modelización utilizando, en cambio, 15 variables que reflejan la distancia de cada transecto a distintos usos del suelo o tipos de vegetación (características del hábitat). Salvo aclaraciones, las coberturas digitales en formato vectorial se obtuvieron del Sistema de Información para la Biodiversidad (SIB) Nodo NEA de la Administración de Parques Nacionales, los límites de áreas protegidas provinciales del Ministerio de Ecología y RNR de Misiones (Dirección de Procesamiento de Información Satelital y Cómputos – Dirección de Áreas Naturales Protegidas, 2005-2007) y los distintos usos del suelo de imágenes de Google Earth (Google Inc. 7.1.5.1557).

Presencia del Sistema Ecológico:

Se tomaron como referencia los Sistemas Ecológicos definidos por Srur et al. (2009) para el PN Iguazú. Los más extendidos son: el Sistema de lomas y zonas altas (con palmitales y selvas de altos y medias lomas); el Sistema de valles aluviales de arroyos internos (con ambientes de bajos) y el Sistema de la ribera y grandes islas del río Iguazú superior (con selvas de ribera del río Iguazú). Estas unidades están definidas para el área de Parque Nacional *sensu stricto*, por lo que para completar la cobertura sobre la zona de Reserva Nacional se realizó una clasificación directa, no supervisada sobre distintas imágenes de Google Earth de distintos años (2003 a 2014, Google Inc. 7.1.5.1557, fecha de la compilación 20/5/2015), seleccionadas según el mejor contraste, por zonas. Los límites de estas unidades se marcaron sobre Google Earth para luego ser exportados a ArcGis 10.1 SP1 for Desktop (ESRI Inc. 1999-2012). Los ambientes de menor superficie (< 5%) se descartaron por ser muy acotados y coincidir básicamente con la costa del río Iguazú, variable ya representada en otra capa. Así, sólo se utilizaron finalmente dos sistemas ecológicos que cubren la mayor parte del Parque, “Sistema de lomas y zonas altas” (70% de la superficie) y “Sistema de valles aluviales de arroyos

internos" (22 %), consideradas en el análisis conjuntamente como una única variable binaria (0/1) denominada "Sistema Ecológico". Ambos tipos presentan una gran diferencia en su estructura y composición. El "Sistema de valles aluviales de arroyos internos" posee en general, selvas abiertas con árboles dispersos o agrupados en parches aislados, dosel poco definido y de baja altura relativa. Se desarrolla sobre las zonas adyacentes a los arroyos, con relieves con nula o muy baja pendiente o depresiones cóncavas, con suelos hidromórficos inundables (Srur et al., 2009). Por esto, el "Sistema de valles aluviales de arroyos internos" está íntimamente ligado a la variable "Distancia a los arroyos" internos al Parque que definiremos más adelante. Para *Dasypus novemcinctus*, el tipo de suelo podría influir en la disponibilidad de la micro fauna del suelo como alimento y las características físicas que favorecen la capacidad de fabricar o habitar en cuevas. Algunos estudios muestran que esta especie prefiere sitios cercanos al agua y de pendiente baja o nula para construir sus refugios (Kinlaw, 1999; Arteaga y Venticinquea, 2008). En el "Sistema de lomas y zonas altas" son característicos los árboles con frutos carnosos y abundantes: *Euterpe edulis*, *Nectandra megapotamica*, *Chrysophyllum gonocarpum*, *Sorocea bomplandii* y *Bastardiopsis densiflora*. El palmital (*Euterpe edulis*, Palmae) se destaca como concentrador de fauna durante el período de su fructificación, que coincide con la escasez de otros frutos carnosos en el bosque (Placci et al., 1992). En el "Sistema de valles aluviales de arroyos internos" los árboles frutales abundantes son: *Prunus aff. brasiliensis* y *Syagrus romanzoffiana* (Palmae). Para *Dasyprocta azarae* y *Mazama americana* la disponibilidad diferencial, entre tipos de vegetación, de hojas y frutos carnosos que forman parte de su dieta (Padilla y Dowler, 1994; Giraudo y Abramson, 1998; Juliá y Richard, 2001; Rumiz et al., 2010; Massoia et al., 2012), podría estar influyendo en el uso del hábitat. En el Bosque Atlántico (Santa Catarina, Brasil), *Cuniculus paca* y *Dasypus novemcinctus*

parecen seleccionar sitios de bosque denso (Goulart et al., 2009). El sotobosque de estos dos tipos de vegetación, que también ofrece recursos alimenticios, tiene distinta composición. Para *M. americana*, en esta misma área de estudio y alrededores, se ha registrado una mayor probabilidad de detección en sotobosques con menos bambú, mientras que parece no influir la cobertura del dosel arbóreo (Di Bitetti et al., 2008). En el "Sistema de lomas y zonas altas" el sotobosque puede estar constituido por vegetación dispersa o ser cerrado y con presencia de bambúceas leñosas y de tala; en el "Sistema de valles aluviales de arroyos internos" se desarrolla un sotobosque principalmente denso dominado por bambúseas leñosas (Srur et al., 2009). Para *Tapirus terrestris* se considera que el tipo de cobertura de suelo es importante para modelar la favorabilidad de hábitat en el Bosque Atlántico (San Pablo, Brasil) (Norris, 2014). En lugares donde hay presencia de palmeras, se menciona que *Tapirus terrestris* tiene un especial interés por sus frutos (Bodmer, 1990; Ayala y Wallace, 2010). *Tapirus terrestris* seleccionaría significativamente bosques riparios, donde parece ejecutar gran parte de sus actividades, particularmente forrajeo y evitaría los ambientes muy cerrados con cañas (Keuroghlian y Eaton, 2008; Medici, 2010; Cruz et al., 2014). También podría influir en la abundancia de todas las especies, la protección ante los depredadores ofrecida por la diferente cobertura de cada estrato vegetal en los dos ambientes.

Distancia al río Iguazú protegido:

Definida hasta la costa de tierra firme donde la otra orilla está protegida por el vecino Parque Nacional do Iguaçú (Brasil). Este tipo de costa, abarca alrededor del 92% del río en el Parque, está muy cercana y corre paralela al límite norte del PN Iguazú, definido por la línea de mayor profundidad o *talweg* del río. Este tiene un caudal medio anual de 1800 m^3/seg., posee un ancho que varía de 78 m aguas debajo de la Cataratas del Iguazú, hasta 1200 m aguas arriba (Garciarena, 2009). Por ello se le considera que

posee una conectividad estructural y funcional media, ya que se trata de un río muy ancho y torrentoso frente a otra área natural protegida. Por otro lado, resulta atractivo para especies ligadas al agua. El río produce crecidas ordinarias y extraordinarias que afectan a su zona de influencia y condicionan el tipo de suelo del valle de inundación, lo que puede determinar la diversidad de fauna de suelo y las características físicas. Este río es una vía de ingreso de cazadores furtivos, con un mayor impacto de sus actividades cerca del mismo, en la mitad Este de este tramo (Cuerpo de Guardaparques del PN Iguazú, com. pers.) (ver efecto sobre especies en "Distancia a chacras"). Para *Dasypus novemcinctus*, aunque es buen nadador, este gran río presentaría una barrera, si bien permeable, al flujo de individuos, lo que podría disminuir la dispersión y recolonización hacia sus cercanías, al menos desde esa dirección. Las crecientes podrían dificultar la permanencia de individuos de *Dasypus novemcinctus*, eminentemente cavadora. El tipo de suelo del valle de inundación y su micro fauna asociada, influiría sobre la disponibilidad de alimento de *Dasypus novemcinctus* y la capacidad de fabricar o habitar en cuevas, los albardones arenosos del río serían sitios aptos para la construcción de cuevas (Gil, obs. pers.). *D. novemcinctus* y *C. paca* han mostrado una mayor abundancia cerca de los cursos de agua (Goulart et al., 2009). *Cuniculus paca, Procyon cancrivorus, Tapirus terrestris* están íntimamente ligadas a los cursos de agua y se alimentan en sus costas, *Cuniculus paca* además establece su territorio, construye sus cuevas y se reproduce allí. *Tapirus terrestris* acude al agua para regular su temperatura corporal, refugiarse de predadores y liberarse de insectos y parásitos (Padilla y Dowler, 1994; Montenegro, 1998; Quadros et al., 2002; Nakano-Oliveira et al., 2004; Naidoo Ricketts, Ayala y Wallace, 2010; Massoia et al., 2012; Cruz et al., 2014). Para *Tapirus terrestris* se considera que la distancia al río es importante para estimar la favorabilidad de hábitat en el Bosque Atlántico (Norris, 2014). La gran capacidad natatoria de *Tapirus*

terrestris hace que este ancho río no sea una barrera, por lo que la existencia de un área protegida de gran superficie al otro lado del río permitiría la dispersión de individuos entre ambas márgenes sin mayores problemas.

Distancia al río Iguazú desprotegido:

Definida hasta la costa de tierra firme donde la otra orilla no está protegida (aprox. 8% de la costa en el Parque). Coincide con un tramo encajonado del río, con costas rocosas, donde el efecto de las crecientes es distinto al tramo anterior, ya que no tiene valle de inundación. Se considera que en este caso el río posee una baja conectividad estructural y funcional por ser un río muy torrentoso frente a áreas con usos agro-ganaderos y suburbanos, aunque mantiene la costa con vegetación natural. Este tramo del río, es también una vía de ingreso de cazadores furtivos, ocurriendo el mayor impacto cerca del mismo (Cuerpo de Guardaparques del PN Iguazú, com. pers.) (ver efecto sobre especies en "Distancia a chacras"). Por otro lado resulta atractivo para especies ligadas al agua (*Cuniculus paca, Procyon cancrivorus, Tapirus terrestris*) o aquellas con alguna relación con su entorno (*Dasypus novemcinctus*), como ya se describió en la variable "Distancia al río Iguazú protegido".

Distancia a los arroyos:

Se tuvieron en cuenta los cursos de agua permanentes de caudal medio y bajo, internos al PN Iguazú. Son especialmente atractivos para especies ligadas al agua (*Cuniculus paca, Procyon cancrivorus, Tapirus terrestris*) o aquellas con alguna relación con su entorno (*Dasypus novemcinctus*), como ya se describió en la variable "Distancia al río Iguazú protegido". La cobertura proporcionada por el SIB fue modificada en los tramos de arroyos recorridos de acuerdo a los datos del GPS utilizado. Para especies en las que se usan sólo transectos realizados sobre arroyos (Tabla 1), esta variable carece de sentido para su modelación.

Distancia a barreros:

Los barreros son afloramientos de barros salitrosos donde *T. terrestris* acude a comer o lamer este sustrato para obtener sales escasas en el ambiente. Esta variable sólo se usó para esta especie, porque se ha observado que los tres barreros mayores del Parque, poseen una gran importancia y son muy frecuentados por muchos individuos simultáneamente (Giai, 1976; Crespo, 1982; Emmons y Feer, 1997; Noss et al., 2003; Montenegro, 2004; Coelho, 2006; Gil, obs. pers.).

Distancia a chacras:

Definida hasta los límites del PN Iguazú con áreas de uso agro-ganadero de escala familiar, a veces con pequeños parches de monte nativo degradado, caracterizadas por su baja conectividad estructural y funcional, su susceptibilidad a una mayor caza furtiva, y la influencia de animales domésticos a través de predación, competencia y como fuente de enfermedades (Giraudo y Abramson, 1998; Srbek-Araujo y Chiarello, 2008; Lacerda et al., 2009; Paschoal et al., 2012; Frigeri et al., 2014). Los habitantes de las chacras, poseen una marcada tradición de caza y de aprovechamiento de la carne de algunas especies silvestres, de hecho estos predios son vías de ingreso de cazadores furtivos, ocurriendo el mayor impacto cerca de los mismos (Cuerpo de Guardaparques del PN Iguazú, com. pers.). Estas influencias negativas de perros y humanos sobre los predadores naturales, puede resultar favorable para las presas, por lo que estas sufren una doble influencia pero con sentidos opuestos, que se desconoce cómo interactúan. *Dasypus novemcinctus, Dasyprocta azarae, Cuniculus paca, Mazama americana, Tapirus terrestris* son de las presas más habituales de los pobladores (Giraudo y Abramson, 1998; Massoia et al., 2012). Consultas a Guardaparques del PN Iguazú, sugieren que ni los caminos, ni los arroyos son vías de ingreso especialmente elegidas por los cazadores furtivos, ya que realizan sus propios senderos. Por lo tanto, para el

factor caza tendría más peso la distancia al origen de ingreso de los cazadores y en este caso son predominantes las chacras. Para esta zona, la relación negativa directa entre distancia a los principales accesos de cazadores furtivos y la abundancia fue probada para *M. americana* y *T. terrestris* (Di Bitetti et al., 2008; Cruz et al., 2014). En otra región de Bosque Atlántico, las abundancias de *Tapirus terrestris, Mazama* ssp. y *Dasypus novemcinctus* decrece al aumentar la presión de caza, mientras que *Dasyprocta azarae* no muestra una tendencia (Cullen et al., 2000). *Cuniculus paca* y *Dasypus novemcinctus* han mostrado por otros estudios una relación positiva entre su abundancia y las actividades humanas en zonas silvestres con disturbios por deforestación y colonización, mientras que *Tapirus terrestris* muestra una relación negativa (Zapata-Ríos et al. 2006). Algunas actividades agrícolas podrían ser beneficiosas para algunas de estas especies al favorecer la obtención de alimento (Giraudo y Abramson, 1998). *Tapirus terrestris* evita áreas de agricultura, pastoreo y bosques secundarios en los alrededores de un área protegida de Bosque Atlántico (San Pablo, Brasil) (Medici, 2010). Para *Tapirus terrestris* se considera que el tipo de cobertura de suelo y la distancia al límite del área protegida son importantes para modelar la favorabilidad de hábitat en el Bosque Atlántico (Norris, 2014).

Distancia a zonas silvestres:

Definida hasta los límites del PN Iguazú con áreas que tuvieron extracción forestal en el pasado y actualmente son preservadas por sus dueños o el estado, pero sin un sistema formal de vigilancia (Parque Provincial Yacuy, Reserva de la Defensa Puerto Península y Reserva Forestal San Jorge). Poseen una conectividad estructural y funcional media, una susceptibilidad mayor hacia la caza furtiva y la extracción maderera ilegal. *Mazama americana, Cuniculus paca* y *Procyon cancrivorus* parecen ser medianamente tolerantes a las extracciones selectivas de la selva, aunque no al remplazo total (Massoia et al.,

2012; Gil obs. pers.), por eso las zonas silvestres podrían estar jugando un papel importante en la conectividad estructural y funcional para estas especies. *Tapirus terrestris* evita bosques secundarios en los alrededores de un área protegida de Bosque Atlántico. Esta especie, en un paisaje fragmentado, presentó una dinámica de metapoblación, cuya conectividad resultó necesaria para la persistencia de la población en dicha reserva (Medici, 2010).

Distancia a otras áreas protegidas:

Definida hasta los límites del PN Iguazú con otras áreas protegidas de conservación estricta con un sistema de vigilancia formal (Parques Provinciales Urugua-í y Puerto Península y Reserva de Uso Múltiple Güira Oga), aunque con menor vigilancia que el PN Iguazú. Estas áreas tienen una alta conectividad estructural y funcional, aunque son también susceptibles a la caza furtiva. *M. americana* y *T. terrestris* tienen una baja tolerancia a la fragmentación y por lo tanto precisan de grandes superficies (> 10.000 ha) para mantener poblaciones abundantes, mientras que *P. cancrivorus* y *M. nana* están en una situación intermedia y *D. novemcinctus, D. azarae* y *C. paca*, serían tolerantes a una fragmentación intensa (parches < 300 ha) (Giraudo y Abramson, 1998).

Distancia a pinares:

Definida hasta los límites del PN Iguazú con áreas de uso foresto-industrial, especialmente plantaciones de pinos exóticos *Pinus taeda*, con una muy escasa longitud en el límite sur con la empresa Arauco S.A. Poseen una conectividad estructural media y una conectividad funcional baja. Para la región del Bosque Atlántico, se ha reportado una abundancia menor en este tipo de plantaciones o sus bordes de *D. novemcinctus, L. longicaudis, N. nasua, P. cancrivorus, T. terrestris*, y *Mazama* spp. (Dias, 2010). Para *Tapirus terrestris* se considera que el tipo de cobertura de suelo y la distancia al límite

del área protegida son importantes para modelar la favorabilidad de hábitat en el Bosque Atlántico (Norris, 2014).

Distancia al aeropuerto:

Definida hasta el límite del PN Iguazú con el aeropuerto Cataratas del Iguazú. Esta terminal tiene características de un aeropuerto internacional con unos 8 vuelos diarios en el período de estudio. Genera fuertes sonidos de aviones aterrizando y despegando.

Distancia a rutas pavimentadas:

Definida hasta rutas y caminos internos al PN Iguazú pavimentados de alto tránsito, con generación de ruidos y luces de los vehículos, atropellamiento, disrupción de la continuidad de la vegetación con un ancho de unos 10 m. En los casos de la rutas nacionales 12 y 101 y el acceso al aeropuerto constituyen, además, vías de ingreso de cazadores furtivos, ocurriendo el mayor impacto cerca de las mismas (Cuerpo de Guardaparques del PN Iguazú, com. pers.) (ver efecto sobre especies en "Distancia a chacras"). De las especies tratadas las más afectadas por atropellamientos son: *Dasypus novemcinctus* y *Dasyprocta azarae* (Varela et al., 2013; Gnazzo y Gil, 2016). *Cuniculus paca* y *Dasypus novemcinctus* mostraron una relación positiva entre su abundancia y las actividades humanas en zonas silvestres con disturbios por construcción de carreteras y actividades asociadas, mientras que *Tapirus terrestris* muestra una relación negativa (Zapata-Ríos et al. 2006). Para *Tapirus terrestris* se considera que la distancia a rutas asfaltadas es importante para modelar la favorabilidad de hábitat en el Bosque Atlántico (Norris, 2014).

Distancia a rutas terradas con tránsito:

Definida para las rutas y caminos internos al PN Iguazú de tierra de tránsito continuo de intensidad media, con generación de ruidos y luces de los vehículos, atropellamiento, disrupción de la continuidad de la vegetación con un ancho de unos 6 m. En el caso del

tramo terrado de la ruta nacional 101, se trata de una vía de ingreso de cazadores furtivos, ocurriendo el mayor impacto cerca de la misma (Cuerpo de Guardaparques del PN Iguazú, com. pers.) (ver efecto sobre especies en "Distancia a chacras"). Es de suponer que esta infraestructura tendría un efecto similar sobre las especies estudiadas que las rutas pavimentadas, pero más atenuado. Para *M. americana,* en esta misma área de estudio y alrededores, se ha registrado una mayor probabilidad de detección en este tipo de rutas que en senderos (Di Bitetti et al., 2008).

Distancia a rutas terradas sin tránsito:

Definida para los caminos de tierra internos al PN Iguazú de tránsito esporádico y de baja intensidad, con generación de ruidos y luces de los vehículos, disrupción de la continuidad de la vegetación con un ancho de unos 6 m. Es de suponer que esta infraestructura tendría un efecto similar sobre las especies estudiadas que las rutas pavimentadas, pero muchísimo más atenuado o inexistente.

Distancia a senderos:

Definida para los senderos peatonales de tierra o pasarelas metálicas, internos al PN Iguazú, utilizados diariamente para turismo, con presencia y ruidos diurnos de humanos, disrupción de la continuidad de la vegetación con un ancho de 1.2 a 3 m. Posiblemente ejerzan la atracción de algunas especies por restos de comida. En Bosque Atlántico, *Cuniculus paca* y *Dasypus novemcinctus* parecen seleccionar senderos menores a 1,5 m de ancho (Goulart et al., 2009).

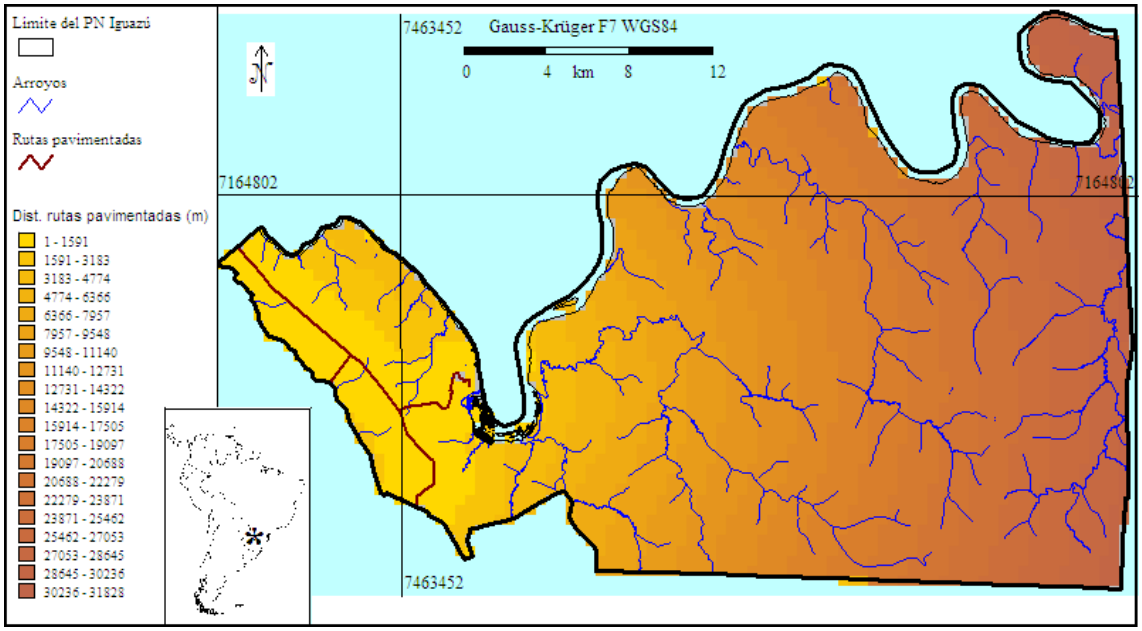
Distancia a edificios:

Definida hasta la infraestructura edificada al interior del PN Iguazú y sus parquizados, de uso turístico, de vigilancia y administración, con uso humano intensivo, iluminación nocturna, presencia de construcciones y vegetación reducida a césped. Posiblemente ejerzan atracción para algunas especies debido a los restos de comida. Dentro del

Parque, la presencia de edificios implica mayor frecuencia y cantidad de personas circulando, básicamente empleados de la administración del Parque, operadores turísticos y visitantes. Todos ellos con una marcada atención para no molestar ni cazar animales. Por otro lado, la actividad antrópica podría estar jugando un rol de ahuyentador de predadores naturales. *Cuniculus paca*, *Dasypus novemcinctus*, *Dasyprocta azarae* y *Mazama americana* llegan a habituarse a la presencia humana en estas condiciones y de esta manera se favorece su presencia y abundancia (Zapata-Ríos et al. 2006; Massoia et al., 2012; Gil obs. pers.). Para *Tapirus terrestris* se considera que la distancia al tipo de cobertura de suelo y la distancia a zonas urbanas son importantes para modelar la favorabilidad de hábitat en el Bosque Atlántico (Norris, 2014).

Todas las coberturas de GIS se proyectaron en coordenadas planas Gauss Krüger Faja 7 Datum WGS84, los datos vectoriales fueron rasterizados a una resolución de píxeles de 0.196 km^2 (Figura 3), para que coincidan con la superficie del círculo que contiene cada transecto.

Figura 3. Ejemplo de una de las coberturas raster, en este caso de la distancia a rutas pavimentadas dentro del PN Iguazú, con píxeles de 443 m de lado (0.196 km^2).



Análisis estadístico

En primer lugar, se exploró la correlación entre los valores de trece de las variables continuas consideradas (excepto distancia a barreros) dentro de los límites del PN Iguazú mediante el coeficiente de Spearman (*rs*). Este análisis tenía por objeto elegir, tanto aquellas variables capaces de representar el efecto de otras variables, como aquellas otras singulares cuyos valores están poco correlacionados con los de otras variables (Tabla 2). De este modo se seleccionó la variable menos correlacionada con las demás (*rs* = 0.103; distancia a los arroyos), así como la variable que poseía el mayor promedio de correlación con las restantes (*rs* = 0.587; distancia a rutas terradas sin tránsito), desechando las seis variables que poseían correlaciones superiores a 0.7 con la distancia a rutas terradas sin tránsito (Tabla 2) así como la única variable correlacionada significativamente con la distancia a los arroyos (distancia a rutas terradas con tránsito). De las cinco variables restantes se seleccionaron dos que no estaban significativamente correlacionadas entre si y poseen grandes contornos en el PNI (*rs* = 0.082; distancia a chacras y distancia a zonas silvestres; Tabla 2). La elección final incluyó así: distancia a arroyos, distancia a rutas terradas sin tránsito, distancia a chacras y distancia a zonas silvestres.

El estudio de los efectos de estas cuatro variables ambientales continuas, más la distancia a los barreros (sólo para el caso de *T. terrestris*) y de la variable binomial Sistema Ecológico sobre las especies consideradas, se realizó examinando tanto su capacidad predictiva para explicar su aparición (datos de presencia-ausencia), como su capacidad para explicar las variaciones en abundancia e intensidad de uso. Así, se exploró la influencia de los predictores sobre la presencia/ausencia de cada especie en cada celda (1/0), asumiendo que la celdas de ausencia podrían incluir valores muy bajos de uso que no fueron captados por el muestreo; en definitiva, condiciones muy

desfavorables para la permanencia de las especies. El objetivo de este análisis es conocer hasta qué punto estas variables poseen capacidad para discriminar las áreas habitadas de las deshabitadas. Después, utilizando únicamente los datos provenientes de las celdas en las que se detectó cada especie, se estimó la capacidad predictiva de las variables ambientales para reflejar la abundancia o intensidad de uso. Con el objeto de tener en cuenta las relaciones no-lineares a veces presentes en la naturaleza entre la abundancia y sus condicionantes (Gascoigne y Lipcius, 2004; Kushner y Hovel, 2006; Piatt et al., 2007), se relacionó la abundancia con las funciones linear y cuadrática (curvilinear) de cada variable predictiva por separado. De estas dos funciones para cada variable se seleccionó aquella que produce una mayor reducción en la devianza a partir del modelo nulo y cuyos términos sean significativos. Este segundo análisis tiene por objeto estimar los factores que pueden explicar las variaciones en abundancia dentro de las zonas habitadas. Si la capacidad predictiva y la identidad de las variables son similares en ambos análisis, ello apoyaría que tanto la variación en abundancia como la presencia estarían condicionadas por similares procesos. En este caso, los factores que delimitan la presencia de una especie serían parecidos a los que facilitarían la existencia de poblaciones numerosas y, a la hora de diseñar planes de conservación, facilitar la colonización de una especie en una localidad significaría también promover su abundancia. En caso contrario, si la capacidad predictiva y los factores que determinan la presencia difieren de los que facilitan el incremento de la abundancia de una especie, la gestión de conservación resultaría más compleja ya que la especie estaría condicionada por una serie de factores ambientales a la hora de colonizar un territorio y por otros distintos cuando se trata de incrementar sus poblaciones.

Para efectuar estos análisis se han utilizado Modelos Lineales Generalizados (GLM, de *Generalized Linear Models*), que son una generalización de la regresión

linear tradicional para permitir el uso de distintos tipos de variables dependientes e independientes (Crawley, 1993). En el caso de los datos de presencia-ausencia la distribución de la variable respuesta fue Binomial mientras que la función de enlace (*link function*) con los predictores fue logística (Logit). Cuando se analizaron datos de abundancia, la distribución de la variable respuesta fue Poisson mientras que la función de enlace fue logarítmica (Vincent y Haworth, 1983). En el caso de aquellas especies cuyos datos de presencia y abundancia provenían de transectos realizados sobre arroyos, no se evaluaron como variables predictivas del modelo las variables "distancia a los arroyos" y "Sistema Ecológico", ya que todas las muestras provenían de transectos con su centroide muy cerca de un arroyo y todas estaban en el mismo Sistema Ecológico. De manera similar, para aquellas especies cuyos datos provenían de transectos sobre caminos, se eliminaron las variables distancia a rutas terradas con y sin tránsito, ya que estas rutas fueron las que se usaron para realizar los transectos. De este modo, hemos estimado la influencia de las diferentes variables, tanto a la hora de explicar la aparición de la especie, como cuando se trata de predecir la abundancia de sus poblaciones en las localidades habitadas. El modelo considerado fue aquel seleccionado con la función "best subset" con un menor valor según el criterio de información de Akaike (AIC; Akaike, 1973). Se calculó la devianza nula de los datos y luego la del modelo para saber qué porcentaje de la variación del conjunto de los datos es capaz de explicar el modelo hallado y así valorar su capacidad predictiva. En los modelos binomiales obtenidos se tuvo en cuenta la sobre-dispersión; es decir, cuando la varianza observada de la variable dependiente es mayor que la varianza teóricamente asumida.

Los análisis espaciales se realizaron con ArcGis 10.1 SP1 for Desktop (ESRI Inc. 1999-2012) e Idrisi Kilimanjaro (Clark Labs, 2003), mientras que los análisis estadísticos se efectuaron con Statistica 7.0 (StatSoft Inc., 2004).

	Media	SD.	DistAero	DistAPs	DistPin	DistRIDes	**DistZSil**	**DistArro**	DistSend	DistRuPav	DistRuTecon	**DistRuTesin**	**DistCha**	DistEdi	DistRIPro
DistAero	14012	7660	1.000	0.040	0.842*	0.867*	0.632*	-0.021	0.967*	0.966*	0.038	0.831*	-0.478*	0.419*	0.724*
DistAPs	9530	4406		1.000	-0.112	-0.120	0.442*	0.073	-0.034	-0.033	0.534*	-0.263*	0.806*	0.773*	-0.059
DistPin	11465	4992			1.000	0.536*	0.787*	0.070	0.711*	0.708*	0.282*	0.531*	-0.595*	0.094	0.319*
DistRIDes	15929	7911				1.000	0.196	-0.107	0.963*	0.962*	-0.307*	0.947*	-0.451*	0.371*	0.902*
DistZSil	7177	3647					1.000	0.108	0.432*	0.431*	0.552*	0.170	-0.082	0.458*	0.093
DistArro	577	423						1.000	-0.067	-0.084	0.297*	-0.151	0.069	-0.014	-0.177
DistSend	10549	7977							1.000	0.998*	-0.126	0.914*	-0.480*	0.415*	0.836*
DistRuPav	11503	7958								1.000	-0.138	0.916*	-0.475*	0.417*	0.840*
DistRuTecon	1584	3026									1.000	-0.494*	0.406*	0.101	-0.562*
DistRuTesin	5988	5876										1.000	-0.603	0.280*	0.945*
DistCha	11974	4960											1.000	0.412*	-0.373*
DistEdi	5354	3716												1.000	0.483*
DistRIPro	4655	3949													1.000

Tabla 2. Distancias medias de los píxeles contenidos en el PN Iguazú correspondientes a las distintas variables predictoras utilizadas (en metros) y valores de los coeficientes de correlación de Spearman entre estas mismas variables. *(con celda gris claro):correlaciones significativas ($p<0.05$). DistEdi: distancia a edificios; DistAero: distancia al aeropuerto; DistAPs: distancia a otras áreas protegidas; DistCha: distancia a chacras; DistPin: distancia a pinares; DistRIPro: distancia al río Iguazú protegido; DistRIDes: distancia al río Iguazú desprotegido; DistZSil: distancia a zonas silvestres; DistArro: distancia a los arroyos; DistSend: distancia a senderos; DistRuPav: distancia a rutas pavimentadas; DistRuTecon: distancia a rutas terradas con tránsito; DistRuTesin: distancia a rutas terradas sin tránsito. Las variables en negrita y con celda gris, son las menos correlacionadas entre sí, seleccionadas para realizar los modelos.

Resultados

Las presencias y abundancias/intensidades de uso de todas las especies en los distintos transectos pueden verse en los apéndices I y II.

Los datos de presencia/ausencia fueron modelados aceptablemente con porcentajes de devianza explicados que oscilan entre el. 4.5 y el 62.2% (Tabla 3) y mayores que el 15% en tres casos (*Cuniculus paca, Procyon cancrivorus* y *Tapirus terrestris*). Las abundancias o intensidades de uso parecen explicarse mejor con las variables usadas, con porcentajes de devianza explicada que oscilan entre el 10 y el 59% (Tabla 4) y porcentajes de explicación que superan el 15% en cinco casos (*Dasypus novemcinctus, Dasyprocta azarae, Cuniculus paca, Procyon cancrivorus* y *Tapirus terrestris*).

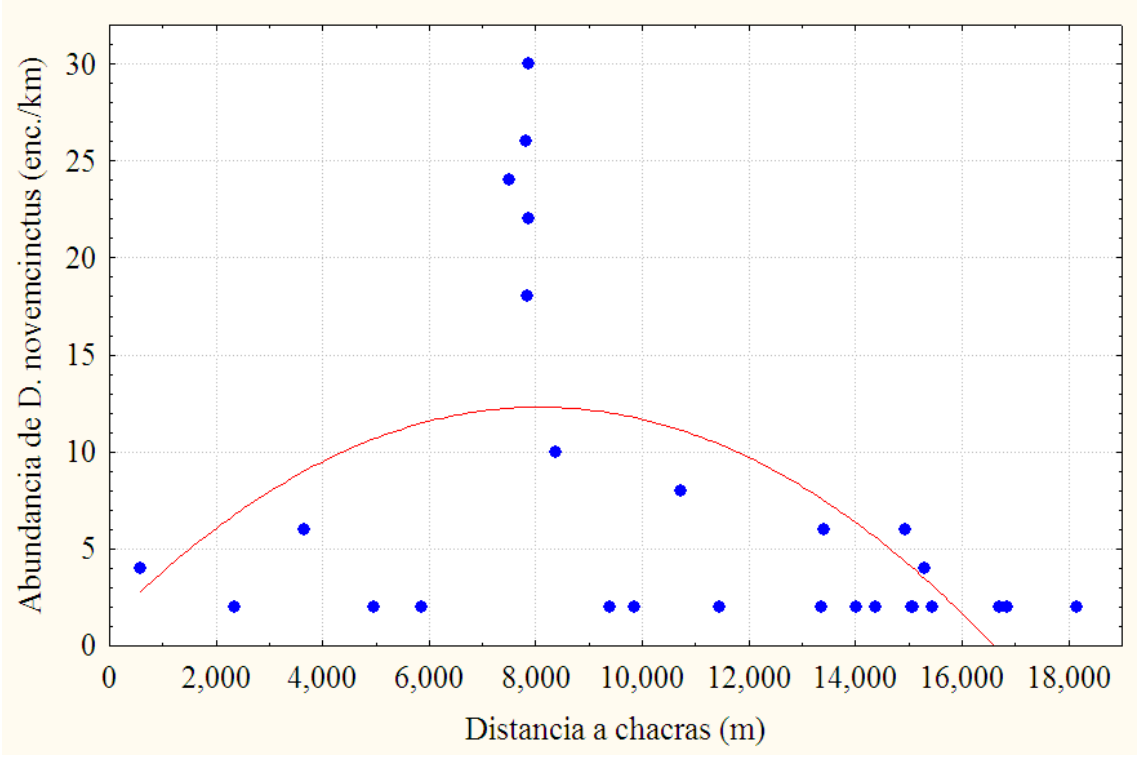
Para aquellas especies en las que se logró un modelo aceptablemente explicativo, en dos casos las variables que determinan la presencia y la abundancia han resultado ser totalmente diferentes (*Dasypus novemcinctus* y *Dasyprocta azarae*), mientras que en tres casos se observó alguna o total coincidencia (*Cuniculus paca, Procyon cancrivorus* y *Tapirus terrestris*). Veamos cada uno de los casos pormenorizadamente.

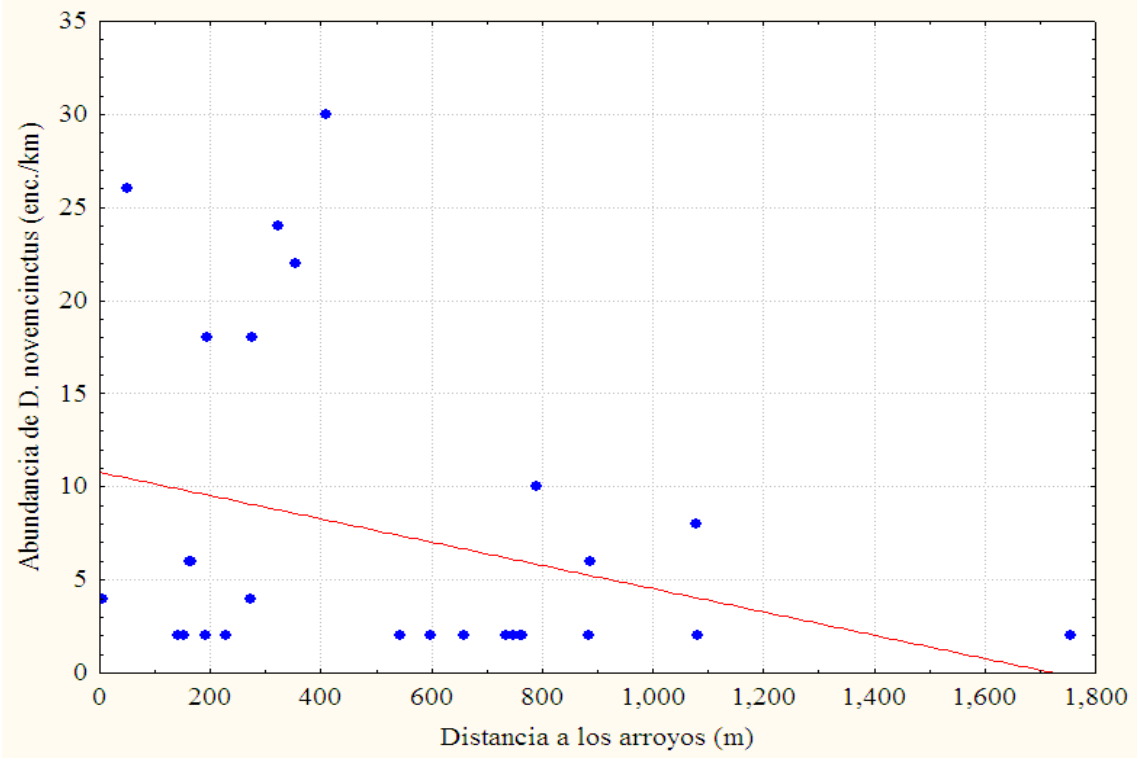
Dasypus novemcinctus:

El modelo generado con los datos de presencia/ausencia explica apenas el 4.5 % de la variación de los datos (Tabla 3). Sin embargo, el modelo con los datos de abundancia (AIC = 194.32) logró explicar un 59.1 % de la variación en los datos. En este caso las variables seleccionadas, según el orden de mayor a menor aporte, fueron: distancia a chacras^2 (la única variable significativa en el caso de presencia-ausencia), la cual poseía una relación cuadrática con la variación en la abundancia (+-, primero positiva y luego negativa; Figura 4); la presencia del Sistema Ecológico (+ con "Sistema de valles aluviales de arroyos internos") y la distancia a los arroyos (-) (Tabla 4). De este modo, esta especie parece ser más abundante

cuando la distancia a las chacras es intermedia (≈ 8 km), cuando se da una vegetación de valle y en enclaves cercanos a los arroyos (Figura 4).

Figura 4. Relación curvilinear de la abundancia de *D. novemcintus* con la distancia a chacras y relación linear con la distancia a arroyos.





Dasyprocta azarae:

El modelo generado con los datos de presencia/ausencia explica apenas un 13.9 % de la variación de los datos (Tabla 3), mientras que la modelización de la abundancia (AIC = 136.47) posee, de nuevo, una capacidad explicativa mayor (28.4 %; Tabla 4). La distancia a chacras resulto también la única variable explicativa en el caso de la presencia-ausencia que, a la vez, poseía una mayor capacidad explicativa para las variaciones en la abundancia (-). La distancia a los arroyos (+) y la distancia a zonas silvestres (+) resultaron ser las otras dos variables explicativas de la abundancia (Tabla 4, Figura 5). De este modo, aparecerían más individuos de esta especie cuando menor sea la distancia a las chacras, pero cuanto mas alejadas estén las localidades de los arroyos y las áreas silvestres.

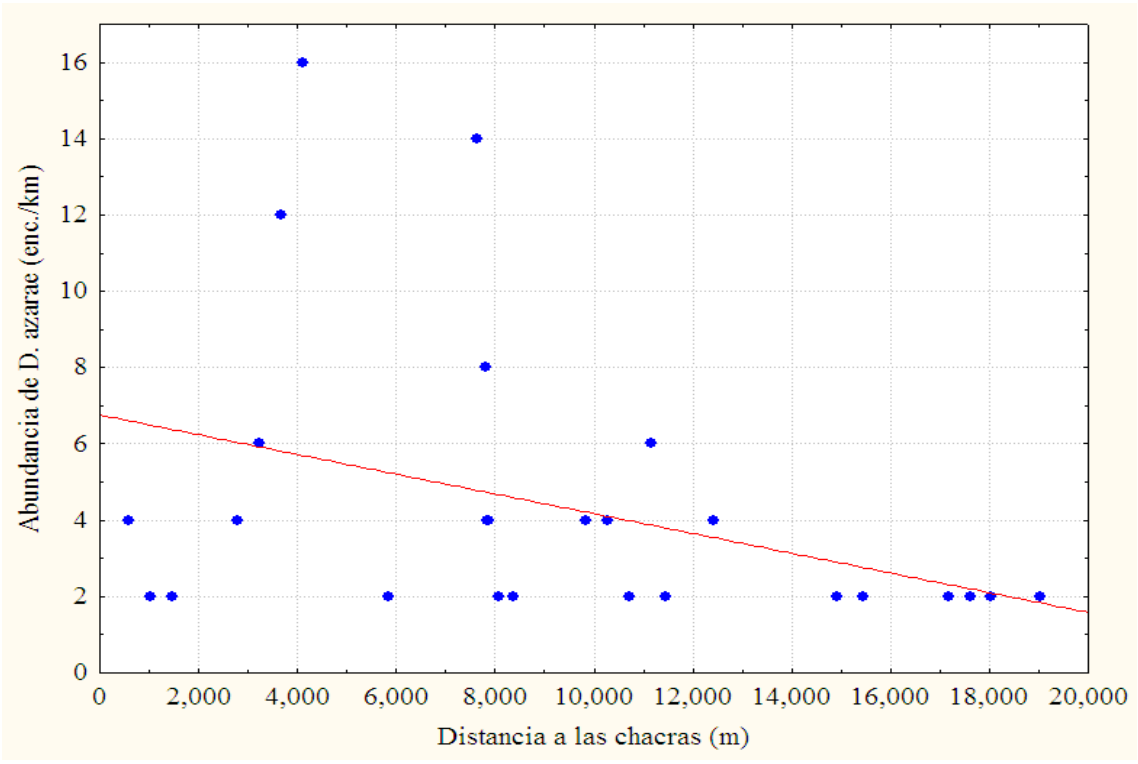
Pres./Aus.	DistZSil	DistArro	DistCha	DistRuTesin	DistBarr	PresVeg	%Dev
D. novemcinctus			-+				4.51
D. azarae	-		+				13.94
M. americana				-+			13.42
M. nana	-+		+				12.69
C. paca				+-			18.42
P. cancrivorus	+-		+	+-			21.98
T. terrestris			+	+-			62.24

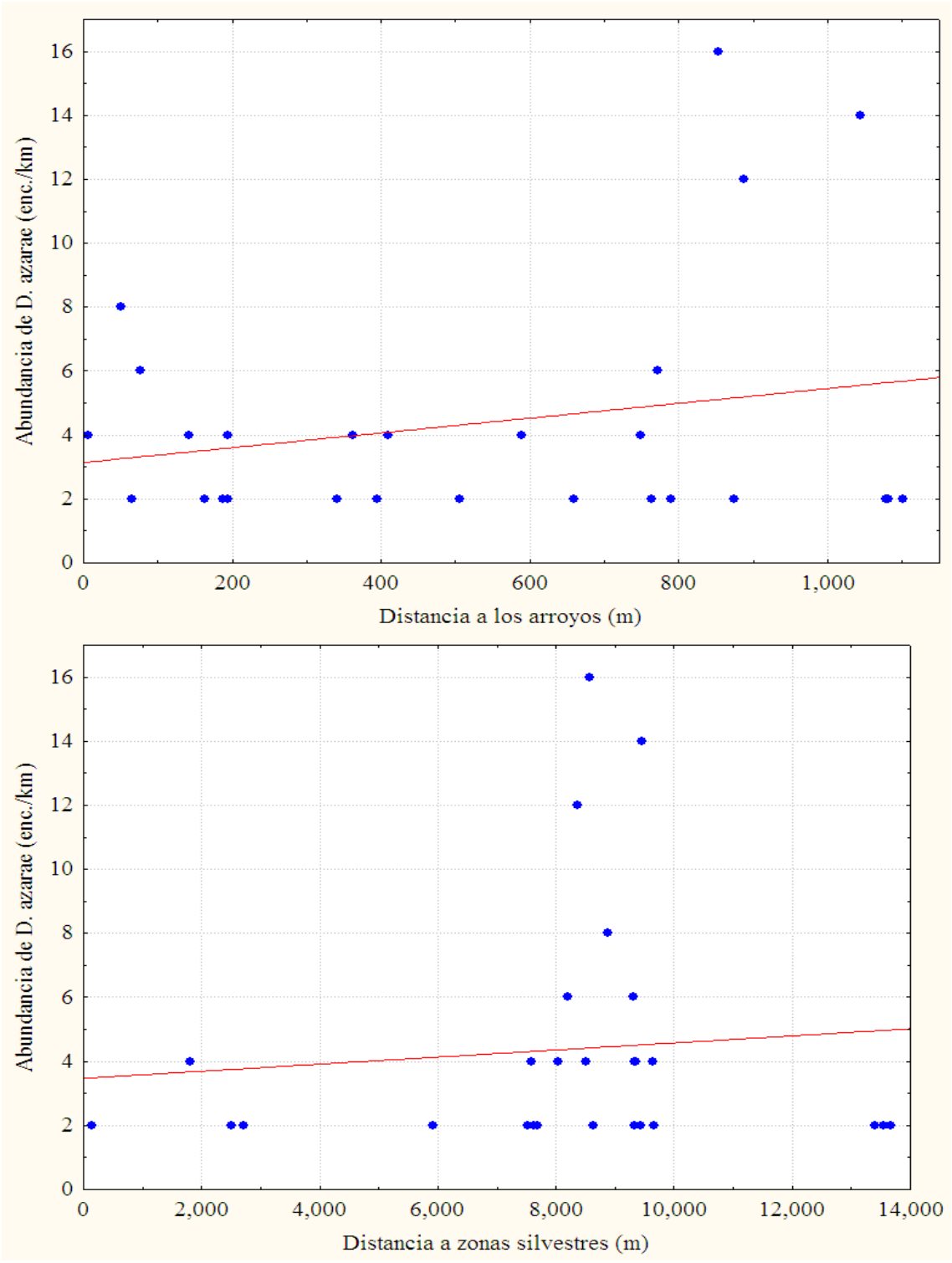
Tabla 3. Resumen de las influencias de las variables sobre la presencia/ausencia de las especies y % de explicación (devianza) del modelo (%Dev). DistEdi: distancia a edificios; DistCha: distancia a chacras; DistZSil: distancia a zonas silvestres; DistArro: distancia a los arroyos; DistRuTesin: distancia a rutas terradas sin tránsito; DistBarr: distancia a barreros (sólo utilizado para *T. terrestris*); PresVeg: presencia del Sistema Ecológico. +: relación positiva significativa ($p<0.05$); -: relación negativa significativa ($p<0.05$); -+: relación cuadrática negativa y luego positiva significativa ($p<0.05$); +-: relación cuadrática positiva y luego negativa significativa ($p<0.05$). En gris se marcan, según las especies, las variables no incluidas para la selección de modelos.

Abund./Intens.	DistZSil	DistArro	DistCha	DistRuTesin	DistBarr	PresVeg	%Dev
D. novemcinctus		-	+-			+	59.10
D. azarae	+	+	-				28.41
M. americana	+-		+				9.96
C. paca				+			49.09
P. cancrivorus	+-						17.35
T. terrestris	-+		+		-		55.77

Tabla 4. Resumen de las influencias de las variables sobre la abundancia/intensidad de uso de las especies y % de explicación (devianza) del modelo (%Dev). DistEdi: distancia a edificios; DistCha: distancia a chacras; DistZSil: distancia a zonas silvestres; DistArro: distancia a los arroyos; DistRuPav: distancia a rutas pavimentadas; DistBarr: distancia a barreros (sólo utilizado para *T. terrestris*); PresVeg: Presencia del Sistema Ecológico. +: relación positiva significativa ($p<0.05$); -: relación negativa significativa ($p<0.05$); -+: relación cuadrática negativa y luego positiva significativa ($p<0.05$); +-: relación cuadrática positiva y luego negativa significativa ($p<0.05$). En gris se marcan, según las especies, las variables no incluidas para la selección de modelos, debido a que no tenían datos de distancias medias y grandes ya que los transectos se realizaron sobre arroyos o caminos y la distancia a estos constituye la variable eliminada.

Figura 5. Relación entre la abundancia de *D. azarae* y la distancia a chacras, la distancia a arroyos y la distancia a zonas silvestres.





Mazama americana:

En este caso, el modelo generado con los datos de presencia/ausencia explica el 13.4 % de la variabilidad y el realizado con la intensidad de uso apenas llega al 10% (Tablas 3 y

4), de modo que las variables utilizadas poseen un escaso poder predictivo en ambas situaciones para esta especie.

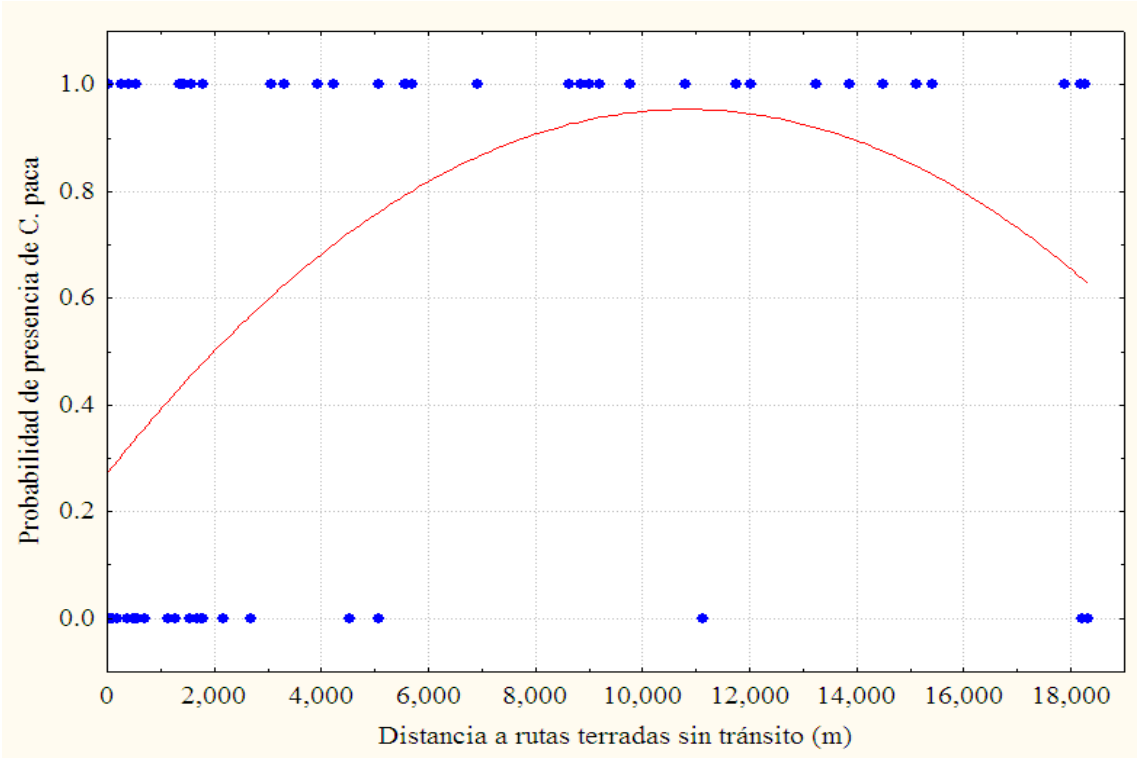
Mazama nana:

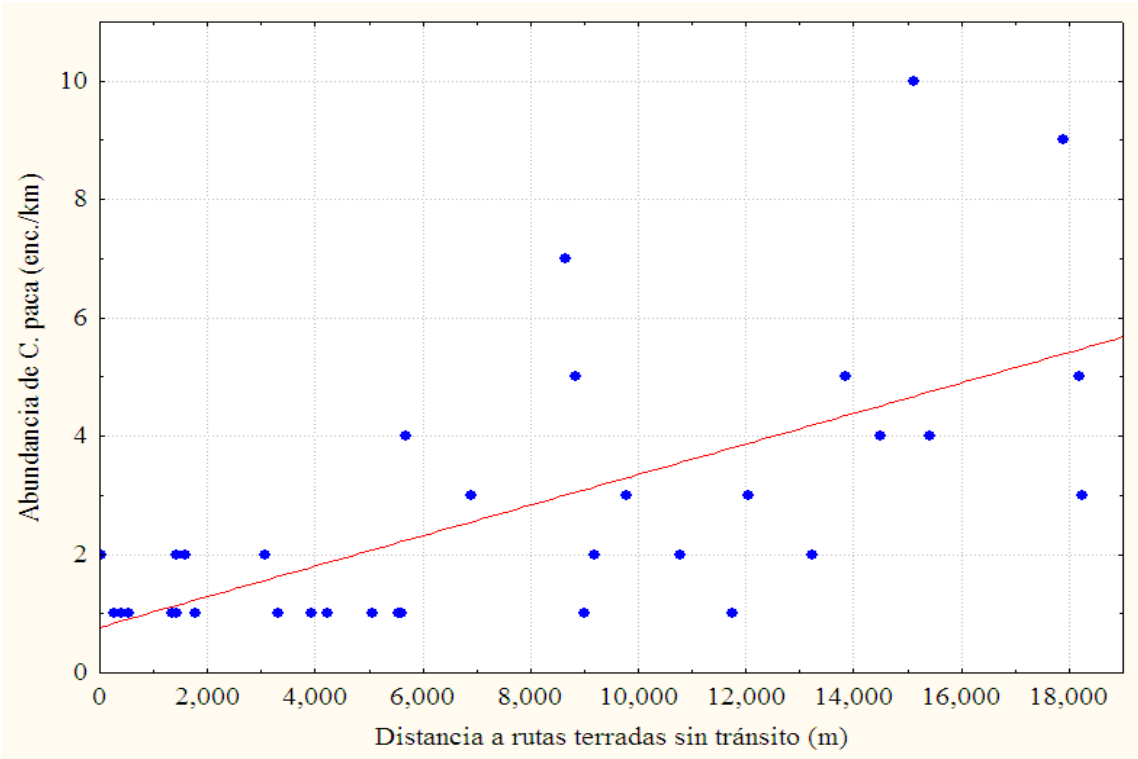
El modelo generado con los datos de presencia/ausencia explica un insuficiente 12.7 % de la variación en los datos (Tabla 3) y no pudo hacerse un modelo para intensidad de uso ya que sus datos sólo cumplieron con el criterio de más de 10 observaciones en los transectos de 0.5 km.

Cuniculus paca:

El modelo generado con los datos de presencia/ausencia (AIC = 65.67) explica el 18.4 % de la devianza total, siendo la variable distancia a rutas terradas sin tránsito la única significativa curvilinearmente (+-) (Tabla 3, Figura 6). De nuevo, el modelo realizado con los datos de abundancia (AIC = 111.81) resulto ser mucho más explicativo (49.1 %), aunque también en este caso la distancia a rutas terradas sin tránsito resulto ser la única relacionada positiva y significativamente (Tabla 4, Figura 6). De este modo, tanto la aparición como la abundancia de esta especie parecen ser mayores en aquellas localidades alejadas de este tipo de rutas.

Figura 6. Relación entre la probabilidad de aparición de *C. paca* (arriba) o su abundancia (abajo) y la distancia a rutas terradas sin tránsito.

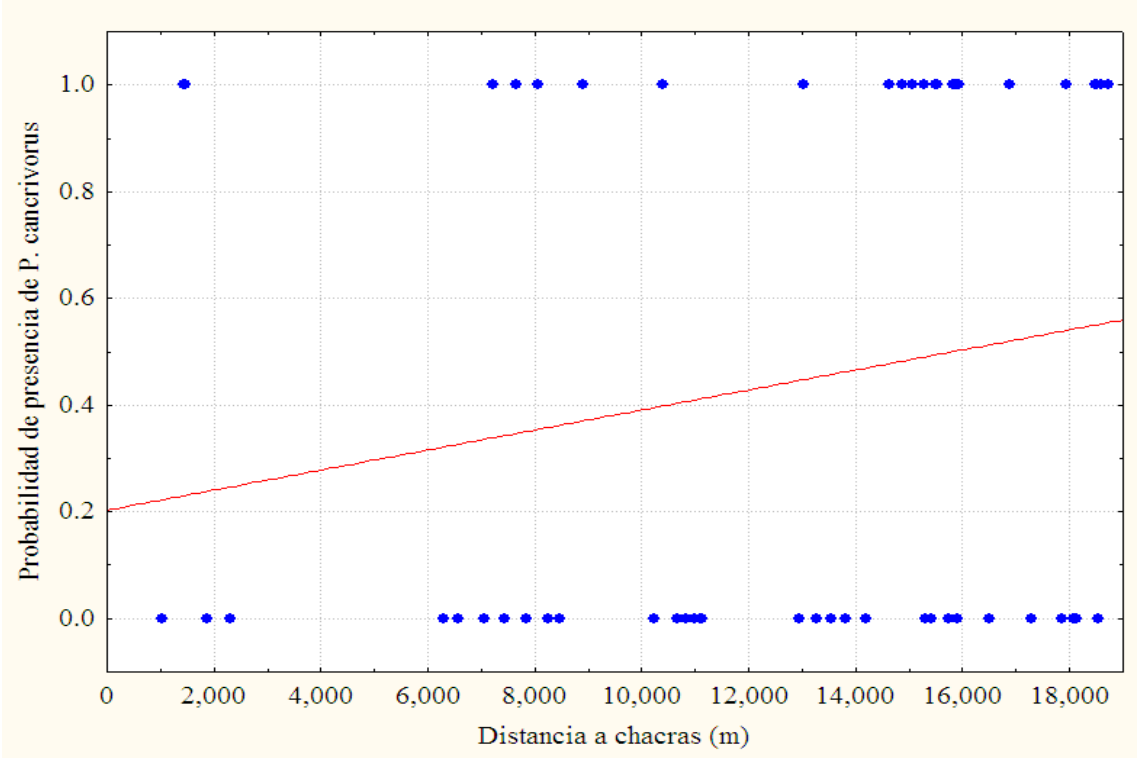


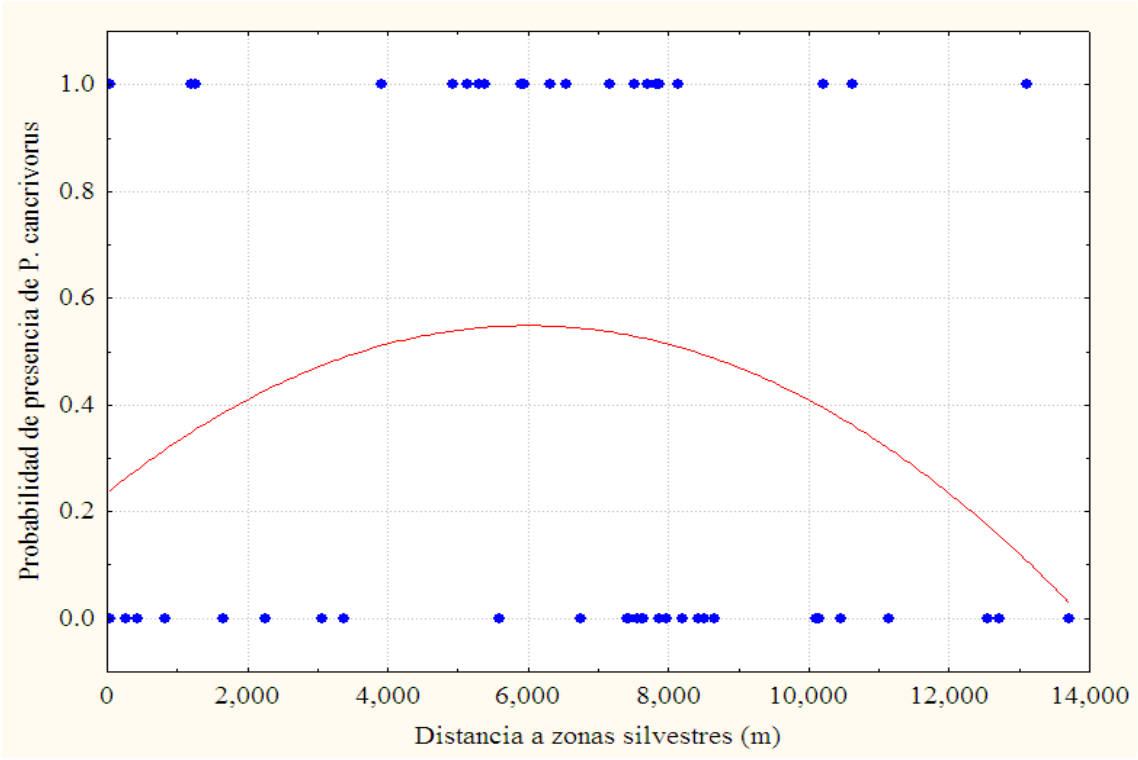


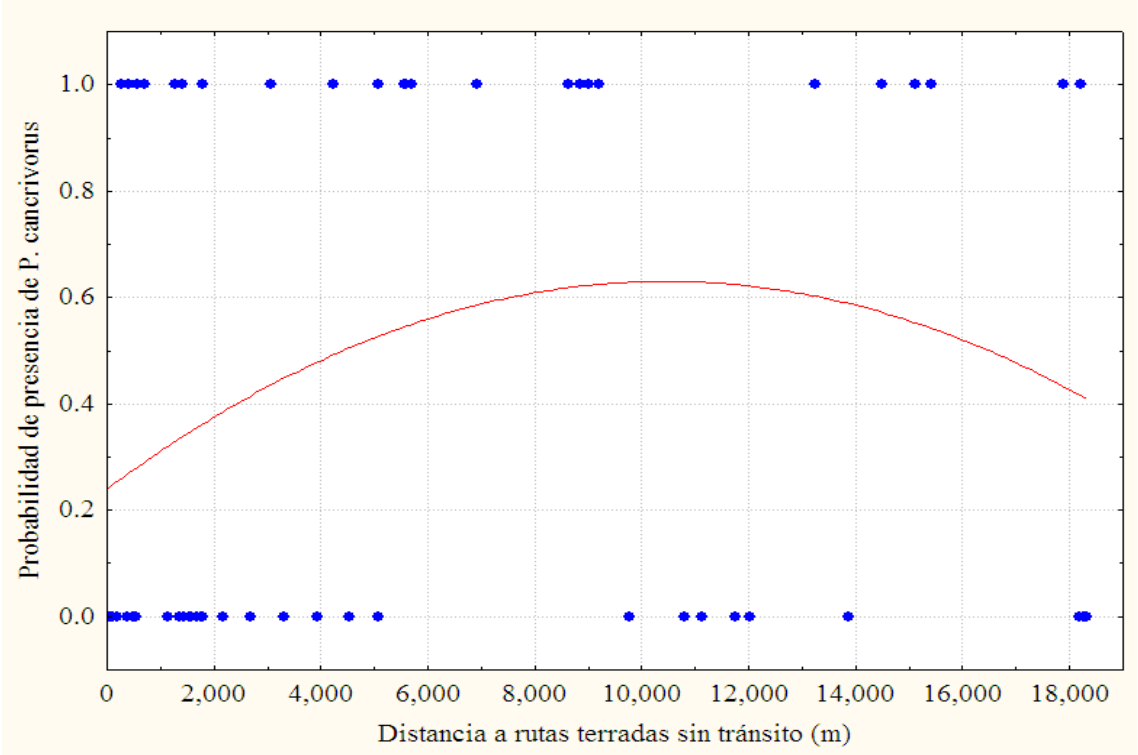
Procyon cancrivorus:

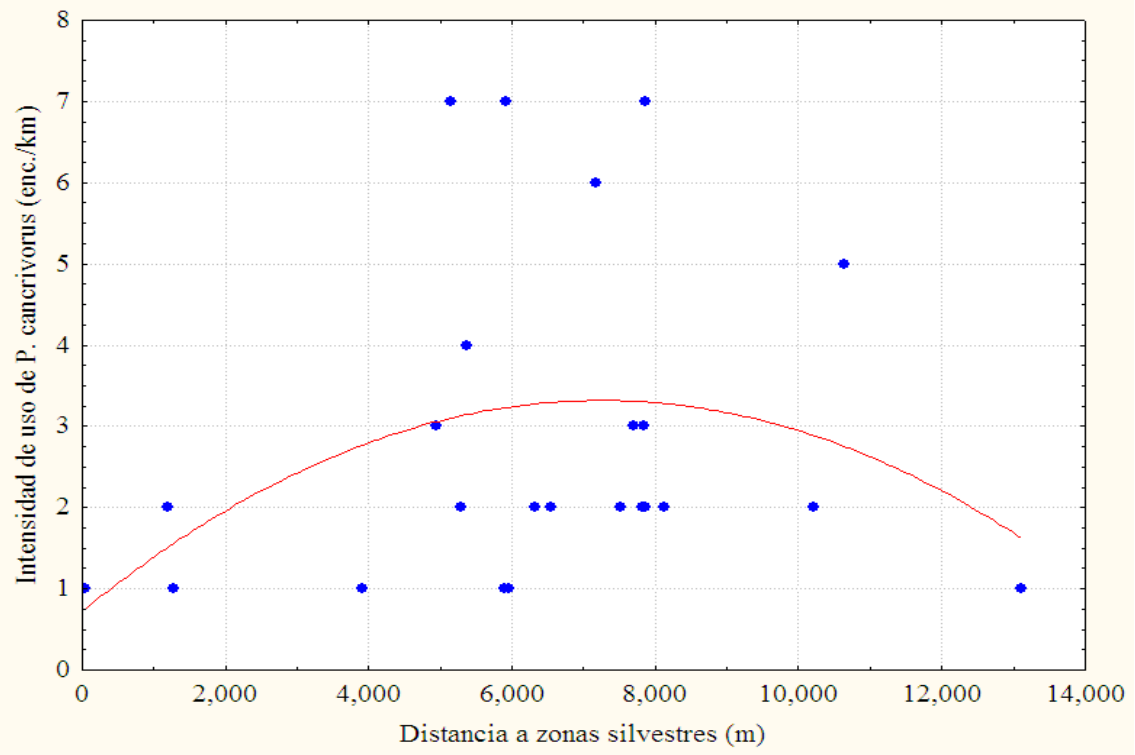
El modelo generado con los datos de presencia/ausencia (AIC = 70.79) explica casi el 22 % de la variación en los datos, seleccionándose las variables distancia a chacras (+), distancia a zonas silvestres y distancia a rutas terradas sin tránsito, estas dos últimas curvilinearmente (+-; ver Tabla 3 y Figura 7). En el caso de la intensidad de uso, el modelo (AIC = 96.63) alcanza a explicar un 17.3 % de la variabilidad, siendo la variable distancia a zonas silvestres la única significativa relacionada curvilinearmente (+-; Tabla 4, Figura 7). De este modo, esta especie sería más frecuente y abundante en aquellas localidades a una distancia intermedia de las zonas silvestres y las rutas terradas, pero alejadas de las chacras.

Figura 7. Relación entre la distancia a chacras, la distancia a zonas silvestres y la distancia a rutas terradas sin tránsito con la probabilidad de observación de *P. cancrivorus* (datos presencia/ausencia), así como relación entre la distancia a zonas silvestres y la intensidad de uso de esta especie.




Probabilidad de presencia de P. cancrivorus
1.0
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
0
2,000
4,000
6,000
8,000
10,000
12,000
14,000
Distancia a zonas silvestres (m)

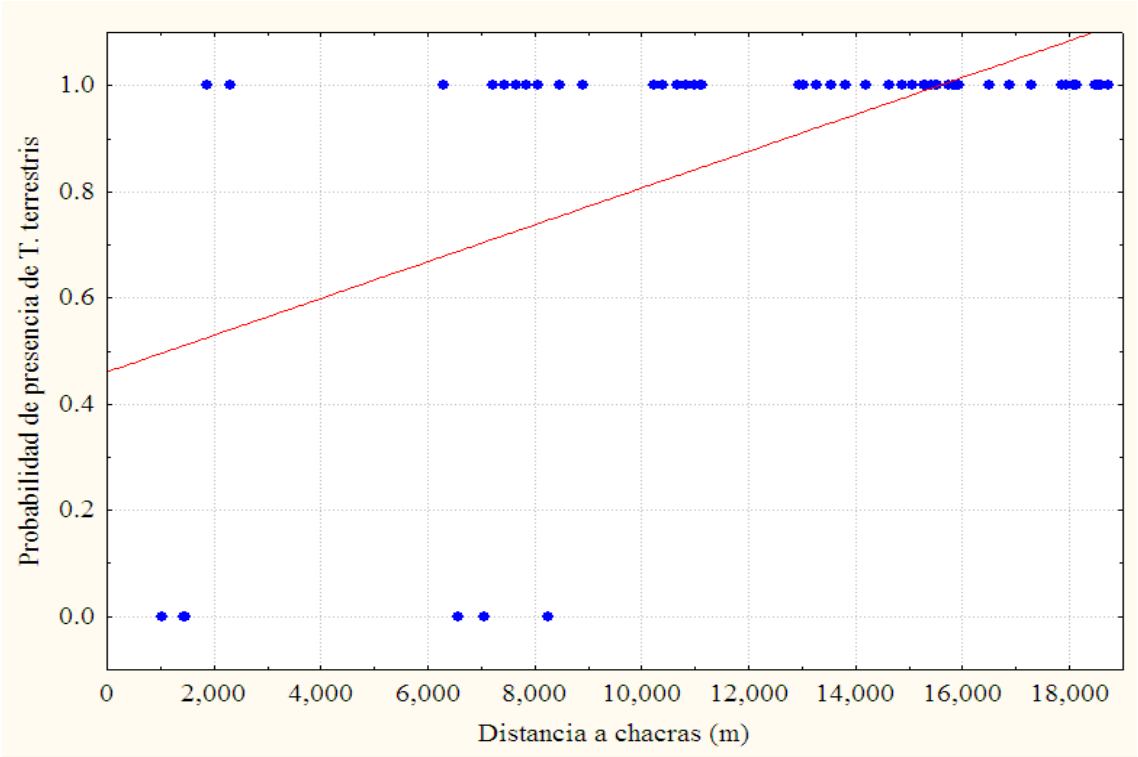

Probabilidad de presencia de P. cancrivorus
1.0
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
0
2,000
4,000
6,000
8,000
10,000
12,000
14,000
16,000
18,000
Distancia a rutas terradas sin tránsito (m)

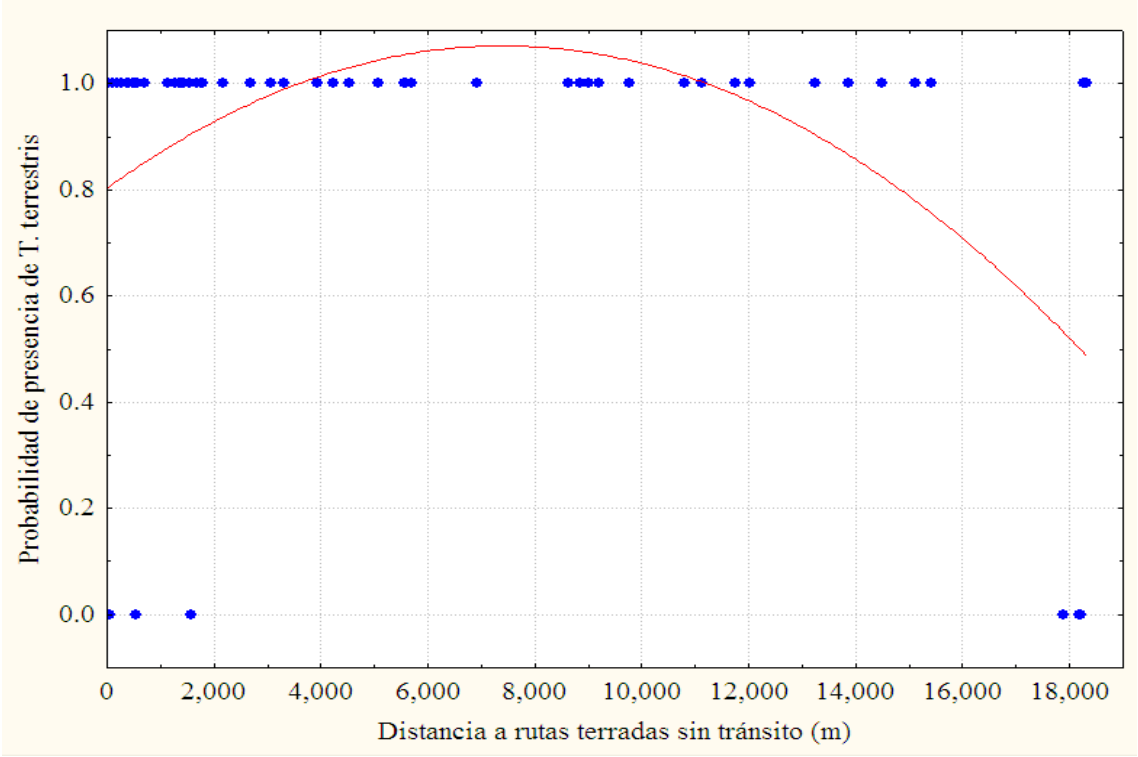


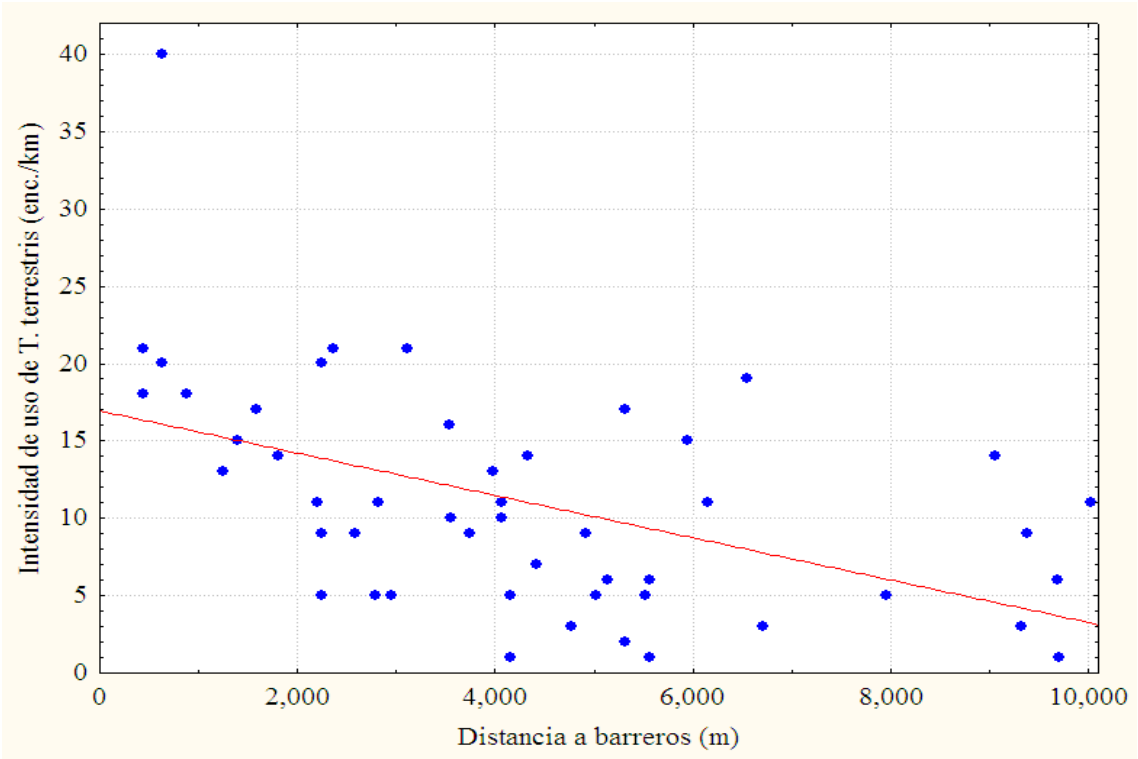
Tapirus terrestris:

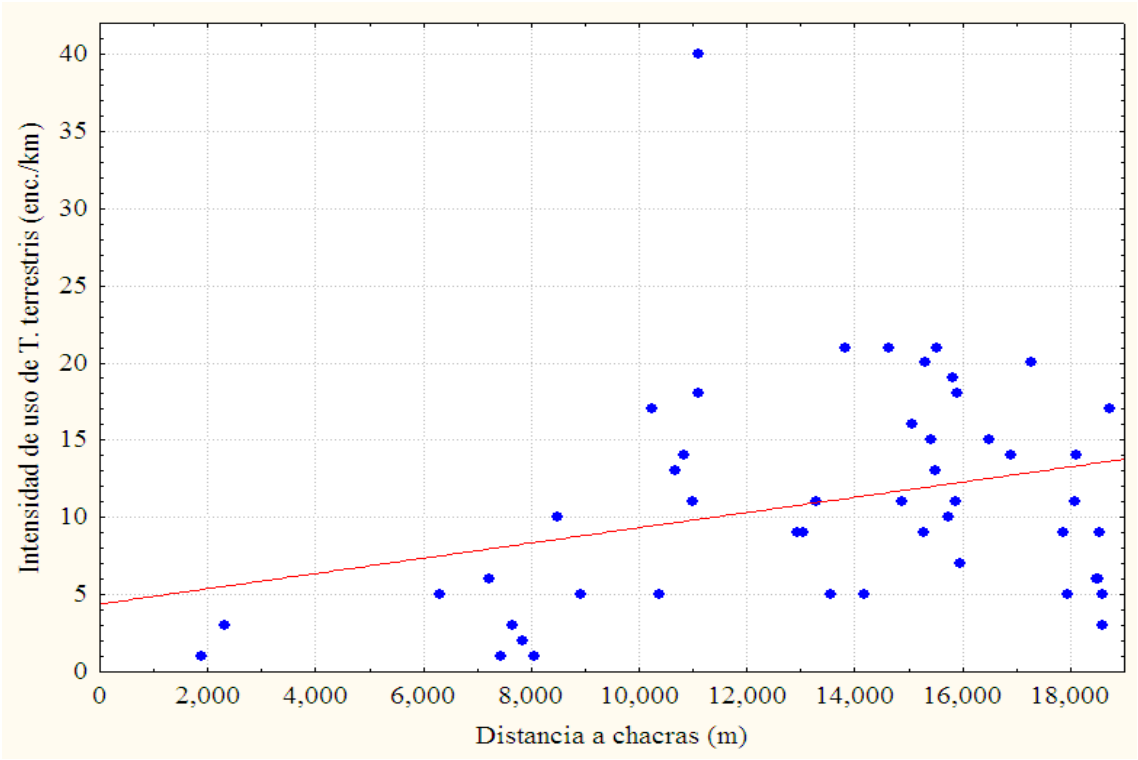
El modelo generado con los datos de presencia/ausencia (AIC = 20.32) explica un gran porcentaje de la variabilidad de los datos (62.2 %), siendo las variables significativas la distancia a chacras (+) y la distancia a rutas terradas sin tránsito, esta última curvilinearmente (+-) (Tabla 3, Figura 8). En el caso de las intensidades de uso, también se logra un modelo (AIC = 104.31) con una alta capacidad explicativa (55.8 %) en el que influyen la distancia a barreros (-), la distancia a chacras (+) y la distancia a zonas silvestres (-+) (Tabla 4, Figura 8). De este modo, existe una mayor probabilidad de presencia y abundancia de esta especie en localidades alejadas de las chacras pero relativamente cerca de las rutas terradas y muy cerca de los barreros

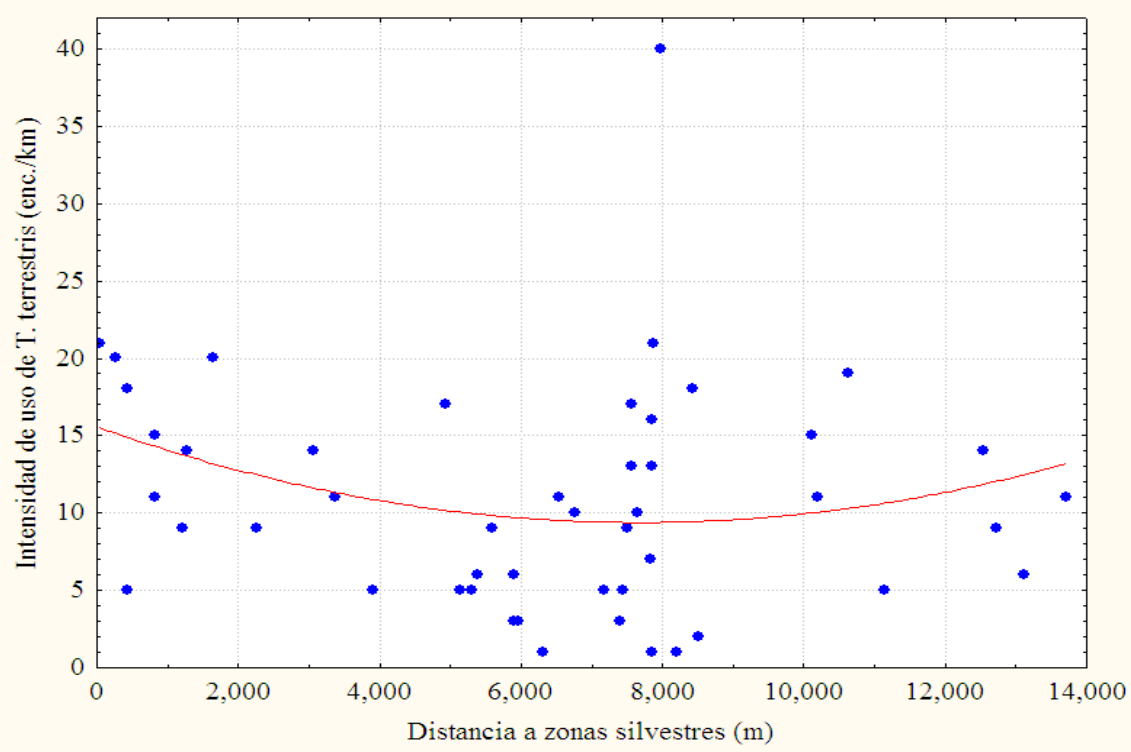
Figura 8. Relación entre la probabilidad de presencia de *T. terrestris* y la distancia a chacras y rutas terradas, así como relación entre la intensidad de uso de esta especie y la distancia a barreros, chacras y zonas silvestres.






Intensidad de uso de T. terrestris (enc./km)
0
5
10
15
20
25
30
35
40
0
2,000
4,000
6,000
8,000
10,000
Distancia a barreros (m)


Intensidad de uso de T. terrestris (enc./km)
0
5
10
15
20
25
30
35
40
0
2,000
4,000
6,000
8,000
10,000
12,000
14,000
16,000
18,000
Distancia a chacras (m)



Discusión

Si las variables que permiten explicar la presencia y la abundancia de una especie son similares, es más probable que también lo sean los procesos que las controlan. Conocer si abundancia y aparición están delimitadas o no por los mismos factores tiene consecuencias para el diseño de acciones de conservación y manejo de las especies. Una especie cuya presencia y abundancia responde a las mismas variables, resulta más sencilla de entender y predecir ante los cambios, ya sea como parte de un manejo o para evaluar los impactos de una actividad planificada. Mientras que si los procesos que intervienen en estos dos aspectos son diferentes, el diseño de cualquier estrategia de conservación resultará más complejo.

Por otra parte, si presencia o abundancia están condicionadas por un amplio conjunto de variables, menor será la probabilidad de encontrar sitios en los que confluyan las condiciones adecuadas para su presencia o para que sus poblaciones sean numerosas, por lo que la especie será más especialista o sensible a las variaciones ambientales. La combinación

de la identidad de las variables y la cantidad de las mismas, nos dará un abanico de posibilidades de menor a mayor plasticidad y complejidad de manejo y conservación de las especies (Laurance, 1991; Newmark et al., 2014). En este estudio, el número de variables influyentes en cada especie para presencia y abundancia, oscilan entre 1 y 4. Dentro de este rango la que solo está influida por una variable sería la más plástica (*C. paca*) y la que está influida por cuatro variables la más especialista (*T. terrestris*). Para los casos intermedios, podemos diferenciar las especies que comparten más o menos factores a la hora de determinar su presencia y abundancia. *D. azarae* comparte dos predictores, siendo más plástica que las que comparten uno (*D. novemcinctus, P. cancrivorus*) o ninguno (*M. americana*), más especialista dentro de este rango. Así que, de estas especies, se esperaría que *C. paca* sea la menos sensible a las influencias antrópicas, o sea, más fácil de conservar, mientras que *T. terrestris* sería más sensible a los cambios humanos y con más requerimientos de hábitat (barreros, ríos), por lo que su conservación y manejo se tornan más complejos y, en el medio de estos extremos, los casos ya mencionados. Esto tiene correlato con los estatus de conservación: *C. paca* se considera Casi Amenazado (NT) en Argentina y de Preocupación Menor (LC) a escala global, mientras que *T. terrestris* es considerada En Peligro (EN) en Argentina y Vulnerable (VU) a escala global (IUCN, 2015; Ojeda et al., 2012). También los grados de retracción de la distribución en Argentina de estas dos especies son coherentes con esta conclusión, no habiéndose registrado extinciones locales para *C. paca*, en cambio *T. terrestris* se ha extinguido en el 46% del área de distribución que tenía hace 100 años, incluyendo el tercio sur y la zona Este de la provincia de Misiones (Massoia et al., 2012; Ojeda et al., 2012). Además, en el 81% de las áreas donde la especie subsiste, sus poblaciones han sido categorizadas como con media o baja probabilidad de supervivencia (Ojeda et al., 2012), estando las mayores poblaciones concentradas en áreas protegidas (Barquez et al., 2006).

Por otra parte, se considera que las variables utilizadas cubrieron muy bien las posibilidades de influencia antrópica existentes en el PNI, por lo que podríamos decir que aquellas especies que no pudieron ser modeladas no estarían influidas en su presencia o abundancia por las actividades humanas de dentro o fuera del PNI. ¿Qué variables podrían explicar, entonces, su aparición y abundancia? Para encontrar variables ambientales de escala local más útiles para modelar tanto presencia como abundancias de las especies que no pudieron ser relacionadas con las variables utilizadas o para lograr un mayor porcentaje de explicación de los modelos, se recomienda explorar en futuros muestreos, la abundancia de predadores, ya que todas las especies son presas habituales de mamíferos carnívoros, la presencia de palmitales, que se encuentran sectorizados dentro del "Sistema de lomas y zonas altas" (Srur et al., 2009) y, como ya se describió, es una planta importante en la provisión de alimento durante su fructificación (Placci et al., 1992), la abundancia de bambúes en el sotobosque, influyente sobre *M. americana* y *T. terrestris* (Di Bitetti et al., 2008, Cruz et al., 2014), la abundancia de presas (Crustacea) para *P. cancrivorus* y presencia de hábitat favorable para la construcción de cuevas (densidad de cuevas) para *C. paca*.

La presencia de *Dasypus novemcinctus* y *Dasyprocta azarae* no parece depender en gran medida de las actividades antrópicas (porque explican poco la variación), sin embargo en la variación de sus abundancias si influyen la distancia a las chacras y a las rutas terradas con tránsito, además de algunas variables naturales, por lo que resultan plásticas en las condiciones para su presencia pero muy condicionadas para el crecimiento de sus números poblacionales, tanto por variables naturales como antrópicas.

Para las especies de *Mazama* no se lograron modelos suficientemente explicativos, por lo que ni las variables antrópicas ni las pocas naturales utilizadas parecen estar influyendo en su presencia, lo que nos habla de especies ubicuas para establecerse. Sin embargo, sus abundancias, al menos las de *M. americana*, estarían influida principalmente por variables

naturales no exploradas en este trabajo y en menor proporción por la intensidad de caza (distancia a chacras).

C. paca está condicionada igualmente, tanto en su presencia como en su abundancia, por la distancia a las rutas pavimentadas. Señalando una sensibilidad especial a una variable antrópica que regula ambos aspectos, y simplificando su futuro manejo si se pretende zonificar el área protegida en función de esta especie o mitigar los impactos antrópicos sobre la misma.

P. cancrivorus posee varios condicionantes para su presencia (de 4 a 6), mientras que para la intensidad de uso son menos, (entre una y tres correlacionadas, difíciles de separar e incluidas en las de presencia). Esto hace de ella una especie con bastantes requisitos para su permanencia, mientras que una vez que se establece, sólo unos pocos de esos condicionantes siguen influyendo en el uso del hábitat.

T. terrestris tiene varios condicionantes tanto para su presencia (3) como para la intensidad de uso del hábitat (4 a 7), algunas variables influyen sólo en la presencia, otras sólo en la intensidad de uso y otras en ambos casos. Esto refleja una especie poco plástica, con muchos requisitos para su permanencia y uso del territorio, siendo la distancia a chacras y rutas con tránsito, relevantes para la especie por presentarse en ambos casos.

Yendo al análisis de las situaciones de cada especie en particular encontramos lo siguiente:

Dasypus novemcinctus:

La abundancia está siendo afectada por la distancia a chacras, a medida que nos alejamos de las chacras aumenta su abundancia, alcanzando un máximo a los 8 km, aproximadamente. La presión de caza, la depredación por perros y el ahuyentamiento de esta especie en las chacras (Giraudo y Abramson, 1998; Srbek-Araujo y Chiarello, 2008; Lacerda et al., 2009; Massoia et al., 2012; Paschoal et al., 2012; Frigeri et al., 2014; Cuerpo de

Guardaparques del PN Iguazú, com. pers.), hacen razonable la disminución de su abundancia al acercarse a las chacras. Esto coincide con lo señalado por Cullen et al. (2000) los cuales encontraron una relación negativa al aumento de la presión de caza en otra región de Bosque Atlántico (San Pablo, Brasil). En un sector amazónico en Ecuador, *Dasypus novemcinctus* mostró una relación positiva entre su abundancia y las actividades humanas en zonas silvestres con disturbios por deforestación y colonización (Zapata-Ríos et al. 2006), lo que no concuerda con lo aquí observado. La caída de la abundancia a distancias mayores a 8.000 m es difícil de explicar. Por ser muy notable esta disminución y teniendo en cuenta que la variable más correlacionada con esta es la distancia a otras áreas protegidas (Tabla 2), podríamos especular, que el efecto de las chacras llega hasta los 8 km del límite y luego empieza a influir esta otra variable, de manera que al alejarse de otras áreas protegidas va disminuyendo la abundancia. Pero siendo esta especie muy tolerante a la fragmentación y la degradación (Giraudo y Abramson, 1998; Massoia et al., 2012), resulta difícil asociar tan fuertemente su abundancia a la cercanía de áreas protegidas.

Según el modelo hallado, a menores distancias a los arroyos pueden encontrarse mayores abundancias, esto coincide con lo reportado por Goulart et al. (2009) en el Bosque Atlántico del sur de Brasil. También con lo señalado por Kinlaw (1999) en Florida (EEUU) y Arteaga y Venticinquea (2008) en Amazonas central, donde esta especie prefiere sitios cercanos al agua y de pendiente baja o nula para construir sus refugios. No hay que descartar que la fauna del suelo asociada al valle de inundación favorezca la disponibilidad de alimento. Estas consideraciones valen también para la presencia del "Sistema de valles aluviales de arroyos internos". Estas selvas poseen árboles dispersos o agrupados en parches aislados y dosel poco definido, siendo menos densos que el otro Sistema Ecológico evaluado, esto se contrapone con lo observado en otro sector de Bosque Atlántico, donde *D. novemcinctus* seleccionó sitios de bosque denso (Goulart et al., 2009).

Dasyprocta azarae:

La abundancia resultó asociada (-) a la distancia a chacras. Esta relación encontraría explicación en que *D. azarae,* a pesar de ser una presa de caza habitual, resulta tolerante a la misma como ya se registró en otra región de Bosque Atlántico (Cullen et al., 2000). Mientras que sus predadores naturales, resultan cazados o ahuyentados más efectivamente en las cercanías de las chacras, liberando de esta manera al agutí de esta presión y favoreciendo su abundancia. Otra posibilidad es que algún cultivo, planta de borde de selva o capuera le favorezca al brindarle más alimento, como ejemplo, se lo observó comiendo cítricos caídos (Massoia et al., 2012; Gil, obs. pers.).

La otra variable significativa es la distancia a los arroyos, con una relación positiva, esto es que al alejarnos de los arroyos aumenta su abundancia. Se puede especular que exista una variación de la vegetación dentro de los "Sistemas" tenidos en cuenta, que pueda darle mayor protección o alimentación en la franja entre los 800 y 1200 m de los arroyos. La tercer variable seleccionada es la distancia a zonas silvestres con una relación positiva, a mayor distancia a las mismas, mayores abundancias. Es esperable que si esta especie es tolerante y favorecida por la cercanía de chacras, no sea afectada por la falta de protección de estas zonas silvestres. Una variable correlacionada con esta, es la cercanía a rutas terradas con tránsito (Tabla 2). Esta infraestructura probablemente pueda tener un efecto negativo sobre la especie. Las rutas implican ruidos, luces de vehículos, atropellamiento, disrupción de la continuidad de la vegetación y podría explicar el aumento de la abundancia a medida que nos apartamos de ellas. Esta especie resulta una de las más afectadas por los atropellamientos (Varela et al., 2013; Gnazzo y Gil, 2016).

Mazama americana:

A pesar de ser escasa la relación positiva con la distancia a chacras, esta coincide con lo observado respecto de posibles ingresos de cazadores furtivos para esta misma especie en esta región (Di Bitetti et al., 2008).

Mazama nana:

No se puede modelar presencia/ausencia de esta especie a partir de las variables predictoras utilizadas.

Cuniculus paca:

La presencia de la especie está algo relacionada con distancia a rutas terradas sin tránsito de manera curvilinear, de modo que la probabilidad de presencia aumenta a mayores distancias hasta los 11 km. Pero otra variable, la distancia a rutas pavimentadas, está muy correlacionada con esta (Tabla 2), por lo que esta tendencia podría interpretarse como el ahuyentamiento que ejerce directamente sobre *C. paca* la presencia de rutas pavimentadas, los ruidos y las luces de los vehículos (*C. paca* tiene actividad nocturna) y el rol como vía de ingreso de cazadores. Esta fobia hacia las rutas concuerda con el bajísimo índice de atropellamiento dentro del parque (Varela et al., 2013; Gnazzo y Gil, 2016). También concuerda con la bajísima cantidad de registros visuales de la especie en las bases de datos de la Administración de Parques Nacionales. Sin embargo, no condice con la habituación a la presencia humana que expresan Zapata-Ríos et al. (2006) y Massoia et al. (2012).

Las abundancias de esta especie responden muy bien a la relación con la distancia a rutas terradas sin tránsito, por lo que las bajas abundancias a menores distancias, puede explicarse de la misma manera que se hizo para su influencia en la presencia/ausencia de *C. paca*.

Procyon cancrivorus:

El aumento de la presencia con la distancia a las chacras, se explicaría porque esta especie, cerca de las chacras, es más susceptible a la presión de caza como animal indeseado, ahuyentamiento, competencia y exposición a enfermedades por parte de perros (Giraudo y Abramson, 1998; Srbek-Araujo y Chiarello, 2008; Lacerda et al., 2009; Massoia et al., 2012; Paschoal et al., 2012; Frigeri et al., 2014). La influencia de la cercanía de zonas silvestres resulta de manera negativa hasta los 6 km, luego la relación se invierte (Figura 8). Una posible explicación se puede encontrar si tenemos en cuenta que esta variable está altamente correlacionada con la distancia a los pinares, al aeropuerto y a rutas terradas con tránsito (Tabla 2). Estas tres influencias humanas pueden interpretarse como negativas para la presencia de la especie, por lo que a medida que nos alejamos de estas habría mayor probabilidad de hallarla. Para otra región del Bosque Atlántico (Paraná, Brasil), se ha reportado una abundancia menor para *P. cancrivorus* en pinares o sus bordes (Dias, 2010). Los ruidos, luces y movimiento de vehículos que significa la cercanía al aeropuerto y a rutas terradas con tránsito, podrían ahuyentar a esta especie. Resulta poco frecuente su atropellamiento dentro del parque (Varela et al., 2013; Gnazzo y Gil, 2016). Estas influencias ejercerían su efecto negativo hasta los 6 km, luego la relación se invierte, pudiendo intervenir en esta franja de distancias otros factores, probablemente aquí sí influya la dependencia de la cercanía de zonas medianamente conservadas. Finalmente, la correspondencia con la distancia a las rutas terradas sin tránsito, muestra una relación principalmente positiva (Figura 8). En este caso volvemos a recurrir a una variable muy correlacionada, la distancia a rutas pavimentadas (Tabla 2), las más impactantes de las rutas, las que en concordancia con lo antes mencionado para rutas terradas con tránsito, jugarían un rol de ahuyentamiento.

Respecto a la intensidad de uso, la única variable seleccionada fue la distancia a zonas silvestres (+-) con una relación similar a la que tiene con la probabilidad de presencia. La interpretación aquí sería la misma.

Tapirus terrestris:

La presencia de la especie puede modelarse a partir de la relación positiva con la distancia a chacras, siendo más probable lejos de las chacras. Esto podría deberse a que esta especie, cerca de las chacras, es más susceptible a la caza furtiva y a la influencia predadora y de enfermedades de animales domésticos (Giraudo y Abramson, 1998; Srbek-Araujo y Chiarello, 2008; Lacerda et al., 2009; Massoia et al., 2012; Paschoal et al., 2012; Frigeri et al., 2014; Cuerpo de Guardaparques del PN Iguazú, com. pers.). *Tapirus terrestris* evita áreas de agricultura, pastoreo y bosques secundarios en los alrededores de un área protegida de Bosque Atlántico (Medici, 2010). Y se considera que el tipo de cobertura de suelo y la distancia al límite del área protegida son importantes para modelar su favorabilidad de hábitat en el Bosque Atlántico (Norris, 2014). En cuanto a la distancia a rutas terradas sin tránsito, si esta medida aumenta, la probabilidad de presencia también lo hace hasta los 7,5 km, luego disminuye. Esto puede responder a variables altamente correlacionadas, por un lado, la distancia a rutas pavimentadas (Tabla 2), Norris (2014) señala que la distancia a rutas pavimentadas es buena predictora de la favorabilidad de hábitat en el Bosque Atlántico. Podría estar influyendo también la distancia al río Iguazú protegido y al río Iguazú desprotegido (Tabla 2), en definitiva al río Iguazú en su conjunto. Como ya se mencionó, esta especie está íntimamente ligada al agua y aunque el PN Iguazú está cruzado por numerosos arroyos, el gran río Iguazú estaría influyendo fuertemente en la presencia. *Tapirus terrestris* acude al agua para regular su temperatura corporal, refugiarse de predadores y liberarse de insectos y parásitos (Padilla y Dowler, 1994; Montenegro, 1998; Ayala y Wallace, 2010; Massoia et al., 2012; Cruz et al., 2014). Para *Tapirus terrestris* se considera que la distancia al

río es importante para modelar la favorabilidad de hábitat en el Bosque Atlántico (Norris, 2014).

En referencia a las variables ambientales que influyen en la intensidad de uso, el modelo seleccionó la distancia a barreros negativamente de manera que, más cerca de ellos, hay mayor intensidad de uso del territorio (Figura 8). Es conocido el atractivo y frecuente uso de estos afloramientos de barros salitrosos tanto en el Parque como en otros sitios de Sudamérica (Giai, 1976; Crespo, 1982; Emmons y Feer, 1997; Noss et al., 2003; Coelho, 2006; Gil, obs. pers.). En un bosque amazónico, se definió a los barreros como importantes para la distribución de la especie en la región (Montenegro, 2004) y en el Pantanal brasilero, independientemente del tipo de vegetación adyacente, los barreros son importantes para determinar la presencia del tapir, aunque no siempre están asociados a una alta frecuencia de uso de sus alrededores (Coelho et al., 2008). En estos dos casos aparecen como modeladores de la presencia/ausencia, no así de la intensidad de uso, esto resultó de manera inversa en el presente estudio. Barreros artificiales, con agregado de sal al suelo o panes de sal, podrían considerarse una medida que ayude a recolonizar o aumentar la población de tapires en zonas donde esta especie esté manejada. Esta medida no puede implementarse sin garantía que no sea utilizada por cazadores furtivos.

Respecto al aumento del uso conjuntamente a la distancia a las chacras, esta relación negativa de su abundancia con la cercanía a ingresos de cazadores ya fue probada en esta misma región (Cruz et al., 2014) y en otra región de Bosque Atlántico (Cullen et al., 2000). *T. terrestris* también mostró una relación negativa entre su abundancia y las actividades humanas en zonas silvestres con disturbios por deforestación y colonización, en la Amazonía ecuatoriana (Zapata-Ríos et al. 2006).

La relación de la intensidad de uso y la distancia a zonas silvestres es de tipo curvilinear, en la que a medida que comenzamos a alejarnos de estas zonas, hasta los 8.000 m

aprox., la intensidad baja, luego comienza a aumentar hasta alcanzar los niveles iniciales aproximadamente (Figura 8). La selección de esta variable concuerda, de manera general, con lo hallado por Norris (2014), el cual determina que la distancia al límite del área protegida y el tipo de cobertura de suelo son buenas variables para estimar la favorabilidad de hábitat para *Tapirus terrestris* en Bosque Atlántico. Aunque estas zonas silvestres poseen un grado de intervención actual y/o pasado, el tapir las tolera y podrían estar jugando un papel importante como hábitat favorable o para la conectividad funcional de la especie. Un ejemplo de esto, se observó en una reserva de Bosque Atlántico de San Pablo (Brasil) dentro de un paisaje fragmentado, donde el tapir presentó una dinámica de metapoblación, y la conectividad resulto necesaria para la persistencia de la población en dicha reserva, si bien el tapir evitó bosques secundarios en sus alrededores (Medici, 2010). Hay que tener en cuenta que la distancia a otras áreas protegidas está correlacionada significativa y positivamente con la de zonas silvestres (Tabla 2), por lo que con el mismo razonamiento, también puede estar aportando su influencia. Esta dependencia de las zonas silvestres y quizás de otras áreas protegidas, explicaría el decrecimiento del uso del territorio al aumentar la distancia a estas zonas. La relación positiva con la distancia a zonas silvestres que ocurre a partir de los 8 km aproximadamente es difícil de interpretar, probablemente el efecto anterior deje de influir y empiecen a modelar otras variables altamente correlacionadas pero con un efecto negativo sobre la intensidad de uso, tales como la cercanía al aeropuerto, a rutas terradas con tránsito, por la generación de ruidos, luces, movimiento de vehículos y distancia a pinares, por ser un hábitat desfavorable (Tabla 2). Para otra región del Bosque Atlántico, se ha reportado una abundancia menor para *T. terrestris* en pinares o sus bordes (Dias, 2010), además como ya se señaló, el tipo de cobertura de suelo y la distancia al límite del área protegida son importantes para modelar la favorabilidad de hábitat en el Bosque Atlántico (Norris, 2014).

En la selva amazónica de la Guayana Francesa, se usó un modelo de GLM para relacionar variables ambientales con abundancias de esta especie, las seleccionadas fueron: rango de altitud, unidades de paisaje y disturbios humanos. Por otro lado, modelando con MaxEnt la favorabilidad de hábitat con datos de presencia, las variables que más aportaron al modelo fueron: disturbios humanos, unidades de paisaje, precipitaciones y altitud media. Estos resultados y las abundancias estuvieron correlacionados (Clément et al., 2014). Si bien estos análisis son de una escala de menor detalle, los disturbios humanos siguen siendo una variable común con lo encontrado en el presente estudio (rutas, pinares, aeropuerto y chacras).

Con base en estas interpretaciones, se recomienda para la gestión del Parque Nacional Iguazú: i) Realizar controles de caza furtiva e intrusión de perros en sectores cercanos a los límites con chacras. ii) Lograr mecanismos de manejos conservativos en las chacras linderas con el Parque: reduciendo y/o confinando a los perros, vacunando a los animales domésticos, evitando la caza en estas propiedades, incluyendo un manejo preventivo de depredaciones por animales silvestres (confinamiento de animales vulnerables, por ejemplo), haciendo respetar y aumentando la "faja ecológica" definida por ley (de 50 m) de bosque nativo sobre los límites de propiedades, minimizando la plantación de pinos. iii) Reducir o evitar la circulación nocturna en el tramo terrado de la RN 101. Incorporar mecanismos de reducción de velocidad para evitar atropellamientos (lomos de burro, controles de horarios de entrada y salida, fotomultas con radares, etc.) en todas las rutas públicas del interior del Parque. Establecer pasafaunas sub-viales en las rutas pavimentadas.

Conclusión

En general, las variables utilizadas fueron útiles para explicar en parte la presencia/ausencia de las especies tratadas y un poco más para la abundancia o intensidad de uso (Tablas 3 y 4).

La distancia a zonas silvestres y chacras juegan un rol importante en la presencia y abundancia de las especies, para cinco de las siete especies tratadas, le sigue la distancia a rutas terradas sin tránsito, con cuatro especies influidas. Los signos de las relaciones cambian según las especies.

Con base en las variables seleccionadas por los modelos y su interpretación, podríamos clasificar a las especies según si se favorecen, se perjudican o son indiferentes a las actividades antrópicas (Tablas 3 y 4):

Actividades en un ámbito de conservación (dentro del PN Iguazú):

- Perjudicadas por rutas pavimentadas o terradas con tránsito: *Dasyprocta azarae, Cuniculus paca, Procyon cancrivorus, Tapirus terrestris.*

Actividades en un ámbito rural tradicional (fuera del PN Iguazú):

- Favorecidas por asentamientos humanos: *Dasyprocta azarae.*
- Perjudicadas por asentamientos humanos: *Dasypus novemcinctus, Procyon cancrivorus, Tapirus terrestris.*
- Perjudicadas por el aeropuerto y pinares: *Procyon cancrivorus, Tapirus terrestris.*
- Favorecidas por zonas silvestres conservadas adyacentes al PN Iguazú: *Procyon cancrivorus, Tapirus terrestris.*

Actividades en un ámbito de conservación o rural tradicional (dentro o fuera del PN Iguazú):

- No influenciadas por actividades antrópicas: *Dasypus novemcinctus* (presencia), *Dasyprocta azarae* (presencia), *Mazama americana* (presencia y abundancia), *Mazama nana* (presencia).

Las influencias negativas aquí mencionadas, deben tenerse en cuenta a la hora de planificar nueva infraestructura dentro del PN Iguazú o cuando se interactúe con su entorno para lograr establecer una zona de amortiguación. Teniendo en cuenta especialmente a las especies amenazadas como: *Procyon cancrivorus* Vulnerable (VU) en Argentina y Preocupación menor (LC) a escala global; *Mazama americana* Casi amenazado (NT) en Argentina y posee Datos insuficientes (DD) a escala global; *Tapirus terrestris* En peligro (EN) en Argentina y Vulnerable (VU) a escala global y *Dasyprocta azarae* Casi amenazado (NT) en Argentina y con Datos insuficientes (DD) a escala global (IUCN, 2015; Ojeda et al., 2012).

Por otra parte, con respecto a variables naturales del PNI, *Dasypus novemcinctus* resultó favorecida por la cercanía a arroyos y por la presencia del "Sistema de valles aluviales de arroyos internos"; *Dasyprocta azarae* por el tipo de vegetación pero a una escala mayor que la de "Sistemas" en la franja entre los 800 y 1200 m de los arroyos y *Tapirus terrestris* por la proximidad del río Iguazú y de los barreros. Hay que tener en cuenta que seguramente los arroyos influyen en la presencia y abundancia de varias de las especies tratadas y para las cuales su cercanía no pudo usarse en los modelos, por no tener muestreos a distintas distancias de los mismos, como *Cuniculus paca*, *Procyon cancrivorus* y *Tapirus terrestris.*

Casi todas estas especies forman parte de la dieta habitual del jaguar (*Panthera onca*), por lo que la disminución de su presencia o abundancias afecta directamente la disponibilidad de presas de esta especie de felino En peligro crítico (CR) en Argentina (Ojeda et al., 2012).

La baja disponibilidad de presas está señalada como una de las siete amenazas más importantes de *Panthera onca* (Subcomisión Selva Paranaense para el Plan Estratégico Nacional de Conservación del Yaguareté, 2011).

Bibliografía

Akaike, H. 1973. Maximum likelihood identification of Gaussian autoregressive moving average models. *Biometrika*, 60 (2): 255-265.

Aranda, M. 2000. *Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México.* CONABIO, Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México. 212 pp.

Araújo, M. B., y R. G. Pearson. 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, 28(5): 693-695.

Arispe, R., C. Venegas y D. Rumiz. 2008. Abundancia y patrones de actividad del mapache (*Procyon cancrivorus*) en un bosque chiquitano de Bolivia. *Mastozoología Neotropical*, 15(2): 323-333.

Arteaga, M. C. y E. M. Venticinque. 2008. Influence of topography on the location and density of armadillo burrows (Dasypodidae: Xenarthra) in the central Amazon, Brazil. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 73(4): 262-266.

Ayala G, Wallace R. B. 2010. Tapiridae. En: Wallace R. B., H. Gómez, Z. R. Porcel, D. I. Rumiz (Eds.). *Distribución, Ecología y Conservación de los Mamíferos Medianos y Grandes de Bolivia*. Editorial Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 906 pp.

Balmford, A., R. E. Green y M. Jenkins. 2003. Measuring the changing state of nature. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 326–330.

Barquez, R. M., M. M. Díaz y R. A. Ojeda (Eds.). 2006. *Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución.* S. M. de Tucumán, Argentina. 356 pp.

Beale, C. M. y P. Monaghan. 2004. Behavioural responses to human disturbance: a matter of choice? *Animal Behaviour,* 68: 1065–1069.

Beck-King, H., O. v. Helversen y R. Beck-King. 1999. Home range, population density, and food resources of *Agouti paca* (Rodentia: Agoutidae) in Costa Rica: A study using alternative methods. *Biotropica,* 31(4): 675-68

Beisiegel, B. D. M. 2007. Foraging association between coatis (*Nasua nasua*) and birds of the Atlantic Forest, Brazil. *Biotropica*, 39(2): 283-285.

Kiss, A. 2004. Is community-based ecotourism a good use of biodiversity conservation funds? *Trends Ecol. Evol.,* 19: 232–237.

Blumstein, D. T., E. Fernandez-Juricic, P. A. Zollner y S. C. Garity. 2005 Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. *J. Appl. Ecol.,* 42: 943–953.

Bodmer, R. E. 1990. Fruit patch size and frugivory in the lowland tapir (*Tapirus terrestris*). *J. Zool.,* 222: 121–128.

Bolaños Citalán, J. E. y E. J. Naranjo. 2001. Abundancia, densidad y distribución de las poblaciones de ungulados en la cuenca del río Lacantún, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 5: 45-57.

Brown, J. P. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist,* 124: 255-279.

Carrillo, E., G. Wong y A. Cuaron. 2000. Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. *Conservation Biology, 14*: 1580-1591.

Chalukian, S. C. 1999. *Cuadro de Situación de las Unidades de Conservación de la Selva Paranaense*. FVSA. Buenos Aires, Argentina. 24 pp.

Christ, C., O. Hillel, S. Matus y J. Sweeting. 2003. *Tourism and biodiversity: mapping tourism's global footprint.* Conservation International, Washington DC.

Clark Labs. 2003. Idrisi Kilimanjaro. GIS software package. Clark Labs, Worcester, MA.

Clément, L., F. Catzeflis, C. Richard-Hansen, S. Barrioz y B. de Thoisy. 2014. Conservation interests of applying spatial distribution modelling to large vagile Neotropical mammals. *Tropical Conservation Science*, 7(2).

Coelho, I. P. 2006. *Relações entre barreiros e a fauna de vertebrados no nordeste do Pantanal, Brasil*. Dissertação de Mestre em Biologia Animal, Área de Ecologia e Comportamento, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, UFRGS. Porto Alegre, Brasil.

Coelho, I.P., L.F.B. Oliveira, M.E. Oliveira y J.L.P. Cordeiro. 2008. The Importance of Natural Licks in Predicting Lowland Tapir (*Tapirus terrestris*, Linnaeus 1758) Occurrence in the Brazilian Pantanal. *Tapir Conservation, The Newsletter of the IUCN/SSC Tapir Specialist Group*, 17/2(24): 5-10.

Crawley, M. J. 1993. *GLIM for ecologists.* Blackwell Scientific Publications, Oxford. 379 pp.

Crespo, J. A. 1982. Ecología de la comunidad de mamíferos del Parque Nacional Iguazú, Misiones. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Ecología* 3(2): 1-172.

Cruz, P., A. Paviolo, R. F. Bó, J. J. Thompson y M. S. Di Bitetti. 2014. Daily activity patterns and habitat use of the lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in the Atlantic Forest. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 79(6): 376-383.

Cullen, L., R. E. Bodmer y C. V. Pádua. 2000. Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic forests, Brazil. *Biological conservation*, 95(1): 49-56.

De Angelo, C., A. Paviolo, Y. Di Blanco y M. Di Bitetti. 2008. *Guía de huellas de los mamíferos de Misiones y otras áreas del Subtrópico de Argentina.* Ed. del Subtrópico. S. M. de Tucumán, Argentina. 121 pp.

Di Bitetti, M. S., A. Paviolo, C. D. De Angelo y Y. E. Di Blanco. 2008. Local and continental correlates of the abundance of a Neotropical cat, the ocelot (*Leopardus pardalis*). *Journal of Tropical Ecology*, 24(2): 189-200.

Dias, M. 2010. *Mamíferos de médio e grande porte e ecologia alimentar de carnívoros em remanescentes de Floresta Ombrófia Mista e plantios de Pinus spp. na região centro-sul do Estado do Paraná, Brasil*. Dissertação de Mestre em Biologia Animal, Área de Ecologia e Comportamento, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista "Júlio De Mesquita Filho", Campus De São José Do Rio Preto.

Díaz Benavides, D. y E. Pérez-Ducy 2001. *Tourism in the least developed countries*. World Tourism Organization. http://www.e-unwto.org/doi/abs/10.18111/9789284404513

Emmons, L. H. y F. Feer. 1997. *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. Chicago, University of Chicago Press, 2nd ed., 396 pp.

Emmons, L. H. 1990. *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. University of Chicago Press. Chicago, USA. 289 pp.

ESRI Inc. 1999-2012. ArcMap 10.1, ArcGIS 10.1 SP1 for Desktop.

Fernández-Juricic, E. 2002. Can human disturbance promote nestedness? A case study with birds in an urban fragmented landscape. *Oecologia*, 131:269–278

Fragoso, J. M. V. 1991. Effects of hunting on tapirs in Belize. pp: 154-173. En: Robinson, J. G. y K. Redford (eds.). *Neotropical Wildlife Use and Conservation*. The University of Chicago Press. Chicago, USA.

Frid, A., L. M. Dill. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conserv. Ecol.*, 6(1):11.

Frigeri, E., C. R. Cassano y R. Pardini. 2014. Domestic dog invasion in an agroforestry mosaic in southern Bahia, Brazil. *Tropical Conservation Science*, 7(3): 508-528.

Garciarena, 2009. Los caudales del río Iguazú. pp: 273-286. En: Carpinetti, B., M. Garciarena y M. Almirón (Eds.). *Contribuciones para la conservación y manejo en el Parque Nacional Iguazú.* Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina.

Gascoigne, J.C. y R.N. Lipcius. 2004. Allee effects driven by predation. *Journal of Applied Ecology*. 41(5): 801-810.

Giai, A. 1976. *Vida de un naturalista en Misiones.* Ed. Albatros. 171 pp.

Gill, J. A., W. J. Sutherland y A. R. Watkinson. 1996. A method to quantify the effects of human disturbance on animal populations. *J. Appl. Ecol.*, 33: 786–792.

Giraudo, A. R. y R. R. Abramson. 1998. Usos de la fauna silvestre por los pobladores rurales en la selva paranaense de Misiones: tipos de uso, influencia de la fragmentación y posibilidades de manejo sustentable. *Boletín Técnico de la Fundación Vida Silvestre Argentina,* 47: 1-41.

Gnazzo, V. y G. Gil. 2016. *Análisis de atropellamientos de fauna en las rutas del Parque Nacional Iguazú. Informe de voluntariado (marzo 2015)*. Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales (CIES), Delegación Regional del Noreste Argentino (DRNEA), Administración de Parques Nacionales. 59 pp.

Goulart, F. V. B., N. C. Cáceres , M. E. Graipel, M. A. Tortato, I. R. Ghizoni y L. G. R. Oliveira-Santos. 2009. Habitat selection by large mammals in a southern Brazilian Atlantic Forest. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 74 (3): 182-190.

Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters,* 8: 993-1009.

Gutzwiller K. J. 1995. Recreational disturbance and wildlife communities. Pp: 169–181. En: Knight, R. L. y K. J. Gutzwiller (Eds.). *Wildlife and recreationists: coexistence through management and research*. Island Press, Washington DC.

Gutzwiller, K. J. y S. H. Anderson. 1999. Spatial extent of human-intrusion effects on subalpine bird distributions. *Condor,* 101: 378–389.

He, F. y K. J. Gaston. 2000. Estimating species abundance from occurrence. *American Naturalist,* 156: 553-559.

Heil, L., E. Fernández-Juricic, D. Renison, A. M. Cingolani y D. T. Blumstein. 2007. Avian responses to tourism in the biogeographically isolated high Córdoba Mountains, Argentina. pp: 183-200. En: Hawksworth, D. L. y A. T. Bull (Eds.). *Vertebrate Conservation and Biodiversity, Topics in Biodiversity and Conservation*. Springer. Netherlands.

Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. I. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.

Hortal, J. y J. M. Lobo. 2002. Una metodología para predecir la distribución espacial de la diversidad biológica. *Ecología*, 16: 405-432.

IAP. 2008. *Manual de rastros da selva Paranaense.* Moro-Rios, RF, JE Silva-Pereira, PW Silva, M Moura-Britto y DN Marques Patrocínio (Elab.). Instituto Ambiental do Paraná (IAP). Curitiba, Brasil. 70 p.

IUCN. 2015. *The IUCN Red List of Threatened Species.* Version 2015-4. <www.iucnredlist.org>. Consultado el 17 de marzo de 2016.

Jorge, M. S. P. y C. A. Peres. 2005. Population density and home range size of Red-Rumped Agoutis (*Dasyprocta leporina*) within and outside a natural Brazil nut stand in Southeastern Amazonia. *Biotropica*, 37: 317–321.

Juliá, J. P. y E. Richard. 2001. Management of brown brocket deer (*Mazama gouazoubira*) under conditions of strict control in Reserva Experimental Horco Molle (Tucumán, Argentina). *Deer Specialist Group News*, 16: 8–9.

Keuroghlian, A. y D. P. Eaton. 2009. Removal of palm fruits and ecosystem engineering in palm stands by white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*) and other frugivores in an isolated Atlantic Forest fragment. *Biodiversity and Conservation*, 18(7): 1733-1750.

Keuroghlian, A., D. P. Eaton y W. S. Longland. 2004. Area use by white-lipped and collared peccaries (*Tayassu pecari* and *Tayassu tajacu*) in a tropical forest fragment. *Biological Conservation,* 120: 415-429.

Kinlaw, A. 1999. A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. *Journal of Arid Environments*, 41(2): 127-145.

Kunin, W. E. 1998. Extrapolating species abundance across spatial scales. *Science,* 281(5382): 1513-1515.

Kushner, R.B. y K.A. Hovel. 2006. Effects of native predators and eelgrass habitat structure on the introduced Asian mussel *Musculista senhousia* (Benson in Cantor) in southern California. *Journal of experimental marine biology and ecology*. 332(2): 166-177.

Lacerda, A. C., W. M. Tomas y J. Marinho-Filho. 2009. Domestic dogs as an edge effect in the Brasília National Park, Brazil: interactions with native mammals. *Animal Conservation*, 12(5): 477-487.

Laurance, W. F. 1991. Ecological correlates of extinction proneness in Australian tropical rain forest mammals. *Conservation Biology*, 5(1): 79-89.

Layne, J. N. y D. Glover. 1977. Home range of the Armadillo in Florida. *Journal of Mammalogy*, 58(3): 411-413

López-Darias, M. y J. M. Lobo. 2009. Micro-scale distribution of rabbits on Fuerteventura Island. *Biodiversity and Conservation*, 18(14): 3687-3704.

Marcus, M. 1984. *Behavioral ecology of paca (Agouti paca) on Barro Colorado Island, Panama.* M.S. Thesis, University of Maine, Orono, Maine.

Martín, G. 2012. *Informe estadístico sobre la actividad turística en las áreas protegidas (2003-2011)*. Dirección de Aprovechamiento de Recursos. Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina. 8 pp.

Massoia, E., J. C. Chebez y A. Bosso. 2012. Los *mamíferos silvestres de la provincia de Misiones, Argentina*. Ed. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Argentina. 510 pp.

Medici, E. P. 2010. *Assessing the viability of Lowland Tapir populations in a fragmented landscape.* Thesis, Durrell Institute of Conservation and Ecology (DICE), University of Kent. Canterbury. 276 pp.

Miller, S. G., R. L. Knight y C. K. Miller. 1998. Influence of recreational trails on breeding bird communities. *Ecol. Appl.*, 8: 162–169

Montenegro, O. L. 1998. *The behavior of lowland tapir (Tapirus terrestris) at a natural mineral lick in the Peruvian Amazon*. M.A. Thesis. University of Florida, Gainsville, FL.

Montenegro, O. L. 2004. *Natural licks as keystone resources for wildlife and people in Amazonia.* PhD Dissertation. University of Florida, Gainsville, FL.

Müllner, A., K. E. Linsenmair y M. Wikelski. 2004. Exposure to ecotourism reduces survival and affects stress response in hoatzin chicks (*Opisthocomus hoazin*). *Biological Conservation*, 118(4): 549-558.

Naidoo, R. y T. H. Ricketts. 2006. Maping the economic costs and benefits of conservation. *PLoS Biology*, 4(11): 2153-2164.

Nakano-Oliveira, E., R. Fusco, E. A. V. dos Santos, E. L. A. Monteiro-Filho. 2004. New information about the behavior of *Lontra longicaudis* (Carnivora: Mustelidae) by radio-telemetry. *IUCN Otter Spec. Group Bull.*, 21(1): 31-35.

Newmark, W. D., Stanley, W. T., & Goodman, S. M. 2014. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation among Afrotropical terrestrial small mammals in northeast Tanzania. *Journal of Mammalogy*, 95(2): 269-275.

Norris, D. 2014. Model thresholds are more important than presence location type: Understanding the distribution of lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in a continuous Atlantic forest of southeast Brazil. *Tropical Conservation Science*, 7(3): 529-547.

Noss, J., R.L. Cuéllar, J. Barrientos, L. Maffei, E. Cuéllar, R. Arispe, D. Rúmiz y K. Rivero. 2003. A camera trapping and radio telemetry study of lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in Bolivian dry forests. *Newsletter IUCN/SSC Tapir Specialist Group*, 12: 24–32.

Numa, C., J. M. Lobo y J. R. Verdu. 2012. Scaling local abundance determinants in Mediterranean dung beetles. *Insect Conservation and Diversity*, 5(2): 106-117.

Ojeda, R. A., V. Chillo y G. B. Díaz Isenrath. 2012. *Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina.* Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Mendoza, Argentina. 257 pp.

Padilla, M. y R. C. Dowler. 1994. *Tapirus terrestris. Mamm. Species,* 481:1-8.

Paschoal, A. M. O., R. L. Massara, J. L. Santos y A. G. Chiarello. 2012. Is the domestic dog becoming an abundant species in the Atlantic forest? A study case in southeastern Brazil. *Mammalia*, 76(1): 67-76.

Paviolo, A., Y. E. Di Blanco, C. D. De Angelo y M. S. Di Bitetti. 2009. Protection affects the abundance and activity patterns of pumas in the Atlantic Forest. *Journal of Mammalogy*, 90(4): 926-934.

Paviolo, 2010. Densidad de yaguareté (*Panthera onca*) en la selva paranaense: su relación con la disponibilidad de presas, presión de caza y coexistencia con el puma (*Puma concolor*). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. 214 pp.

Peres, C. A. (1996). Population status of white-lipped *Tayassu pecari* and collared peccaries *T. tajacu* in hunted and unhunted Amazonian forests. *Biological Conservation*, 77(2): 115-123.

Peterson, A. T., J. Soberón y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285: 1265–1267.

Peyras, M., N. I. Vespa, M. I. Bellocq y G. A. Zurita. 2013. Quantifying edge effects: the role of habitat contrast and species specialization. *Journal of insect conservation*, 17(4): 807-820.

Piatt, J.F., A.M. Harding, M. Shultz, S.G. Speckman, T.I. van Pelt, G.S. Drew y A.B. Kettle. 2007. Seabirds as indicators of marine food supplies: Cairns revisited. *Marine Ecology Progress Series*, 352: 221-234.

Placci, L. G., S. I. Arditi, P. A. Giorgis y A. A. Wutrich. 1992. Estructura del palmital e importancia de *Euterpe edulis* como especie clave en el Parque Nacional Iguazú, Argentina. *Yvyrareta*, 3(3): 93-108.

Priskin, J. 2003. Tourist perceptions of degradation caused by coastal nature-based recreation. *Environ. Manage.*, 32: 189–204

Quadros, J. y E. L. A. Monteiro-Filho. 2002. Sprainting sites of the Neotropical otter, *Lontra longicaudis*, in an Atlantic Forest area of southern Brazil. *Mastozoología neotropical*, 9(1): 39-46.

Reyna-Hurtado, R. y G. W. Tanner. 2007. Ungulate relative abundance in hunted and non-hunted sites in Calakmul Forest (Southern Mexico). *Biodiversity and Conservation*, 16(3): 743-756.

Ríos-Uzeda, B., R. B. Wallace, H. Araníbar y C. Veitch. 2001. Evaluación de mamíferos medianos y grandes en el bosque semideciduo del alto Tuichi (PN y ANMI Madidi, Depto. La Paz). *Ecología en Bolivia*, 36:31-38.

Rocha, E. C., E. Silva, S. V. Martins y F. C. Cardoso Barreto. 2006. Evaluación estacional de la riqueza y abundancia de especies de mamíferos en la Reserva Biológica Municipal "Mário Viana", Mato Grosso, Brasil. *Revista de Biología Tropical*, 54(3): 879-888.

Rumiz, D. I., C. F. Eulert y R. Arispe. 1998. Evaluación de la diversidad de mamíferos medianos y grandes en el Parque Nacional Carrasco (Cochabamba-Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 4: 77-90.

Rumiz, D. I., K. Rivero, H. Gómez, L. Sainz, A. Nuñez y R. B. Wallace. 2010. Cervidae. Capítulo 24. pp: 629-658. En: *Distribución, ecología y conservación de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia.* Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño.

Ojeda, R. A., V. Chillo y G. B. Díaz Isenrath. 2012. *Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina.* Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Mendoza, Argentina. 257 pp.

Sekercioglu, C. H. 2002. Impacts of birdwatching on human and avian communities. *Environ. Conserv.*, 29: 282–289.

Simonetti, J. A. y I. Huareco. 1999. Uso de huellas para estimar diversidad y abundancia relativa de los mamíferos de la Reserva de la Biósfera - Estación Biológica del Beni, Bolivia. *Mastozoología Neotropical*, 6(2): 139-144.

Skagen, S. K., R. L. Knight y G. H. Orians. 1991. Human disturbance of an avian scavenging guild. *Ecol. Appl.* 1: 215–225.

Soini, P. y M. Soini. 1992. Ecología del ronsoco o capibara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) en la Reserva Nacional Pacaya-Samiria, Perú. *Folia Amaz.*, 4: 119-133.

Soria, A. y S. Fabri. 2012. Introducción al conocimiento de las huellas de los mamíferos misioneros. pp: 491-509. En: Massoia, E., J. C. Chebez y A. Bosso. *Los mamíferos silvestres de la provincia de Misiones, Argentina.* Ed. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Buenos Aires, Argentina.

Srbek-Araujo, A. C. y A. G. Chiarello. 2008. Domestic dogs in Atlantic forest preserves of south-eastern Brazil: a camera-trapping study on patterns of entrance and site occupancy rates. *Brazilian Journal of Biology*, 68(4): 771-779.

Srur, M., F. Gatti, V. Benesovsky, J. Herrera, R. Melzew y M. Camposano. 2009. Los tipos de vegetación y ambientes del Parque Nacional Iguazú y su distribución en el paisaje. pp: 99-118. En: Carpinetti, B., M. Garciarena y M. Almirón (Eds.). *Contribuciones para la conservación y manejo en el Parque Nacional Iguazú.* Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina.

StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com.

Subcomisión Selva Paranaense para el Plan Estratégico Nacional de Conservación del Yaguareté. 2011. Plan de acción para la conservación de la población de yaguareté (*Panthera onca*) del Corredor Verde de Misiones. Ministerio de Ecología y Recursos Naturales Renovables; Fundación Vida Silvestre Argentina; Administración de Parques Nacionales; Asociación Civil Centro de Investigaciones del Bosque Atlántico Red Yaguareté; Fundación de Historia Natural Félix de Azara. 86 pp. http://www.ecologia.misiones.gov.ar/ecoweb/tmp/Archivos/Plan_Accion_Yaguarete.pdf

van der Zande, A. N., J. C. Berkhuizen, H. C. van Latesteijn, W. J. ter Keurs y A. J. Poppelaars. 1984. Impact of outdoor recreational activities on the density of a number of breeding bird species in woods adjacent to urban residential areas. *Biol. Conserv.*, 30: 1–39.

Varela, D. V., C. De Angelo, G. Gil, J. Anfuso, A. Paviolo y A. Bosso. 2013. *Análisis preliminar de los atropellamientos en las Rutas Nacionales 12 y 101 en los tramos que atraviesan el bloque norte de bosques de Misiones*. Conservación Argentina; Proyecto

Yaguareté; Centro de Investigaciones del Bosque Atlántico; Instituto de Biología Subtropical, Universidad Nacional de Misiones-CONICET; Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET); Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales (CIES), Delegación Regional del Noreste Argentino (DRNEA), Administración de Parques Nacionales; Centro de Rescate, Rehabilitación y Recría de Fauna Güira Oga. http://www.sib.gov.ar/cies/descargas/proyectos_propios/An%C3%A1lisis%20preliminar%20de%20los%20atropellamientos%20-%20Varela%20et%20al%202013%20Revch.pdf

Vincent, J. y M. Haworth. 1983. Poisson regression models of species abundance. *Journal of Biogeography,* 10: 153–160.

Wallace, R. B. 1999. Transectas lineales: recomendaciones sobre diseño, práctica y análisis. Seccion VI. pp: 1-14. En: Painter, L., D. Rumiz, D. Guinart, R. Wallace, B. Flores y W. Townsend (Instr.). *Técnicas de investigación para el manejo de fauna silvestre. Un manual del curso dictado con motivo del III Congreso Internacional sobre Manejo de Fauna Silvestre en la Amazonía, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.* Documento Técnico 82/1999. Contrato USAID: 511-0621-C-00-3027, Chemonics International, USAID/Bolivia. Santa Cruz, Bolivia.

Webb, N. V. y D. T. Blumstein. 2005. Variation in human disturbance differentially affects predation risk assessment in western gulls. *Condor,* 107: 178–181.

Williams, P. H. y M. B. Araújo. 2000. Using probability of persistence to identify important areas for biodiversity. *Proceedings of the Royal Society series B: Biological Sciences,* 267: 1959-1966.

Zapata-Rios, G., E. Araguillin y J. P. Jorgenson. 2006. Caracterización de la comunidad de mamíferos no voladores en las estribaciones orientales de la Cordillera del Kutukú, Amazonía Ecuatoriana. *Mastozoología Neotropical,* 13(2): 227-238.

Apéndice I.

Abundancias (encuentros/km) en transectos de 0,5 km efectuados sobre caminos de tierra.

Transecto	*D. novemcinctus*	*D. azarae*	Transecto	*D. novemcinctus*	*D. azarae*
1	6	12	**43**	0	0
2	0	14	**44**	0	0
3	0	0	**45**	0	0
4	2	0	**46**	0	0
5	0	0	**47**	2	0
6	6	2	**48**	0	0
7	8	2	**49**	0	0
8	0	0	**50**	0	0
9	2	2	**51**	4	0
10	0	0	**52**	0	0
11	4	4	**53**	2	0
12	0	2	**54**	2	0
13	0	2	**55**	6	0
14	2	0	**56**	0	0
15	0	4	**57**	0	4
16	0	6	**58**	0	0
17	0	16	**59**	2	2
18	2	0	**60**	0	0
19	0	0	**61**	0	0
20	2	2	**62**	0	0
21	0	0	**63**	0	0
22	0	0	**64**	0	0
23	0	0	**65**	0	0
24	0	2	**66**	0	0
25	2	0	**67**	0	0
26	2	4	**68**	0	0
27	0	4	**69**	0	0
28	0	2	**70**	2	0
29	0	6	**71**	0	0
30	0	0	**72**	0	2
31	0	0	**73**	0	2
32	2	0	**74**	0	2
33	0	0	**75**	0	0
34	0	0	**76**	0	0
35	0	0	**77**	30	4
36	2	0	**78**	24	0
37	0	0	**79**	18	4
38	0	0	**80**	26	8
39	0	0	**81**	0	0
40	2	0	**82**	18	0
41	0	0	**83**	22	0
42	0	2	**84**	10	2

Apéndice II.

Intensidad de uso (encuentros/km) en transectos de 0,5 km efectuados sobre arroyos.

Transecto	*M. americana*	*M. nana*	*C. paca*	*P. cancrivorus*	*T. terrestris*
1	2	0	4	7	6
2	0	0	0	0	3
3	0	0	0	0	5
4	0	0	0	0	0
5	2	1	1	0	2
6	1	0	2	0	0
7	2	0	0	0	14
8	5	0	0	0	11
9	0	0	0	0	20
10	6	0	0	2	11
11	3	0	0	0	10
12	1	0	2	0	15
13	1	1	0	1	5
14	8	0	0	0	11
15	13	0	0	0	9
16	9	0	1	0	9
17	4	0	3	1	3
18	1	0	3	0	5
19	0	0	0	0	9
20	0	0	0	1	6
21	2	0	1	5	19
22	2	0	1	2	11
23	1	0	2	2	9
24	1	0	1	0	11
25	2	0	0	2	9
26	0	1	1	0	14
27	0	0	0	0	0
28	1	0	0	0	1
29	2	0	0	0	20
30	2	0	2	1	21
31	2	2	1	0	18
32	0	0	1	0	15
33	0	0	1	1	14
34	5	3	4	3	17
35	6	5	1	7	5
36	1	5	1	4	6
37	5	0	0	2	5
38	7	0	7	2	7
39	3	1	5	3	13
40	2	0	1	7	16
41	3	0	2	2	21
42	3	0	2	0	18
43	13	0	0	0	40
44	4	0	1	0	13
45	1	0	3	0	17
46	1	0	2	6	5
47	2	0	5	0	10
48	1	0	4	2	1
49	6	0	10	1	3
50	2	0	5	0	0
51	1	1	9	3	0
52	0	0	0	2	0
53	0	0	3	0	1
54	2	0	1	0	5
55	2	0	0	0	21

CAPÍTULO 6

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

El uso de modelos de distribución de especies está generalizado, incluso aplicado a la conservación (Margules y Pressey, 2000; Addison et al., 2013), aunque la aplicación real para estas prácticas es ínfimo; menos del 1% de los trabajos son efectivamente utilizados con este propósito (Guisan et al., 2013). Los resultados de estos modelos pueden ofrecernos dos interpretaciones, una relacionada con la determinación de los lugares propicios para la presencia de las especies y otra que tiene que ver con la interpretación de los valores continuos de favorabilidad ambiental (Jiménez-Valverde et al., 2007; Lobo et al., 2008; Jiménez-Valverde, 2011).

En esta tesis se han abordado estos dos aspectos en situaciones poco exploradas, con el **objetivo general** de "Realizar un aporte al análisis de las posibilidades que ofrecen los modelos de distribución de especies (SDMs), cuando se busca su aplicación en distintas situaciones de interés para la conservación de mamíferos y se posee información parcial", se han tratado los siguientes temas:

1-Identificación de sitios propicios para la presencia de especies con pocos registros;

2-Mapeo de la distribución real de especies con muchos registros, amplia distribución, pero baja densidad y poca visibilidad;

3-Exploración de la relación entre las abundancias locales y los valores de favorabilidad obtenidos mediante SDMs;

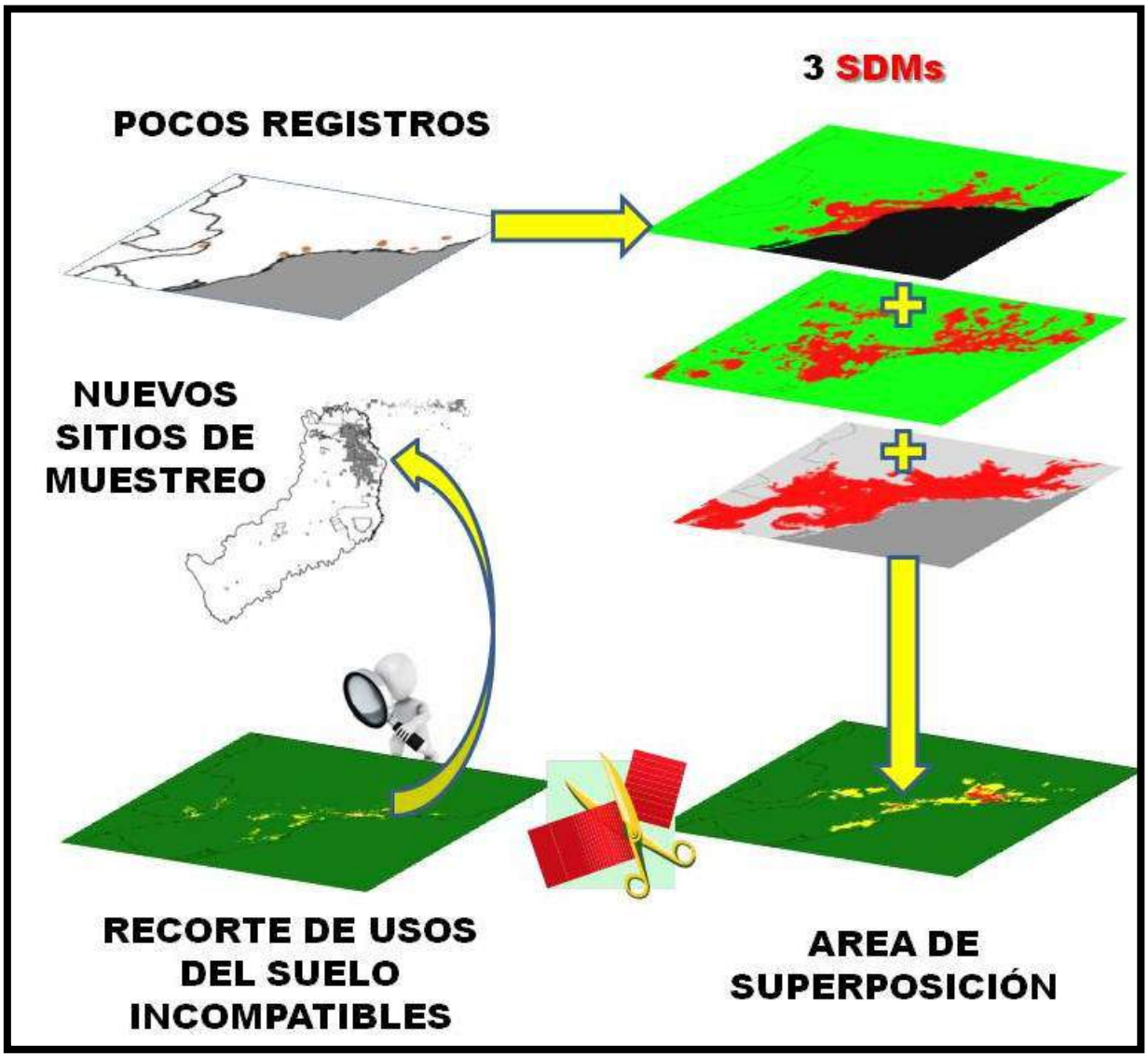
4-Análisis de la asociación, a escala local, entre variables ambientales y las abundancias.

Identificación de sitios propicios de especies con pocos registros

Para este caso, se planteó el **objetivo 1**: "Explorar la utilidad de los SDMs al objeto de discriminar áreas con condiciones ambientales favorables, donde realizar futuros esfuerzos de colecta, para diferentes especies con muy pocos registros en toda su área de distribución" **(Capítulo 2).** La utilización de un conjunto estandarizado de predictores: i) minimiza la

subjetividad en la elección de las nuevas localidades a prospectar, ii) garantiza la obtención de resultados sobre una extensa región, y iii) permite priorizar las localidades de colecta según su favorabilidad, estado actual de antropización y accesibilidad.

Resumen gráfico de la identificación de sitios propicios de especies con pocos registros



Especies de descubrimiento reciente, de hábitats poco muestreados o que necesitan métodos de detección muy específicos, pueden ser los casos más típicos de especies con pocos registros globales. Estas especies entran en la clasificación de estatus de conservación como de Datos Insuficientes (DD). Según la UICN (2012), hasta tanto se obtenga la

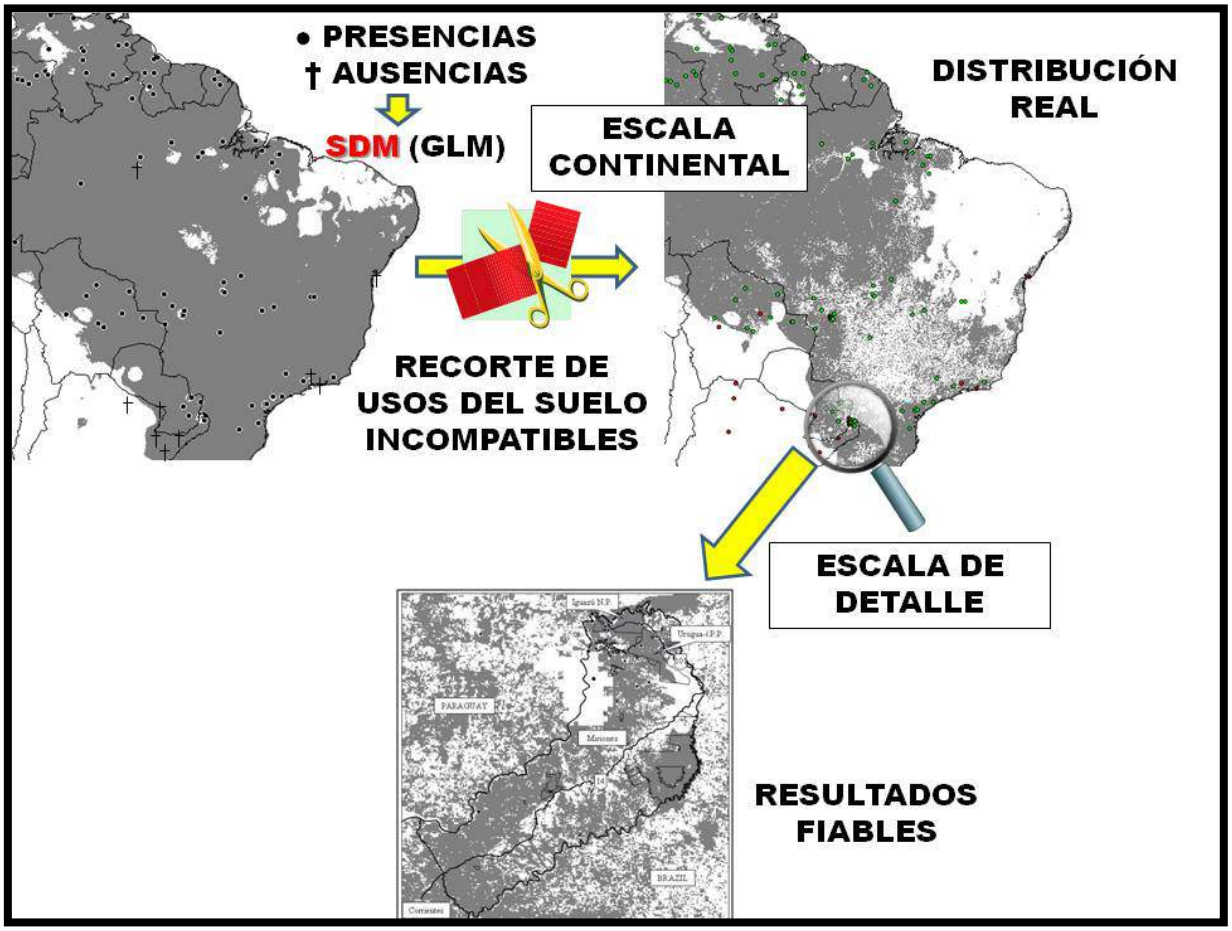
información faltante, deben tratarse y manejarse como especies amenazadas. En el Capítulo 2 se pone a prueba un método que combina tres distintos SDMs para discriminar áreas con condiciones ambientales favorables, donde realizar futuros esfuerzos de colecta. Las superficies coincidentes entre los tres, no variaron mucho del resultado obtenido con una simple envoltura bioclimática. Podrá realizarse una comprobación de la fiabilidad de estas predicciones a medida que avancen las prospecciones de micromamíferos en la provincia de Misiones, aunque conviene señalar que, en dos casos, citas posteriores a los análisis realizados resultaron muy bien predichas por la presencia potencial postulada (Cirignoli et al., 2011; Pardiñas et al., 2015).

Mapeo de la distribución real de especies con muchos registros, amplia distribución, pero baja densidad y poca visibilidad

El segundo caso en el que se utilizó un SDM para dilucidar una distribución geográfica, consistió en analizar una especie amenazada que, si bien globalmente tenía suficientes registros como para construir un modelo sólido, al tratarse de un mamífero muy elusivo, existen pocas referencias a escala local en cualquier área de su distribución. Un SDM fiable podría brindar, en este caso, información más detallada en una escala de grano fino. Para ello también se incorporaron como insumo localidades cercanas o inmersas en el área de distribución conocida, muy bien muestreadas, donde su ausencia se consideró comprobada. El **objetivo 2** fue, por tanto, "Definir áreas prioritarias para la conservación del zorro vinagre (*Speothos venaticus*), una especie con una amplia distribución pero baja densidad local, muy elusiva a los métodos convencionales de muestreo, y con el estatus de amenazada a escala global" **(Capítulo 3).** El análisis de un sector pequeño del total del área de distribución modelada de una especie, resulta útil y válido siempre y cuando el SDM se haya realizado con una cantidad de datos de presencia suficientes para que estén dispuestos homogéneamente en

todo su rango de distribución conocido y teniendo en cuenta varias localidades donde su ausencia (exceptuando extinciones por causas humanas) pueda ser comprobada.

Resumen gráfico del mapeo de la distribución real de especies con muchos registros, amplia distribución, pero baja densidad y poca visibilidad



El resultado del arrojó un mapa de distribución que se valora como de los más ajustados a la realidad, pudiendo con base en él, realizar un análisis de la situación de conservación de la especie en Misiones y Argentina muy fiable. De hecho fue utilizada para la clasificación de su estatus en Argentina (Ojeda et al., 2012). Los resultados sugieren que alrededor del 60% del área potencialmente favorable desde el punto de vista climático ya no posee hábitats adecuados. Aunque la dificultad de colecta de nuevas citas para *Speothos venaticus* obstaculiza la validación de las predicciones realizadas con nuevos datos

independientes, existen cinco registros de la especie, que se obtuvieron después de realizar el modelo de distribución y que pueden servir, parcialmente, para evaluar la fiabilidad del mismo. Los valores de favorabilidad para estas nuevas localidades de colecta fueron siempre altos: entre 0,67 y 0,95. Una de ellas es especialmente relevante ya que constituye el dato más austral de la especie. Los espacios protegidos de Misiones poseen todos altos valores de favorabilidad, por ello, y a pesar del escaso número de colectas disponibles en la provincia, se considera que los resultados avalan la existencia de poblaciones bien establecidas de *Speothos venaticus.*

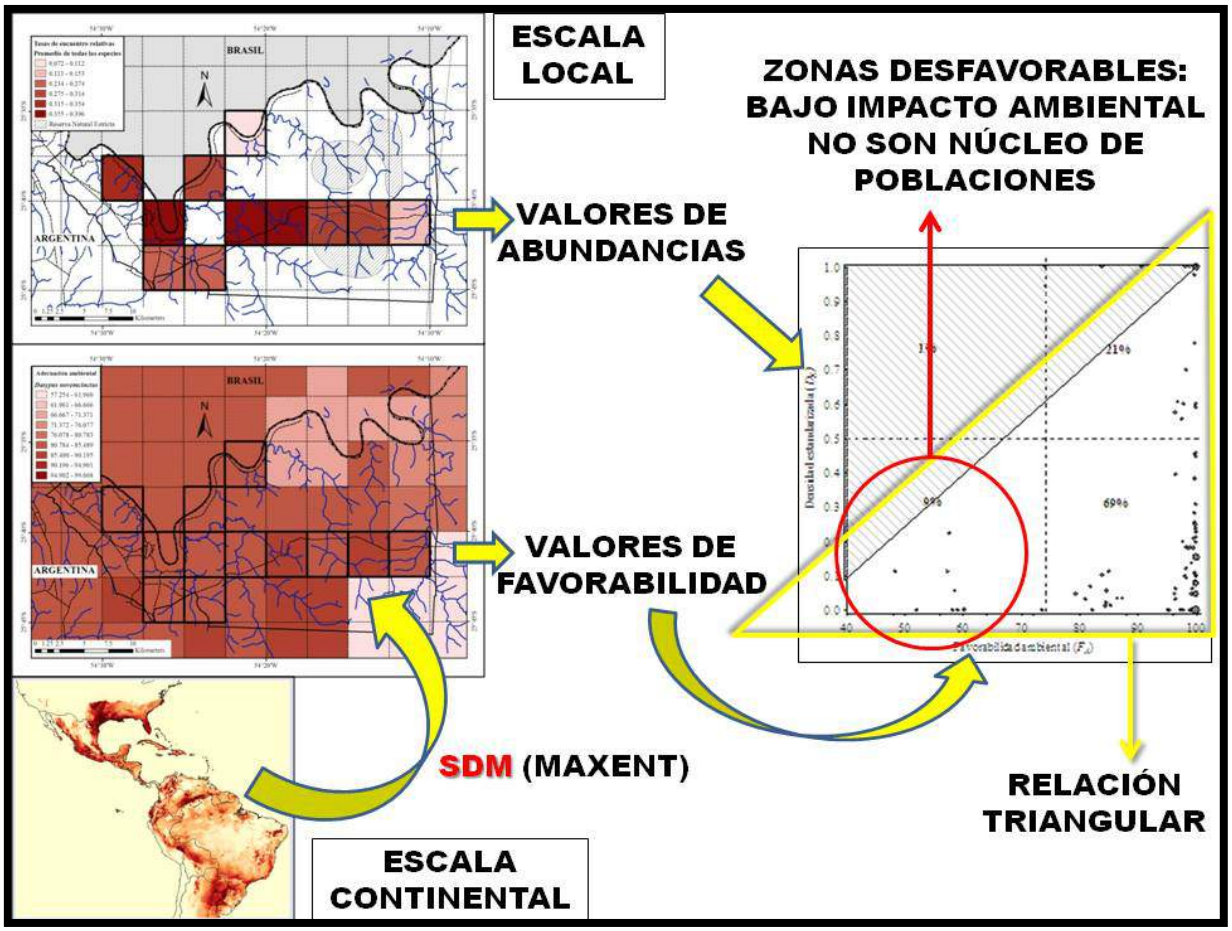
Exploración de la relación entre las abundancias locales y los valores de favorabilidad obtenidos mediante SDMs

El otro aspecto de la información que brindan los SDMs, la favorabilidad ambiental, fue abordado en los objetivos 3 y 4. En el **objetivo 3** se propuso: "Explorar la relación entre las abundancias locales estimadas a partir de un muestreo de campo en el Parque Nacional Iguazú y los valores de favorabilidad obtenidos mediante SDMs, a partir de datos de presencia a lo largo de todo el rango de la distribución de cada especie analizada" **(Capítulo 4).**

De este modo, los modelos de nicho ecológico podrían ser una herramienta de utilidad a la hora de definir los lugares en los que será difícil encontrar poblaciones relevantes y, por tanto, de cara al manejo de determinadas especies, permitirían realizar una primera discriminación de aquellas localidades en las que no deberían realizarse esfuerzos especiales de conservación. Para la creación de áreas protegidas, si el objetivo principal es la protección de una o pocas especies, este procedimiento podría permitir una selección más adecuada de los límites o las áreas núcleo. Resulta un recurso válido para grupos biológicos y regiones donde la relación entre la favorabilidad ambiental y la abundancia haya sido verificada previamente, si bien su fiabilidad esté por detrás de mejores métodos, aunque más complejos,

como son: i) las medidas directas de abundancia y/o ii) los modelos de nicho que incluyan ausencias verdaderas, uso del suelo y datos de hábitat a la escala adecuada.

Resumen gráfico de la exploración de la relación entre las abundancias locales y los valores de favorabilidad obtenidos mediante SDMs



De esta manera se puso a prueba la hipótesis que, al menos para mamíferos medianos y grandes en esta eco-región, los valores de favorabilidad ambiental tienen una relación unívoca con las abundancias de las especies modeladas y así podrían resultar un buen sustituto para planificar su conservación, sin necesidad de estudios más costosos o prolongados. Como en otros estudios previos, los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que una alta favorabilidad ambiental puede estar asociada con un tamaño poblacional reducido y que los modelos de nicho ecológico sólo permitirían determinar la abundancia máxima que puede alcanzar una localidad (VanDerWal et al., 2009; Tôrres et al., 2012). El

cambio de escala de los datos utilizados para los modelos y los provenientes de las estimas de abundancia local, factores metodológicos, demográficos, bióticos, micro-ambientales e incluso aleatorios podrían explicar la incapacidad explicativa de estos modelos de nicho ecológico para predecir el tamaño local de las poblaciones. El corolario es que los resultados de los modelos de nicho ecológico alimentados con datos a gran escala, no pueden utilizarse como subrogados de las abundancias locales de las especies, ni siquiera en sitios con altos niveles de protección. Sin embargo, resulta interesante el hecho de que no parece posible encontrar abundancias poblacionales altas en aquellos enclaves con bajos valores de favorabilidad, en concordancia con lo observado por VanDerWal et al.(2009); Tôrres et al.(2012); Gutiérrez et al. (2013).

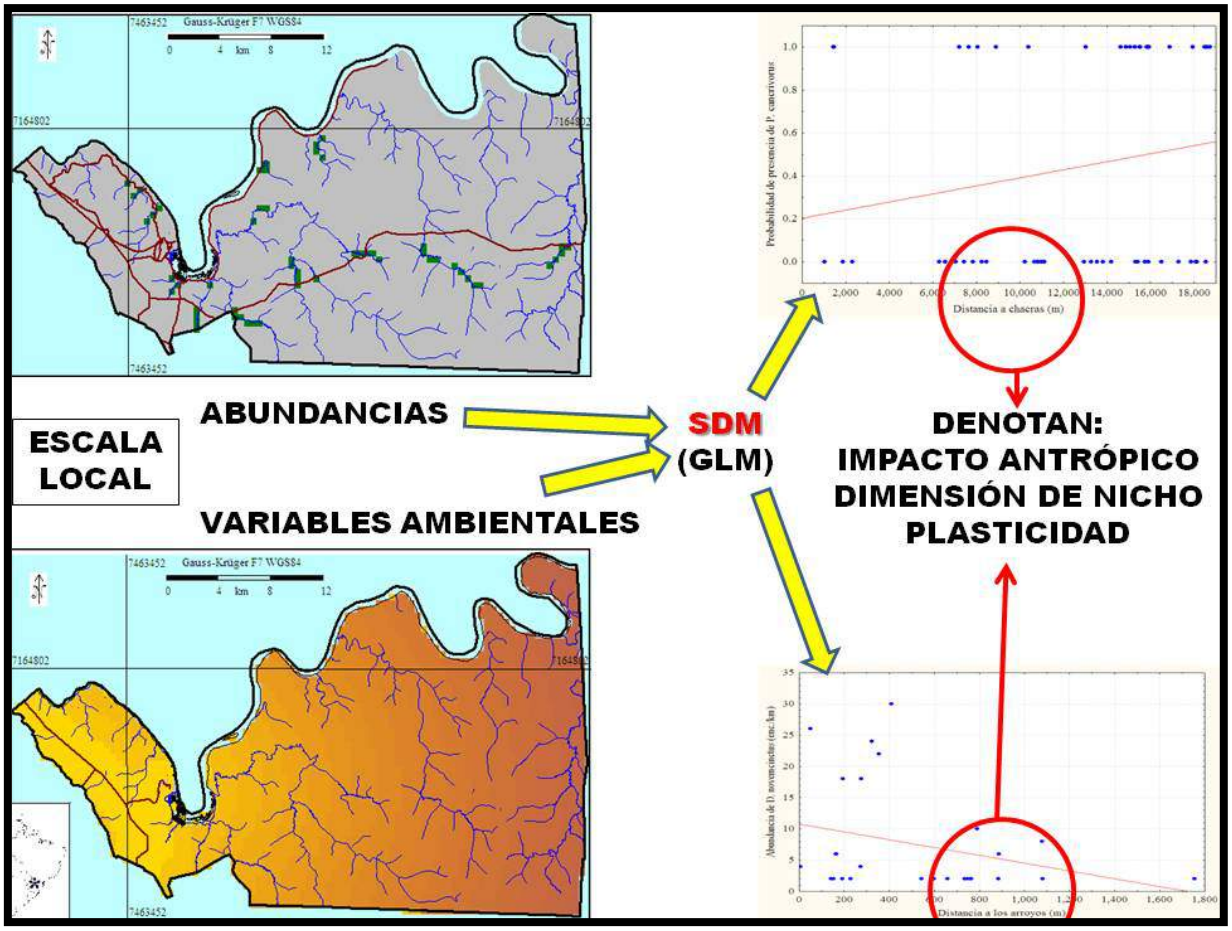
Análisis de la asociación, a escala local, entre variables ambientales y las abundancias

El abordaje final, de un SDM como predictor de la abundancia, se realizó planteando el **objetivo 4**: "Analizar qué tipo de variables ambientales están asociadas con las abundancias locales de algunas especies de mamíferos estimadas a partir de un muestreo de campo en el Parque Nacional Iguazú" **(Capítulo 5).**

En general, las variables utilizadas fueron útiles para explicar en parte la presencia/ausencia de las especies tratadas y un poco más para la abundancia o intensidad de uso. Con base en las variables seleccionadas por los modelos y su interpretación, se pueden clasificar a las especies según si se favorecen, se perjudican o son indiferentes a las actividades antrópicas. Así pueden tenerse en cuenta a la hora de planificar nueva infraestructura o cuando se establezcan modalidades productivas amigables con la conservación. Se puede deducir que, para las especies cuya presencia está muy influenciada por variables antrópicas, los modelos de presencia/ausencia que utilizan variables ambientales climáticas, altitud, tipo de suelo, tipo de vegetación original, etc., comúnmente utilizadas por

su amplia disponibilidad, tendrán un ajuste muy bajo a la distribución real si no contemplan el uso del suelo actual.

Resumen gráfico del análisis de la asociación, a escala local, entre variables ambientales y las abundancias



Si bien no se contaba con una buena cobertura de variables ambientales naturales a la escala del PN Iguazú, con las que estaban disponibles -la mayoría relacionadas con actividades antrópicas- podrían detectarse aquellas que tuvieran una influencia significativa en predecir la aparición y las abundancias de las distintas especies analizadas. Una especie cuya presencia y abundancia responde a las mismas variables, resulta más sencilla de entender y predecir ante los cambios, ya sea como parte de un manejo o para evaluar los impactos de una actividad planificada. Mientras que si los procesos que intervienen en estos dos aspectos son diferentes, el diseño de cualquier estrategia de conservación resultará más complejo. La

combinación de la identidad de las variables y la cantidad de las mismas, nos dará un abanico de posibilidades de menor a mayor plasticidad y complejidad de manejo y conservación de las especies (Laurance, 1991; Newmark et al., 2014). Teniendo en cuenta el número de variables influyentes para la presencia y abundancia de cada especie, la que sólo está influida por una variable sería la más plástica y la que está influida por la mayor cantidad de variables, la más especialista. Para las especies que tienen la misma cantidad, estas se pueden diferenciar analizando si comparten más o menos factores a la hora de determinar su presencia y abundancia. Las que comparten más predictores, serían más plásticas que las que comparten menos o ninguno, esta última sería la más especialista de este grupo. Así las menos sensibles a las influencias antrópicas, serían más fáciles de conservar, mientras que las más sensibles a los cambios humanos y con más requerimientos de hábitat (barreros, ríos), resultarían más complejas para su conservación y manejo.

En este trabajo se tuvieron en cuenta las correlaciones entre las variables disponibles, seleccionando aquellas que no lo estaban o poseían los menores valores de correlación. Este procedimiento resulta muy común en casi todos los estudios y es inevitable para la construcción de los modelos, pero no debe dejar de tenerse en cuenta en la interpretación de las variables seleccionadas como significativas. Así, en varios casos del Capítulo 5, al no encontrarse una explicación lógica a una relación, se recurrió a las variables correlacionadas, incluso cuando esta correlación era negativa, pero alta.

Las relaciones cuadráticas entre la probabilidad de presencia o abundancia y las variables ambientales, fueron las más difíciles de interpretar. En algunos casos, se encontró una explicación para una parte de la curva (la más cercana a la perturbación) y se consideró que esta razón dejaba de afectar a la distancia del punto de inflexión de la curva, interpretando que la segunda parte de la curva estaba modelada por otra variable correlacionada pero con

sentido opuesto y que, hasta ese punto, estaba oculta por la "fuerza" de la primera. En ciertos casos esta segunda fuerza modeladora no pudo identificarse.

Para encontrar variables ambientales de escala local más útiles para modelar tanto presencia como abundancias de las especies que no pudieron ser relacionadas con las variables utilizadas o para lograr un mayor porcentaje de explicación de los modelos, se recomienda explorar en futuros muestreos, la abundancia de predadores de las especies estudiadas, la presencia de tipos de vegetación a una escala más fina, especialmente aquella que brinda recursos alimenticios importantes, el tipo de sotobosque, etc., la abundancia de presas para predadores y presencia de hábitat favorable para la construcción de cuevas (densidad de cuevas) para aquellas especies que las usan de refugio.

Consideraciones finales

De acuerdo a estos resultados, cuando los SDMs se utilizan para determinar áreas de distribución (presencia/ausencia), puede cambiarse la escala de análisis y los resultados siguen siendo fiables, en cambio cuando se usan para relacionarlos con las abundancias, los cambios de escala no resultan recomendables, pero siguen siendo útiles y fiables cuando se mantiene la escala local para las variables y las abundancias.

La diferencia entre las variables que determinan presencia y abundancia en algunas de las especies analizadas (Capítulo 5), podrían explicar al menos en parte, la inexistencia de una relación directa entre favorabilidad ambiental y abundancia, observada en el Capítulo 4, apoyando la postura de Pearce y Ferrier (2001), Nielsen et al., (2005) y Jiménez-Valverde et al., (2009) que postulan que los factores que determinan la presencia de las especies podrían ser parcialmente distintos a los que determinan la abundancia.

La utilidad de los SDMs en conservación tiene los mismos condicionantes que para cualquier otro uso, ya que aproximaciones poco fiables no son deseables en ningún ámbito.

Sin embargo, arriesgarse a una interpretación poco rigurosa con una especie amenazada, resulta muy grave debido a las consecuencias catastróficas que podría tener una decisión mal tomada, con base en la misma. En esta tesis se encontraron fortalezas y debilidades que deben tenerse en cuenta a la hora de su aplicación. Como toda herramienta, su bondad depende de cómo se use.

Bibliografía

Addison, P. F., L. Rumpff, S. S. Bau, J. M. Carey, Y. E. Chee, F. C. Jarrad, M. F. McBride y M. A. Burgman. 2013. Practical solutions for making models indispensable in conservation decision-making. *Diversity and Distributions*, 19(5-6): 490-502.

Cirignoli, S., C. A. Galliari, U. F. J. Pardiñas, D. H. Podestá y R. Abramson. 2011. Mamíferos de la Reserva Valle del Cuña Pirú, Misiones, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 18: 25-43.

Guisan, A., R. Tingley, J. B. Baumgartner, I. Naujokaitis-Lewis, P. R. Sutcliffe, A. I. T. Tulloch, T. J. Regan, L. Brotons, E. McDonald-Madden, C. Mantyka-Pringle, T. G. Martin, J. R. Rhodes, R. Maggini, S. A. Setterfield, J. Elith, M. W. Schwartz, B. A. Wintle, O. Broennimann, M. Austin, S. Ferrier, M. R. Kearney, H. P. Possingham y Y. M. Buckley. 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, 16: 1424–1435.

Gutiérrez, D., J. Harcourt, S. B. Díez, J. Gutiérrez Illán y R. J. Wilson. 2013. Models of presence–absence estimate abundance as well as (or even better than) models of abundance: the case of the butterfly *Parnassius apollo*. *Landscape Ecology*, 28: 401-413.

Jiménez-Valverde A., V. M. Ortuño y J. M. Lobo. 2007. Exploring the distribution of *Sterocorax* Ortuño, 1990 (Coleoptera, Carabidae) species in the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography* 34: 1426–1438.

Jiménez-Valverde, A., F. Diniz, E. B. Azevedo y P. A. V. Borges. 2009. Species distribution models do not account for abundance: the case of arthropods on Terceira Island. Annales Zoologici Fennici 46:451-464.

Jiménez-Valverde, A. 2011. Relationship between local population density and environmental suitability estimated from occurrence data. *Frontiers of Biogeography*, 3(2): 59-61.

Laurance, W. F. 1991. Ecological correlates of extinction proneness in Australian tropical rain forest mammals. *Conservation Biology*, 5(1): 79-89.

Lobo, J. M., A. Jiménez-Valverde y R. Real. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictice distribution models. Global Ecology and Biogeography 17:145-151.

Margules, C.R. y R.L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. *Nature*, 405: 243-253.

Newmark, W. D., Stanley, W. T., & Goodman, S. M. 2014. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation among Afrotropical terrestrial small mammals in northeast Tanzania. *Journal of Mammalogy*, 95(2): 269-275.

Nielsen, S. E., C. J. Johnson, D. C. Heard y M. S. Boyce. 2005. Can models of presence-absence be used to scale abundance? Two case studies considering extremes in life history. Ecography 28:197-208.

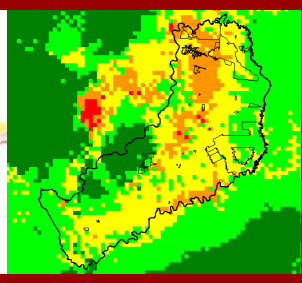
Ojeda, R. A., V. Chillo y G. B. Díaz Isenrath. 2012. *Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina.* Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Mendoza, Argentina. 257 pp.

Pardiñas, U. F. J., P. Teta, M. Lareschi y C. A. Galliari. 2015. New data on *Abrawayaomys chebezi* (Rodentia, Cricetidae), a poorly known South American sylvan rodent. *Mammalia*: 1-8.

Pearce, J. y S. Ferrier. 2001. The practical value of modelling relative abundance of species for regional conservation planning: a case study. Biological Conservation 98:33-43.

Tôrres, N. M., P. De Marco Jr., T. Santos, L. Silveira, A. T. de Almeida Jácomo y J. A. F. Diniz-Filho. 2012. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. *Diversity and Distributions,* 18(6): 615-627.

UICN. 2012. Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1. Segunda edición. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido: UICN. vi + 34 pp. Originalmente publicado como IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, 2012.

VanDerWal, J., L. P. Shoo, C. N. Johnson y S. E. Williams. 2009. Abundance and the environmental niche: environmental suitability estimated from niche models predicts the uper limit of local abundance. *The American Naturalist,* 174: 282-291.

Con el apoyo económico de la Administración de Parques Nacionales (Argentina) y del Programa Alban de Alto Nivel de la Unión Europea para América Latina