

Tesis de Maestría en Biología - Subárea Zoología

PEDECIBA- Biología

Facultad de Ciencias, Universidad de la República

Modelación de la distribución potencial del aguará guazú (*Chrysocyon
brachyurus*) (Illiger, 1815) (Mammalia: Carnivora) en el límite sur de
su distribución y su relación con factores climáticos, geográficos y/o
antrópicos.



Lic. Lorena Coelho

Laboratorio Etología, Ecología y Evolución

Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable

Orientador: Dr. José Carlos Guerrero

Integrantes del tribunal:

Presidente: Dr. Martín Ubilla

Vocal: Dra. Susana González

Vocal: Dr. Alvaro Soutullo



Índice General	Página
Índice de figuras	4
Índice de tablas	7
Agradecimientos	8
Resumen	10
Abstract	12
1. Introducción	12
1.1. Especie objeto de estudio	14
1.2. Cambios en el rango de distribución de las especies	22
1.3. Modelos de distribución de especies	23
1.4. Escenarios climáticos futuros.....	28
1.5. Justificación	31
2. Hipótesis	34
3. Objetivo general	35
3.1. Objetivos específicos.....	35
4. Materiales y Métodos	36
4.1. Área de estudio	36
4.2. Registros de presencia de la especie.....	36
4.3. Variables independientes	39
4.3.1. Elaboración de las variables independientes	39
4.3.2. Análisis exploratorios de los datos y selección de variables independientes	42
4.4. Modelos de distribución potencial de especies	44
4.4.1. Evaluación de los modelos de distribución potencial de especies.....	45
4.4.2. Modelo consenso global de la distribución potencial	46

4.5. Partición de la varianza.....	46
4.6. Proyecciones climáticas futuras	47
4.7. Comparación de los modelos globales y climáticos actuales y futuros	47
5. Resultados.....	48
5.1. Selección de las variables independientes	48
5.2. Modelos de distribución potencial.....	48
5.2.1. Modelo global.....	50
5.2.2. Modelo Climático	58
5.2.3. Modelo Antrópico.....	65
5.2.4. Modelo Geográfico.....	71
5.3. Partición de la varianza.....	75
5.4. Proyecciones climáticas futuras	76
5.5. Comparación de los modelos globales y climáticos actuales y futuros	93
6. Discusión	94
6.1. Distribución potencial del aguará guazú	94
6.2. Interacción de los factores analizados y la distribución potencial del aguará guazú.....	97
6.3. Algunas consideraciones sobre los modelos de distribución de especies	101
7. Conclusiones finales	104
8. Perspectivas a futuro	105
9. Bibliografía	106
Anexo I	122
Anexo II	124
Anexo III	125
Anexo IV	131

Índice de figuras

Página

Figura 1. Distribución histórica del aguará guazú. Adaptado de Queirolo <i>et al.</i> (2011).	19
Figura 2. Distribución presente del aguará guazú . Adaptado de Queirolo <i>et al.</i> (2011).	20
Figura 3. Distribución presente del aguará guazú. Adaptado de Rodden <i>et al.</i> (2008).	21
Figura 4. Área de estudio considerada para este trabajo	37
Figura 5. Registros de presencia del aguará guazú considerados en este estudio	38
Figura 6. Modelo global, protocolo Barbosa <i>et al.</i> (2013), algoritmo de Función de Favorabilidad.	51
Figura 7. Modelo global, protocolo Barbosa <i>et al.</i> (2013), algoritmo de Máxima Entropía	52
Figura 8. Modelo global, protocolo Torres <i>et al.</i> (2013), algoritmo de Función de Favorabilidad..	53
Figura 9. Modelo global, protocolo Torres <i>et al.</i> (2013), algoritmo de Máxima Entropía.	54
Figura 10. Curvas de respuesta de las variables con mayor contribución en el modelo global.	56
Figura 11. Mapa consenso de los cuatro modelos globales	57
Figura 12. Modelos climáticos, protocolo Barbosa <i>et al.</i> (2013), algoritmo de Función de Favorabilidad. 59	
Figura 13. Modelos climáticos, protocolo Barbosa <i>et al.</i> (2013), algoritmo Máxima Entropía	60
Figura 14. Modelos climáticos, protocolo Torres <i>et al.</i> (2013), algoritmo Función de Favorabilidad.	61
Figura 15. Modelos climáticos, protocolo Torres <i>et al.</i> (2013), algoritmo de Máxima Entropía	62
Figura 16. Curvas de respuesta de las variables con mayor contribución en el modelos climáticos	63
Figura 17. Mapa consenso a partir de los cuatro modelos climáticos.....	64
Figura 18. Modelos antrópicos, protocolo Barbosa <i>et al.</i> (2013), algoritmo Función de favorabilidad.....	66
Figura 19. Modelos antrópicos, protocolo Barbosa <i>et al.</i> (2013), algoritmo de Máxima Entropía	67
Figura 20. Modelos antrópicos, protocolo Torres <i>et al.</i> (2013), algoritmo de Máxima Entropía.....	68
Figura 21. Resultados de la prueba de jackknife del modelo antrópico	69
Figura 22. Curvas de respuesta de las variables con mayor contribución en el modelo antrópico.	70

Figura 23. Modelo geográfico, protocolo Barbosa <i>et al.</i> (2013), algoritmo Función de Favorabilidad.....	72
Figura 24. Modelo geográfico, protocolo Barbosa <i>et al.</i> (2013), algoritmo de Máxima Entropía.....	73
Figura 25. Curva de respuesta de la altitud en el modelo geográfico.....	74
Figura 26. Resultado de la partición de la varianza.....	75
Figura 27. Proyección climática futura, protocolo Barbosa <i>et al.</i> (2013), Hacdm3, algoritmo Función de Favorabilidad.....	78
Figura 28. Proyección climática futura, protocolo Barbosa <i>et al.</i> (2013), Hacdm3, algoritmo de Máxima Entropía.....	79
Figura 29. Proyección climática futura, protocolo Barbosa <i>et al.</i> (2013), ECHAM5, algoritmo de Función de Favorabilidad.....	80
Figura 30. Proyección climática futura, protocolo Barbosa <i>et al.</i> (2013), ECHAM5, algoritmo de Máxima Entropía.....	81
Figura 31. Curvas de respuesta de las variables con mayor contribución en los modelos de proyección climática futura, ECHAM5.....	82
Figura 32. Proyección climática futura, protocolo por Torres <i>et al.</i> (2013), modelo global de circulación Hacdm3, algoritmo de Función de Favorabilidad.....	85
Figura 33. Proyección climática futura de la distribución potencia, protocolo Torres <i>et al.</i> (2013), modelo global de circulación Hacdm3, algoritmo de Máxima Entropía.....	86
Figura 34. Proyección climática futura protocolo Torres <i>et al.</i> (2013), modelo global de circulación ECHAM5, algoritmo Función de Favorabilidad.....	87
Figura 35. Proyección climática futura protocolo Torres <i>et al.</i> (2013), modelo global de circulación ECHAM5, algoritmo de Máxima Entropía.....	88
Figura 36. Curvas de respuesta de las variables con mayor contribución en los modelos de proyección futura, protocolo Torres <i>et al.</i> (2013), ECHAM5.....	89

Figura 37. Curvas de respuesta de las variables con mayor contribución en las proyección futura, Torres *et al.* (2013), Hacd3 90

Figura 38. Mapa consenso de la proyección climáticas futura modelo global de circulación Hacd3. 91

Figura 39. Mapa consenso de la proyección climáticas futura modelo global de circulación ECHAM5..... 92

Tabla 1. Listado de los factores considerados, las variables asociadas y sus códigos.	41
Tabla 2. Valores de los índices de evaluación seleccionados para los modelos realizados por el protocolo Barbosa <i>et al.</i> (2013).....	49
Tabla 3. Valores de los índices para la evaluación seleccionados para los modelos realizados por el protocolo Torres <i>et al.</i> (2013).	49
Tabla 4. Valores de los índices de evaluación para cada uno de los modelos globales de circulación, según el protocolo propuesto por Barbosa <i>et al.</i> (2013).....	76
Tabla 5. Valores de los índices de evaluación seleccionados en cada uno de los modelos globales de circulación según el protocolo propuesto por Torres <i>et al.</i> (2013).	83
Tabla 6. Resultados de la prueba Chi Cuadrado al comparar los modelos consensos	93

Agradecimientos

Quiero realizar un especial reconocimiento a cada una de las personas que de alguna forma han colaborado para la realización de esta tesis:

A PEDECIBA por aceptarme como estudiante, y a cada uno de los docentes de los cursos de postgrado que enriquecieron mi formación.

A la ANII por la beca de maestría, que me permitió dedicarle el tiempo necesario a mi tesis.

A mi orientador José Carlos Guerreiro, quien desde el día que nos conocimos, asumió y se comprometió en el desafío de orientarme, brindándome su dedicación y comprensión, guiándome cálidamente en todo este proceso.

A Diego Queirolo por su orientación no formal, quien ha sido de gran apoyo en toda mi formación de postgrado, y especialmente en la realización de esta tesis, dedicando tiempo y esfuerzo en la discusión de diferentes aspectos, corrigiendo las diferentes versiones de esta tesis, entre muchos otros aportes.

A los miembros del tribunal, por sus valiosos aportes y correcciones.

A Raúl Maneyro por sus valiosos aportes y consejos en la corrección del proyecto de tesis.

A todos y cada uno de los integrantes del Laboratorio de Desarrollo Sustentable y Gestión Ambiental del Territorio, Marcel Achkar, Ana Dominguez, Ismael Díaz, Carolina Faccio, Ana Laura Mello, Lucia Bartesaghi, Victor Cantón, Manuel Pisciotano quienes me abrieron las puertas que me acercaron a la geografía, haciendo sumamente grato y divertido el trabajo cotidiano. Muy especialmente a Gabriela Fernández, por las innumerables ocasiones, en que sus palabras y consejos estuvieron presentes. A Beatriz Sosa por su compañerismo y ternura, con los que me acompañó en este proceso. A Hugo Coitiño por su constante ayuda y estar siempre que precisaba un consejo.

A todos y cada uno de mis compañeros y compañeras del Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, Matilde Carballo, Fabiana Baldenegro, Irene Pandulli, Luicia Zigler, Carla Kruk, Leticia Bidegaray, Mariana Trillo, Ana Laura Rodales, María José Albo que hacen que el trabajo cotidiano sea muy agradable. Especialmente a Anita Aisenberg por acompañar firme y constantemente toda mi formación profesional, desde su orientación en mi pasantía de grado. A Fernando Costa, por acompañar y facilitar todo este proceso. A Rodrigo Postiglioni, Carlos Toscano, Estefanía Stanley, por su constante apoyo y disposición.

A mis amigas Laura Montes de Oca, Soledad Ghione, Luciana Baruffaldi, por su paciencia, y consejos en todo este tiempo desde que comenzamos la “locura” de ser biólogas.

A mis padres, y mi hermana por estar siempre presente en todo momento y acompañar cada uno de mis emprendimientos. Especialmente a mi abuela quien me transmitió desde siempre el amor a la naturaleza.

A Decler Nogues por ser el gran compañero de mi vida.

A todos y todas, a cada uno de ellos MUCHAS GRACIAS !!

Resumen

El aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*), cánido endémico de Sudamérica, está presente en el centro, sur y sudeste de Brasil, región norte y este de Bolivia, sureste de Perú, Paraguay, noreste de Argentina y Uruguay. Históricamente estuvo presente en casi todo Río Grande do Sul, Uruguay, llegando al sur hasta el paralelo 38° de Argentina. Su rango de distribución ha presentado variaciones, entre las que se encuentran una gran reducción en la región austral, presentando registros ocasionales tanto en Uruguay como en el sur de Brasil y noreste de Argentina. En este trabajo se estimó la distribución geográfica potencial actual y futura para el aguará guazú en el límite sur de su distribución, particularmente en la región formada por el sur de Brasil, norte, noreste y centro de Argentina, sur de Paraguay y Uruguay y la relación de ésta, con tres factores: antrópico, geográfico y climático. Se obtuvieron los datos de presencia de la especie, a través de una compilación de datos bibliográficos y del Global Biodiversity Information Facility. Se consideró como periodo temporal desde 1980 hasta la fecha. Se elaboraron y digitalizaron 31 variables independientes, para las 25.531 cuadrículas de 10x10 km en las que se dividió el área de estudio, ocho relacionadas con el factor antrópico. Diecinueve variables bioclimáticas y cuatro variables correspondientes al factor geográfico. Una vez obtenidas las 31 variables, con el conjunto total de variables (modelo global) y el conjunto de variables de cada uno de los factores por separados, se realizaron los procedimientos de selección de variables, propuestos por Barbosa *et al.* (2013) y Torres *et al.* (2013), respectivamente, con el objetivo de reducir la redundancia y la correlación entre las variables. Como resultado de este procedimiento, se obtuvieron siete conjunto de variables, sobre los cuales se aplicó la modelación, para llevarla a cabo, se emplearon los algoritmos Función de Favorabilidad y Máxima Entropía, respectivamente. Por otra parte, se hizo una modelación climática a

futuro de acuerdo al escenario A1B, para el año 2050 y según los modelos globales de circulación HadCM3 y ECHAM5 utilizando las variables climáticas y la altitud. Se obtuvo un total de trece modelos de distribución de potencial actual para el aguará guazú en el límite sur de su distribución. Los mismos mostraron a la región constituida por las provincias argentinas de Chaco, Formosa, Santa Fe y Corrientes, como la de mayor favorabilidad para la presencia de la especie. Resultaron ser las variables del factor antrópico y climático, o una combinación de éstas, particularmente la densidad poblacional, la superficie cultivada y las vinculadas a la precipitación, las que podrían estar influyendo fuertemente en la distribución de esta especie. Por otro lado la superficie obtenida por el modelo realizado con las variables del factor climático fueron significativamente superior a las obtenidas para los modelos global (el conjunto total de variables), estas diferencias se mantuvieron entre los modelos actuales y las proyecciones climáticas futuras. De los resultados obtenidos en este trabajo se desprende que en el límite sur de su distribución existirían regiones favorables para la presencia de esta especie. La reducción observada en esta región en la distribución de esta especie estaría fuertemente vinculada a las actividades humanas, y al factor climático o una combinación de ambos. Posiblemente entre los requerimientos ambientales del aguará guazú podría encontrarse la estacionalidad en la precipitación, lo que le brindaría una estacionalidad en la oferta de recursos alimenticios. Posiblemente la estacionalidad en la precipitación y una agricultura más reciente en la región chaqueña, hayan ayudado a la permanencia de esta especie en esta región. Por otro lado, la distribución futura de esta especie podría experimentar una expansión en su superficie si ésta estuviera controlada exclusivamente por el factor climático.

Abstract

Endemic south american canid aguará guazú (*Chysocyon brachyurus*) its present in the center, south and south-east of Brazil; north and east of Bolivia; south-east of Peru and Paraguay and north-east of Argentina and Uruguay. Historically this species could be found in almost all Rio Grande do Sul region, Uruguay, up to parallel 38° in Argentina. Nowadays, its distribution range has reduced in the austral region, having occasional registers in Uruguay, south of Brazil and north-east of Argentina. In this study it was estimated the present and future potential distribution of aguará guazú in the southern limit of its distribution, particularly in the south of Brazil, north, north-east and center of Argentina, south of Paraguay and Uruguay. The distribution pattern was related with anthropic, geographical and climatic factors. Data for the presence of the species was taken from bibliography and the Global Biodiversity Information Facility for the period since 1980 up to date. Thirty one independent variables were elaborated and digitalized for the 25.531 cuadrículos of 10 x 10 km used ad study area. Eight variables corresponded to the anthropic factor, 19 to the bioclimatic factor and four to the geographical factor. Once the 31 variables were obtained, with all the variables (global model) and the variables classified by factor, Barbosa *et. al.* (2013) and Torres *et. al.* (2013) variable selection procedures were used to reduce the redundancy and correlation between variables. As a result seven groups of variables were obtained, over which the model was applied, using the Función de Favorabilidad y Maxima Entropía algorithms. The climatic modelation for the future distribution was done according to the A1B stage for the year 2050 and following the HadCM3 and ECHAM5 global models of circulation, using climatic and altitude variables. Thirteen models were obtained for the potential present distribution of aguará guazú in the southern limit of its distribution, They showed the Argentinian provinces of Chaco,

Formosa, Santa Fe and Corrientes as the locations where its most likely to find the species. Anthropogenic and climatic variables, particularly population density, cultivated area and precipitation, could be strongly influencing the distribution of the species. Moreover, the area obtained by the model using only variables for the climatic factor was significantly greater than the one obtained with the global model (using all variables), this differences were maintained in the present models and the future climatic projections. Considering the results of this study it can be concluded that in the southern limit of the distribution there are favorable regions for the presence of the species. The reduction of the distribution in this region would be related to human activities and climatic factors or a combination of both. Possibly, between the environmental requirements of aguará guazú, precipitation seasonality could be found, which would therefore condition food resources seasonality. It is likely that this seasonality together with a recent agricultural activity in the Chaco region favored the permanence of the species in the region. Finally, the future distribution of aguará guazú could experience an expansion if the climatic factor were the only factor controlling it.

1. Introducción

1.1. Especie objeto de estudio

El aguará guazú, *Chrysocyon brachyurus* (Illiger, 1815), es el cánido endémico más grande de América del Sur (Dietz, 1985). Un individuo adulto pesa alrededor de unos 23 kg, pudiendo alcanzar una longitud total de unos 147 cm y una altura a la cruz de 90 cm aproximadamente (Dietz, 1985). La longitud de los huesos de sus extremidades es superior a cualquiera de los otros cánidos sudamericanos, lo que lo hace fácilmente reconocible, la cabeza tiene una apariencia similar a un zorro con hocico delgado y orejas grandes (Dietz, 1984; Rodden *et al.* 2004). El cuerpo en su mayor parte de color rojo-oro, con el hocico, parte inferior de las patas y la crin de color negro, posee una marca de color blanco en los pabellones auriculares, debajo de la barbilla y en la punta de la cola (Dietz, 1984, 1985; Rodden *et al.* 2004).

Es una especie que muestra una fuerte preferencia por ambientes abiertos como pastizales, praderas arbustivas o sabanas boscosas (Medel y Jaksic, 1988; Juárez y Marinho-Filho, 2002; Rumiz y Sainz, 2002; Emmons, 2012), habitando también matorrales y ambientes pantanosos o inundados estacionalmente (Beccaceci, 1992). Al mismo tiempo, en la región central de su distribución, es capaz de ocupar zonas cercanas a grandes centros urbanos y adaptarse a una amplia gama de impactos antropogénicos (Coelho *et al.* 2008; Massara *et al.* 2012).

Tiene una dieta omnívora, estacional (Queirolo y Motta-Junior, 2007; Rodrigues *et al.* 2007). La frecuencia de aparición de los alimentos de origen vegetal y animal posee una similar distribución, variando la importancia relativa en su consumo, dependiendo en gran parte del área de estudio (Motta-Junior y Martins, 2002.). Los alimentos más consumidos son el fruto del lobo, *Solanum lycocarpum* de la familia de la Solanaceae (Dietz 1984;

Motta-Junior *et al.* 1996; Rodrigues, 2002; Santos *et al.* 2003), miscelánea de frutos (Motta-Junior, 2000; Aragona y Setz, 2001; Bueno y Motta-Junior, 2004; Jácomo *et al.* 2004; Queirolo y Motta-Junior, 2007) o pequeños mamíferos (Bueno *et al.* 2002; Juárez y Marinho-Filho, 2002; Silva y Talamoni, 2003). En cuanto a la biomasa, los alimentos de origen animal son los más importantes, en especial, roedores y armadillos (Dietz 1984; Carvalho y Vasconcellos, 1995; Motta-Júnior *et al.* 1996; Macfadem y Marinho-Filho, 2002; Jácomo *et al.* 2004; Rodrigues *et al.* 2007; Queirolo y Motta-Junior, 2007; Massara *et al.* 2012).

Es esencialmente solitario (Kleiman, 1972), posee un área de vida que varía de 20 a 115 km² (Dietz, 1984; Carvalho y Vasconcellos, 1995; Silveira, 1999; Mantovani, 2001; Rodrigues, 2002; Coelho *et al.* 2007; Trolle *et al.* 2007; Jácomo *et al.* 2009). Se han observado densidades estimadas para la región del Cerrado brasileño de $3,64 \pm 0,77$ a $5,19 \pm 2,62$ individuos por cada 100 km² (Silveira *et al.* 2009) y de $1,56 \pm 0,77$ individuos por cada 100 km² en un área del Pantanal brasileiro (Trolle *et al.* 2007).

Queirolo *et al.* (2011) realizaron una estimación de la distribución del aguará guazú en el momento de la colonización europea de América del Sur (figura 1), asociando datos paleontológicos, históricos y conocimiento propio de la ecología de la especie, con el mapa de las ecorregiones de América del Sur. Para estos autores esta especie ocupaba, casi todo el cerrado Brasileiro, llegando posiblemente hasta los paralelos 37° o 39°, en el centro-sur de Argentina, estando presente también en la mayor parte del estado brasileiro de Río Grande do Sul, en todo el Uruguay, hasta Bolivia y Perú.

La distribución geográfica actual del aguará guazú (figura 2 y 3), incluye seis países de Suramérica: Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay, Perú y Uruguay (Langguth, 1975; Rodden *et al.* 2008; Queirolo *et al.* 2011). En la República Argentina actualmente se

encuentra en el este de las provincias de Formosa y Chaco, sudeste de Santiago del Estero, norte de Santa Fe, norte de Córdoba y gran parte de Corrientes y norte de Entre Ríos (Beccaceci, 1992; Jayat *et al.* 1999; Richard *et al.* 1999; Haro *et al.* 2001; Miatello y Cobos, 2008; Pautasso, 2009). Pautasso (2009) plantea que en su límite sur de distribución, esta especie presentaría una dinámica poblacional de metapoblación, existiendo al menos dos poblaciones que actuarían como fuentes, una en los bajos submeridionales de Santa Fe (entre el sur de Chaco y la cuenca del río Salado) y otra en los Bañados del río Dulce y Laguna Mar Chiquita (Córdoba y Santiago del Estero).

Para Uruguay fue reportado por primera vez por Figueira (1894) como una especie rara encontrándose solamente en los departamentos del norte y este del país. Un siglo más tarde, Mones y Olazarri (1990) reportaron su presencia en los Bañados del arroyo Román, próximo a Farrapos (departamento de Río Negro) a partir de un ejemplar macho capturado. El último registro para este país, data del año 2006 en la localidad de Centurión, departamento de Cerro Largo (González y Martínez Lanfranco, 2010).

Al comparar la distribución actual con la histórica, en la región austral, es decir, norte y noreste de Argentina, sur de Brasil y Uruguay se puede observar una gran reducción en su extensión. Parecería estar ausente en casi todo el Uruguay, en gran parte del Rio Grande do Sul (Brasil) y en latitudes superiores a los 32° en la Argentina (Queirolo *et al.* 2011). Estos mismos autores sugieren que esta reducción podría estar asociada a la transformación de pastizales nativos para usos ganaderos y agrícolas.

En cambio, Kawashima *et al.* (2007) y Queirolo *et al.* (2011) plantean una posible expansión en el rango de distribución de esta especie hacia el norte de Brasil, Estados brasileros de Minas Gerais, Santo Espirito, Sao Paulo y Río de Janeiro. Ambos casos, son zonas donde la Mata Atlántica, ha sido reemplazada principalmente por las actividades

ganaderas (Dean, 1996; Capobianco, 2002), lo que parece haber favorecido a la especie (Silva, 1994; Motta-Junior, 2000). A pesar de su expansión sobre regiones antes dominadas por la Mata Atlántica, esta especie presenta una alta preferencia sobre vegetales y animales que habitan exclusivamente o mayoritariamente los Cerrados Brasileños (Courtenay, 1994; Motta-Júnior *et al.* 2009), lo que demuestra según Kawashima *et al.* (2007) la importancia del Cerrado en la conservación de esta especie.

Prevosti *et al.* (2004) consideran que la región en la que el aguará guazú está presente registra un reducido rango de variación en la temperatura media y un amplio rango de variación en la precipitación media. Por lo tanto, si éste fuera el único factor que controlara la distribución de esta especie, serían posiblemente las variables vinculadas a la temperatura las que tendrían una mayor influencia. Por lo que teniendo en cuenta, el incremento de la temperatura ocurrido en el Holoceno, que posiblemente facilitó una expansión en el área de distribución de esta especie. El aumento global en las temperaturas actual y especialmente en Argentina (Jones *et al.* 2001) al igual que en el pasado podría estar favoreciendo una expansión en la distribución de esta especie, aunque ésta probablemente se encuentre limitada o condicionada por factores antrópicos (Prevosti *et al.* 2004).

En cambio, los resultados obtenidos por Torres *et al.* (2013) luego de realizar un modelo de la distribución potencial pasada y actual de esta especie, así como también realizar proyecciones futuras para su distribución, donde tuvieron en cuenta todo el rango de distribución de esta especie y analizaron variables climáticas y geográficas. Estos autores proponen a la precipitación en el trimestre más frío, la precipitación en el trimestre más cálido y la inclinación como las variables con mayor relevancia en la distribución del aguará guazú. Estos autores predicen una máxima probabilidad de presencia de esta especie

en áreas con una precipitación de 106 mm en el trimestre más frío y de 396 mm en el trimestre más cálido y en áreas planas, estas variables podrían estar relacionadas según los autores con los requisitos ambientales de la especie que posee una preferencia de áreas abiertas y estacionalmente inundadas. Por otro lado, las proyecciones futuras realizadas por estos autores predicen una reducción de al menos un 30% del área disponible para la especie, indicando como más estables las regiones del centro de Sur América, considerando a esta regiones como claves para la conservación de esta especie (Torres *et al.* 2013).

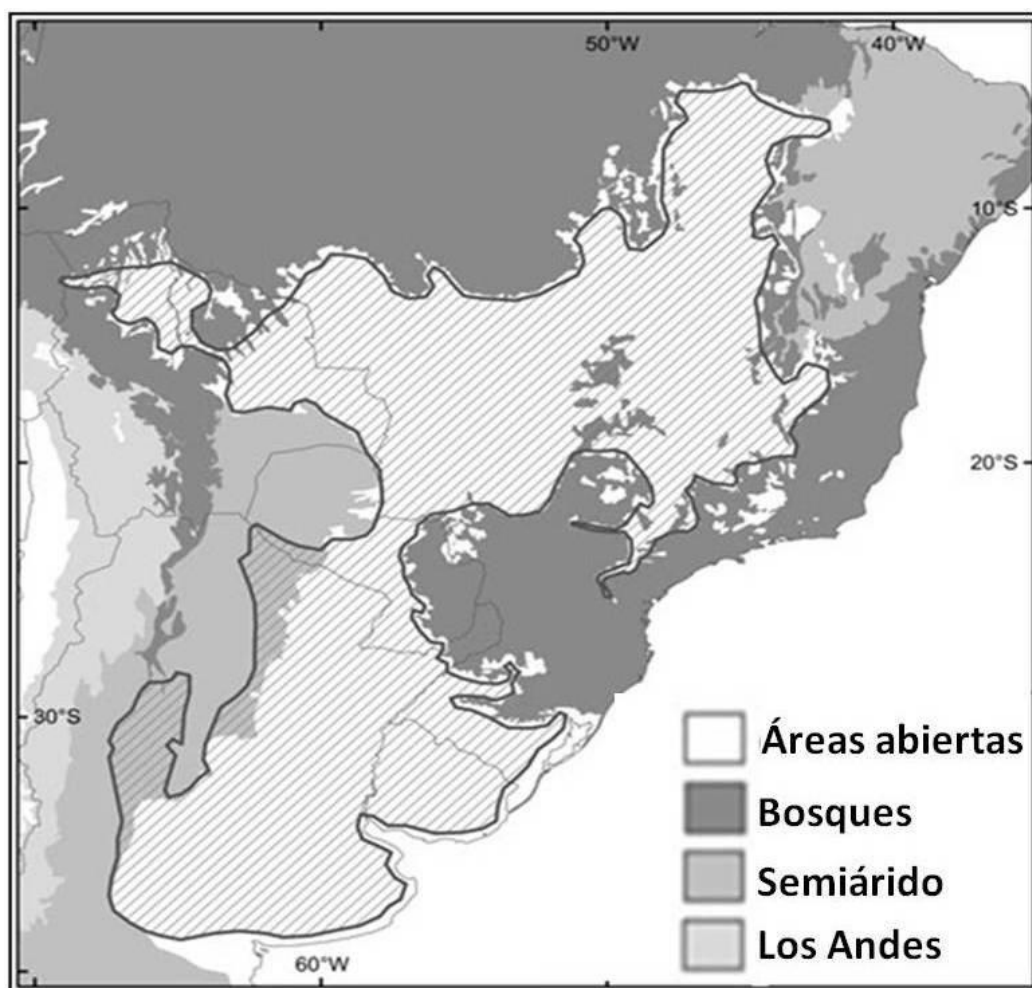


Fig. 1. Distribución histórica del aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*). Adaptado de Queirolo *et al.* (2011).

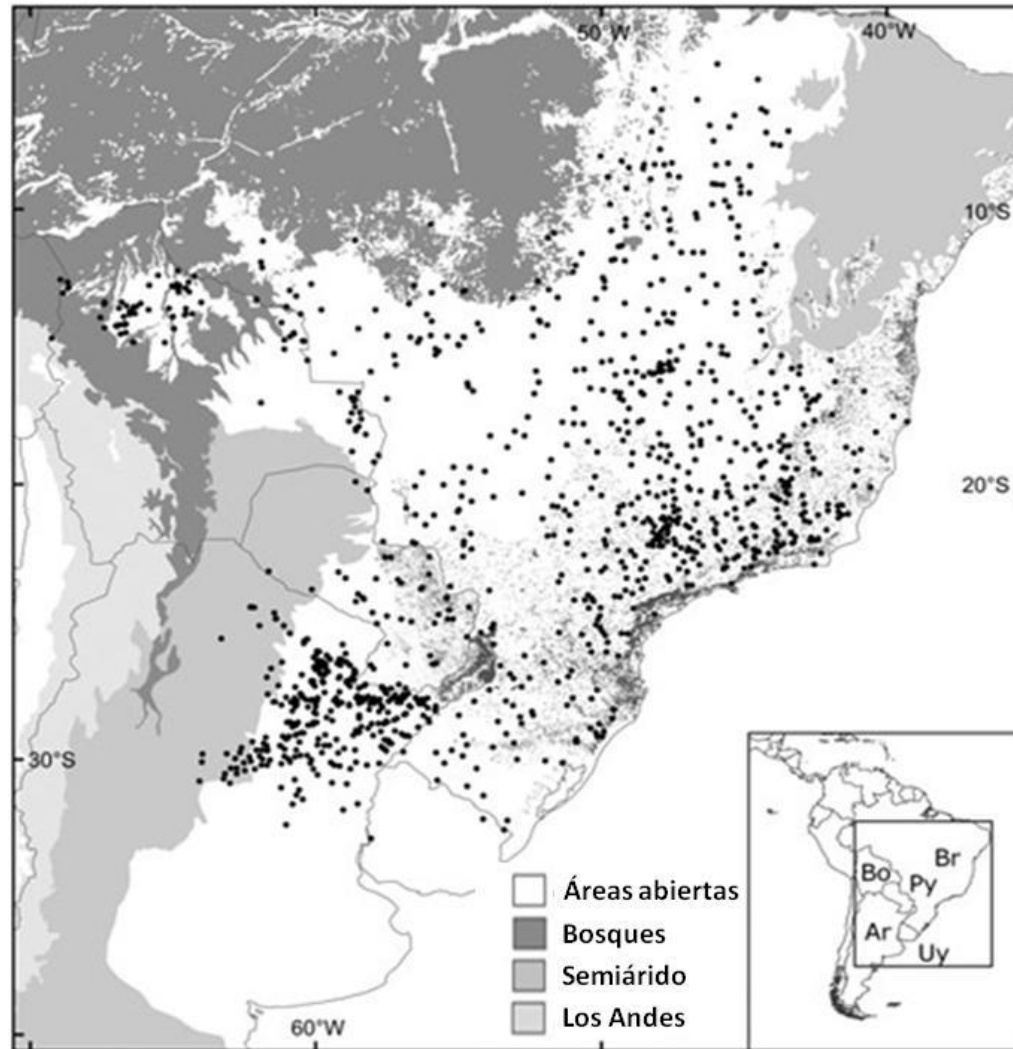


Fig. 2. Distribución presente del aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*) indicada por registros de presencia en el periodo de 1988 a 2008. Cada círculo negro representa un punto de presencia del aguará guazú. Adaptado de Queirolo *et al.* (2011).



Fig. 3. Distribución presente del aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*). Adaptado de Rodden *et al.* (2008).

1.2. Cambios en el rango de distribución de las especies

Uno de los objetivos de la biogeografía es identificar los patrones espaciales y temporales de la distribución de los seres vivos sobre el planeta, así como caracterizar las áreas de distribución de las especies (Morrone, 2009; Lomolino *et al.* 2010), entendiendo éstas como parte de un proceso evolutivo (Lobo, 2000; Hortal *et al.* 2012). La mayoría de las características del rango de distribución de una especie, como tamaño, forma, límites y estructura interna, son el resultado de la interacción entre la historia del lugar, cambios en la geología, clima y otros factores ambientales y la historia de la especie, cambios en características de la especie que han sido heredados (Brown *et al.* 1996).

Para poder planificar una adecuada estrategia de conservación, es necesario entender, entre otras cosas, cómo y por qué los rangos geográficos de las especies se modifican (Simberloff, 1986 ver Channell y Lomolino, 2000a) e identificar aquellas áreas donde las especies amenazadas, por ejemplo, puedan sobrevivir (ver Thomas *et al.* 2008). La hipótesis demográfica y la hipótesis de contagio, son dos enfoques distintos que ayudan a explicar el modo en que el rango geográfico de una especie debería contraerse (Lomolino y Channell, 1995; Channell y Lomolino, 2000a).

Para la primera, la probabilidad de extinción de una población aumenta con la disminución del tamaño poblacional (Pimm *et al.* 1988; Tracy y George, 1992; Lawton, 1995) y con la variabilidad en la densidad poblacional a lo largo del tiempo (Pimm *et al.* 1988). En el centro del rango de distribución las poblaciones tienden a tener mayor tamaño, ser menos variables y menos susceptibles a cambios ambientales o demográficos ya que ocupan hábitat más favorables (Brown, 1984; Gaston, 1990, 1994; Lawton, 1995). En cambio, en la periferia las poblaciones tienden a estar más fragmentadas y poseen menor probabilidad de recibir migrantes de otras poblaciones (Channell y Lomolino, 2000b). Teniendo en cuenta

esto, la hipótesis demográfica predice que los rangos geográficos deberían contraerse hacia el centro de la distribución (Lawton, 1995), es decir, que las poblaciones más cercanas al centro histórico del rango de distribución, serán las que persistirán por más tiempo (Brown, 1984; Lawton, 1995).

En cambio, la hipótesis de contagio hace hincapié en la dinámica geográfica del factor de extinción (disturbios antropogénicos, degradación de hábitat, o introducción de especies y patógenos), entendiendo que éste se extiende por todo el paisaje como una especie de infección o contagio (Lomolino y Channell, 1995). Por lo que las poblaciones que persistirán más tiempo son aquéllas impactadas en última instancia, es decir, las poblaciones más alejadas al punto inicial de la "infección" (Towns y Daugherty, 1994; Lomolino y Channell, 1995).

1.3. Modelos de distribución de especies

Gracias al desarrollo de nuevas técnicas analíticas y la generalización del uso de los Sistemas de Información Geográfica (SIG), en los últimos años la modelación espacial se ha beneficiado muy especialmente (Guisan y Zimmermann, 2000; Barbosa *et al.* 2009). De esta manera, una de las líneas de investigación con mayor desarrollo en el campo de la biogeografía de la conservación, han sido los modelos de distribución de especies (Richardson y Whittaker, 2010). Estos modelos son una herramienta en pleno desarrollo y expansión, generándose en la actualidad un gran número de trabajos que contribuyen en su metodología y marco teórico, así como en la enumeración de sus limitaciones (Guisan y Zimmermann, 2000; Seoane y Bustamante, 2001; Guisan y Thullier, 2005; Soberón y Peterson, 2005; Pearson, 2007; Hirzel y Le Lay, 2008; Franklin, 2010; Mateo *et al.* 2011;

Hortal *et al.* 2012; Zurell *et al.* 2012). Para poder comprender estos modelos, se debe pensar la distribución de una especie no sólo desde un espacio geográfico, esto es la distribución de la especie en un mapa, sino también desde un espacio ambiental, definido por un conjunto de variables ambientales (Pearson, 2007; Franklin, 2010).

El concepto de espacio ambiental tiene su fundamento en la teoría de nicho ecológico. Los primeros autores en referirse a este término fueron Grinnell (1917) y Elton (1927). Grinnell priorizó aquellos factores ambientales que influyen en la distribución de la especie, es decir en la manera en que el medio regulaba la distribución de diferentes especies. En cambio, Elton enfatizó en las formas en que los organismos influyen y transforman su medio. La primera definición formal de nicho fundamental se atribuye a Hutchinson (1957) y se basa en las influencias del ambiente sobre los organismos, sin tener en cuenta los cambios que éstos provocan sobre el medio. Hutchinson (1957) define el nicho fundamental de una especie como el conjunto de condiciones ambientales, tanto bióticas como abióticas, dentro de las cuales la especie puede sobrevivir y persistir. Este autor definió también el nicho realizado, como aquél limitado por las interacciones con otras especies. Por otra parte, las localidades donde la especie ha sido observada representa su distribución real, pero la especie podría estar presente en áreas en las que aún no ha sido detectada. En este sentido, el espacio ambiental que está realmente ocupado por la especie se define como nicho ocupado (Pearson, 2007; Peterson *et al.* 2011).

Existen por lo menos cinco factores que determinan el área de distribución de una especie. Las condiciones abióticas, los factores bióticos (interacciones con otras especies), la accesibilidad al área, la habilidad de dispersión de la especie, y la capacidad de la especie a adaptarse a nuevas condiciones (Soberón y Peterson, 2005). Estos factores operan con distinta intensidad y a diferentes escalas (Pearson y Dawson, 2003), pudiendo ocurrir que la

extensión geográfica del nicho fundamental sea mayor que el rango de distribución actual de la especie, ya sea por fuertes interacciones positivas o negativas con otras especies o debido a una compleja geografía del área que genera barreras geográficas, aislando o limitando la dispersión de la especie (Soberón y Peterson, 2005).

Los modelos de distribución de especies tienen como objetivo predecir aquellas áreas que contemplen los requisitos de la especie, es decir, su distribución potencial (Anderson y Martínez-Meyer, 2004; Phillips *et al.* 2004). De manera general, estos modelos asocian un conjunto de variables ambientales a datos de presencia de la especie en una determinada área (Pearson, 2007; Kamino *et al.* 2012), prediciendo el ambiente más favorable para la presencia de la especie en función de las variables ambientales (Phillips *et al.* 2006; Franklin, 2010). Los registros de presencia y las variables ambientales se ingresan a un algoritmo que identifica las condiciones ambientales asociadas a la presencia de la especie, obteniendo así un mapa de la distribución predicha, o potencial, para esa especie.

Los métodos de modelación que se han utilizado difieren en el tipo de datos requeridos, naturaleza de la función utilizada y en su rendimiento predictivo (ver Franklin, 2010). Actualmente existe un gran variedad de algoritmos (Elith *et al.* 2006), agrupados en al menos cuatro grandes grupos. Los relacionados a modelos estadísticos de regresiones, como los Modelos Lineales Generalizados (GLM) o los Modelos Aditivos Generalizados (GAM), los métodos de clasificación como *Random Forest* (RF) o *Boosted regression trees* (BRT), los métodos de “sobre” (BIOCLIM, ENFA) y, por último, los basados en algoritmos específicos como GARP o MAXENT (Plischoff y Fuentes-Castillo, 2011).

Los métodos estadísticos obtienen la distribución potencial de una especie a través de un análisis estadístico cuyos parámetros son estimados a partir de los datos (Franklin, 2010). Dentro de éstos, los Modelos Lineales Generalizados (GLM) (Guisan *et al.* 2002) son

ampliamente utilizados debido a que presentan una mayor flexibilidad en el tratamiento de los datos (Nicholls, 1989), ya que permiten elaborar modelos aunque las relaciones entre las variables no sean lineales y las variables de respuesta sean binarias (Nicholls, 1989; Franklin, 2010). Se basan en la existencia de una función simple que relaciona la presencia/ausencia de la especie y un conjunto de variables independientes (Marco-Junior y Ferreira de Siqueira, 2009).

Real *et al.* (2006) desarrollan la Función de Favorabilidad, un Modelo Lineal Generalizado (GLM), modificado para que los resultados no se vean afectados por una proporción desigual de presencias y ausencias. Los valores de favorabilidad representan la diferencia entre la probabilidad de la presencia de una especie y la prevalencia (probabilidad de encontrarla por azar) en una determinada localidad. Por lo tanto, valores de favorabilidad superiores a 0,5 indicarían una probabilidad de presencia superior a la prevalencia, presentando estas localidades características ambientales favorables para la presencia de la especie (Acevedo *et al.* 2011a).

Este algoritmo ha sido utilizado para identificar las rutas de expansión de especies invasoras (Muñoz y Real, 2006; Nielsen *et al.* 2008), para identificar áreas en las que una especie puede ser más vulnerable a cambios en el hábitat o a cambios climáticos (Gutiérrez-Illán *et al.* 2010), y para determinar la favorabilidad, ambiental presente, pasada o futura en relación a cambios en determinadas variables como puede ser el uso del suelo (Acevedo *et al.* 2011 a, b).

Phillips *et al.* (2004, 2006) desarrollaron el programa MaxEnt, catalogado como un método de aprendizaje automático y de los más utilizados actualmente (Pando y Peña de Giles, 2007; Marco-Junior y Ferreira de Siqueira, 2009; Franklin, 2010; Giovanelli *et al.* 2010). Éste emplea inteligencia artificial combinada con el principio de Máxima Entropía, genera

sus propias ausencias, por lo que no es necesario introducir datos de ausencia en el programa (Mateo *et al.* 2011; Peterson *et al.* 2011), obteniendo como resultado final un mapa cuyos valores representan la favorabilidad ambiental para la especie en estudio (Phillips *et al.* 2004, 2006; Marco-Junior y Ferreira de Siqueira, 2009). Luego de obtenido el mapa de la distribución potencial, MaxEnt realiza pruebas estadísticas que evalúan el rendimiento del modelo obtenido, además puede detallar el porcentaje de contribución de cada variable al modelo (Martínez, 2010). A pesar de que tanto la relevancia de las variables ambientales y su evaluación estadística se mantiene en discusión (Peterson *et al.* 2007), MaxEnt viene siendo utilizado en prácticamente todas las aplicaciones de modelos de distribución de especie (Elith *et al.* 2011; Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2011).

Estos modelos se ha utilizado en biología de la conservación en dos direcciones, en el desarrollo de algoritmos que caractericen la distribución geográfica de las especies y en la priorización de áreas de conservación (Peterson *et al.* 2000). Sumando los modelos individuales, determinar de manera indirecta la riqueza de especies de un lugar, e identificar la distribución de especies con algún problema de conservación o con alguna característica particular, definiendo así áreas de mayor importancia donde se deberían concentrar los esfuerzos de protección (Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2011).

Más específicamente, se ha buscado conocer qué factores ambientales influyen en la distribución geográfica de una especie (Carrascal y Palomino, 2006; Di Cola y Chiaraviglio, 2011) estimar la distribución de especies raras o amenazadas (Rojas *et al.* 2001; Guisan *et al.* 2006; Pearson, 2007), identificar nuevas localidades para las cuales no hay registro para una especie o adicionar nuevas áreas de muestreo en las que podrían ocurrir nuevos registros (Fleishman *et al.* 2003; Bourg *et al.* 2005; Guisan *et al.* 2006), aportar información relevante para la elaboración de planes de manejo de especies

amenazadas (Corsi *et al.* 1999; Contreras-Medina *et al.* 2010; Botero–Delgadillo y Páez, 2011), proponer áreas adecuadas para reintroducir una especie (Pearce y Lindenmayer, 1998), definir nuevas áreas prioritarias para la conservación (Peterson *et al.* 2000) o identificar aquellas zonas más vulnerables a la invasión de una especie exótica (Peterson, 2003; Broennimann *et al.* 2007; Wang *et al.* 2007). Estos modelos pueden también ayudar a visualizar el efecto del cambio en el clima sobre la distribución de las especies o realizar predicciones del impacto del cambio climático en la distribución de las especies (Zhonglin *et al.* 2009; Gibson *et al.* 2010; Romo *et al.* 2012). Otros usos de estos modelos incluye la identificación de áreas potenciales para un brote de alguna enfermedad (Peterson *et al.* 2006), o examinar el nicho evolutivo o ecológico para una especie (Kozak y Wiens, 2006).

1.4. Escenarios climáticos futuros

La creciente demanda de alimento, agua dulce, madera, fibras y combustible, asociado a un acelerado crecimiento de la población humana, ha llevado a que los ecosistemas sean transformados a una velocidad nunca antes conocida. Existe por esto, una gran incertidumbre acerca de cómo los ecosistemas podrían responder a estos cambios (Steffen *et al.* 2004). Sumado a esto, en los últimos siglos, especialmente en el siglo XX, se viene registrando notorias variaciones climáticas (Mann *et al.* 1998). Se estima que la temperatura media de la superficie terrestre aumentará entre un 1,4 y un 5,8°C para finales del siglo XXI (IPCC, 2002). Esto se relaciona a su vez, con cambios en los ciclos hidrológicos y biogeoquímicos del planeta. Como, la disminución de la superficie terrestre cubierta por nieve, cambios en el periodo temporal en que algunos lagos y ríos permanecen congelados durante el año. Así como también al aumento del nivel del mar, cambios en los patrones de precipitación, velocidad del viento, nubosidad y en la frecuencia e intensidad de eventos climáticos

extremo (IPCC, 2001). Estos cambios en el clima están correlacionados directamente con un aumento de gases de efecto invernaderos en la atmósfera (ver González *et al.* 2003). Especialmente un aumento en la concentración de CO₂ y CH₄ atmosféricos (IPCC, 2000). Aunque aún no existe un consenso de las causas del cambio climático, algunos autores (Vitousek, 1994; Miller, 1992; Mann *et al.* 1999 ver González *et al.* 2003) sostienen que el aumento de CO₂ proveniente de las actividades humanas es la principal causa del cambio climático y otros autores plantean que la causa más probable es una combinación entre la variabilidad natural del clima y las actividades humanas (Barnett *et al.* 1999 ver González *et al.* 2003). Éste claramente afecta y afectará el funcionamiento de los ecosistemas, afectando directamente e indirectamente a todas las especies, y sus rango de distribución (IPCC, 2002). Ya que la concentración de CO₂ en la atmósfera influye en el nivel y eficiencia de la fotosíntesis, en el uso de las aguas y ambos factores están estrechamente vinculados a la productividad de los vegetales y a otros procesos de los ecosistemas.

Es probable que cada especie, sea afectada de forma distinta por estas perturbaciones. Por ejemplo, posiblemente los ecosistemas dominados por especies más longevas, manifiesten más tarde los efectos de estos cambios. Así como, las especies con rangos climáticos limitados y/o pequeñas poblaciones sean más vulnerables a la extinción, que aquellas especies con mayores tamaños poblacionales, con una amplia distribución geográfica y mecanismos de dispersión de largo alcance (IPCC, 2002).

Hughes (2000) plantea que el efecto del cambio climático sobre los seres vivos se puede clasificar en cuatro categorías. Fisiológicos (fotosíntesis, respiración y crecimiento); Distribución geográfica, en la tendencia de algunas especies a desplazarse hacia mayores altitudes o hacia los polos; Fenológicos, con alteraciones en los ciclo de vida por efecto de foto-período, horas/frío, etc.; Adaptación.

En 1988, el Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente y la Organización Meteorológica Mundial crearon el Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC por sus siglas en inglés), con el fin de evaluar el estado del conocimiento científico sobre este tema, los impactos ambientales y socioeconómicos que podrían causar y analizar las posibles estrategias de mitigación.

En 1990 y 1992, el Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC) desarrolló varios escenarios de emisiones a largo plazo. Estos escenarios son una imagen alternativa de lo que podría suceder en el futuro, siendo de gran utilidad para el análisis del cambio climático, la creación de modelos del clima, como para la evaluación de los impactos y predecir medidas de mitigación (IPCC, 2000).

Se desarrollaron cuatro diferentes líneas evolutivas, con diferentes tendencias en los cambios demográficos, sociales, económicos, tecnológicos y medioambientales (IPCC, 2000). Al conjunto de escenarios basados en una misma línea evolutiva se le denomina “familia” de escenarios. Éstas describen futuros bien divergentes cubriendo de esta manera una gran proporción de las incertidumbres existente (IPCC, 2000). A modo de ejemplo, todos los escenarios tienen como resultado un aumento de la concentración atmosférica de CO₂ a lo largo de los próximos 100 años, aunque cada uno presenta diferentes niveles finales de gases de efecto invernadero y aerosoles en el futuro dependiendo de las diferentes presunciones socioeconómicas.

Los modelos globales de circulación GCM (Modelos Climáticos Globales o Modelos Generales de Circulación) son algoritmos matemáticos que intentan simular el sistema climático de la tierra, utilizando simulaciones climáticas para proyectar cambio futuros en las temperaturas y precipitación dentro de diferentes escenarios (Cuesta *et al.* 2009). En la

actualidad se reconocen 20 diferentes Modelos Climáticos Globales o Modelos Generales de Circulación (IPCC, 2007).

1.5. Justificación

La gran mayoría de los carnívoros están altamente amenazados debido a distintas presiones antrópicas, principalmente las vinculadas con la fragmentación, reducción o destrucción de sus hábitats (Indrusiak y Eizirik, 2003). En el caso del aguará guazú entre las causas descriptas para explicar el descenso poblacional, se encuentra la reducción de su hábitat debido al desarrollo urbano y agropecuario, lo que provoca entre otras cosas el aislamiento de las subpoblaciones (Rodden *et al.* 2008), el tráfico ilegal, las falsas creencias que lo visualizan como “el lobizón” (Carvalho y Vasconcellos, 1995), el atropello en carretera y, por último, la competencia y transmisión de enfermedades desde los animales domésticos (Rodden *et al.* 2008). La falta de información sobre la distribución actual e histórica del aguará guazú, fue uno de los problemas planteados por los expertos en el último plan de acción para la conservación de esta especie (Paula *et al.* 2008). Debido entre otras cosas a la falta de confiabilidad de los datos históricos, y a la escasa información sobre las posibles causas que han llevado a la especie registre actualmente marcadas variaciones en su distribución, como es la gran reducción observada en la región austral de su distribución (Paula *et al.* 2008; Queirolo *et al.* 2011).

Esta región incluye a las provincias biogeográficas del Chaco y la Pampa (Morrone, 2001), regiones que con distinta intensidad viene sufriendo una gran presión antrópica. La región pampeana es una de las principales zonas agrícola del mundo desde los tiempos de la colonización europea, lo que ha llevado a la pérdida de la mayor parte de los pastizales naturales (Bilenca y Miñarro, 2004). Por el contrario, en la región chaqueña la ganadería

viene creciendo de manera exponencial desde la mitad del siglo XX, al igual que la explotación forestal, lo que ha provocado la pérdida de una gran porción de los quebrachales naturales (Ginzburg y Adámoli, 2006), sumado a esto en los últimos años se ha expandido muy rápidamente sobre esta región las plantaciones de soja (Ginzburg y Adámoli, 2006).

Por otro lado, los modelos de distribución de las especies son una excelente herramienta metodológica, debido a que nos brindan una primera aproximación de como las especies se relacionan con su ambiente, siendo esta información una base para realizar estudios en ecología o intentar poner a prueba hipótesis biogeográficas o ecológicas sobre el rango o distribución de una especie (Franklin, 2010). Si se actúa de forma cautelosa y se los utiliza de una manera minuciosa para poder ingresar la menor cantidad de ruido o errores posible, éstos pueden proporcionar una información realmente muy útil, que pueden entre otras cosas facilitar futuros trabajos de campo.

La escasa información sobre la distribución del aguará guazú en algunas áreas en el límite sur de su distribución, región en la que está incluido Uruguay, y su categoría de especies consideradas como prioritarias para la conservación en el Uruguay (Soutullo *et al.* 2009), fueron algunos de los motivos que llevaron a investigar ciertos aspectos de la distribución del aguará guazú, a través de modelos de distribución potencial de especies. Se consideró sumamente importante y urgente para la conservación de esta especie, poder identificar aquellas zonas pertenecientes a esta región donde esta especie se encuentra presente y pueda subsistir. Así como analizar la relación de la distribución de esta especie con posibles factores explicativos, para ello se consideraron al factor climático, geográfico y antrópico. Por tanto, se esperaba encontrar al factor antrópico junto al factor climático como los

principales condicionantes de la distribución de esta especie en el área de estudio del presente trabajo.

La información que se va a generar en el presente trabajo, complementará el conocimiento que se tiene de la distribución de esta especie, lo que es de suma importancia a la hora de establecer futuras directrices de conservación y/o manejo de esta especie para Uruguay y regiones vecinas.

2. Hipótesis

2.1. La distribución del aguará guazú no estaría asociada a ninguna de las variables que conforman los factores climático, geográfico o antrópico, respectivamente.

2.2. En el futuro, no se encuentran áreas favorables para el mantenimiento de la especie, en el límite austral de su distribución

3. Objetivo general

Estimar la distribución potencial actual y futura del aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*), para la región más austral de su rango de distribución en relación a los factores climático, geográfico y antrópico, respectivamente.

3.1. Objetivos específicos

3.1.1. Identificar qué factor o factores (climático, geográfico y antrópico) podrían estar condicionando la distribución del aguará guazú en la región formada por el sur de Brasil, norte, noreste y centro de Argentina, sur de Paraguay y Uruguay correspondiente al límite austral de su rango de distribución.

3.1.2. Identificar aquellas áreas más favorables dentro del área de estudio para la presencia de la especie en la actualidad y en el futuro.

3.1.3. Comparar la distribución actual y futura para el aguará guazú en el límite sur de su distribución.

4. Materiales y Métodos

4.1. Área de estudio

El aguará guazú es una especie de amplia distribución, se encuentra presente en seis países de Sur América, lo que condiciona y dificulta la elaboración de las variables del factor antrópico, ya que a medida que se amplía el área de estudio se incrementa el riesgo de cometer errores en la elaboración de estas variables. Se ha considerado conveniente abordar este estudio en la región más austral de su rango de distribución que corresponde al sur de Brasil, norte, noreste y centro de Argentina, sur de Paraguay y Uruguay, desde el paralelo 24° hasta el paralelo 36° latitud sur, y desde los 70° hasta el 46° longitud oeste (ver figura 4). Ya que en el área de estudio seleccionada se viene constatando una marcada reducción de la distribución de esta especie. Por último, se consideró importante la inclusión del Uruguay en el área de estudio (Prevosti *et al.* 2004; Paula *et al.* 2008; Queirolo *et al.* 2011).

4.2. Registros de presencia de la especie

Los datos de presencia de la especie se obtuvieron por intermedio de una búsqueda bibliográfica en distintas fuentes y en la información compilada en el Global Biodiversity Information Facility (<http://www.gbif.org/>). Luego de descartar las localidades repetidas, se obtuvieron 689 registros correspondientes al área de estudio propuesta. Se consideró como periodo temporal a partir del año 1980 hasta la fecha, este rango temporal elegido está condicionado por la datos disponible y la rápida modificación en el territorio. Los datos de presencia del aguará guazú se georreferenciaron mediante el programa DIVA GIS (versión 7.5.0, <http://www.diva-gis.org>), en la figura 5 se representan los registros que se han utilizado en el presente trabajo.

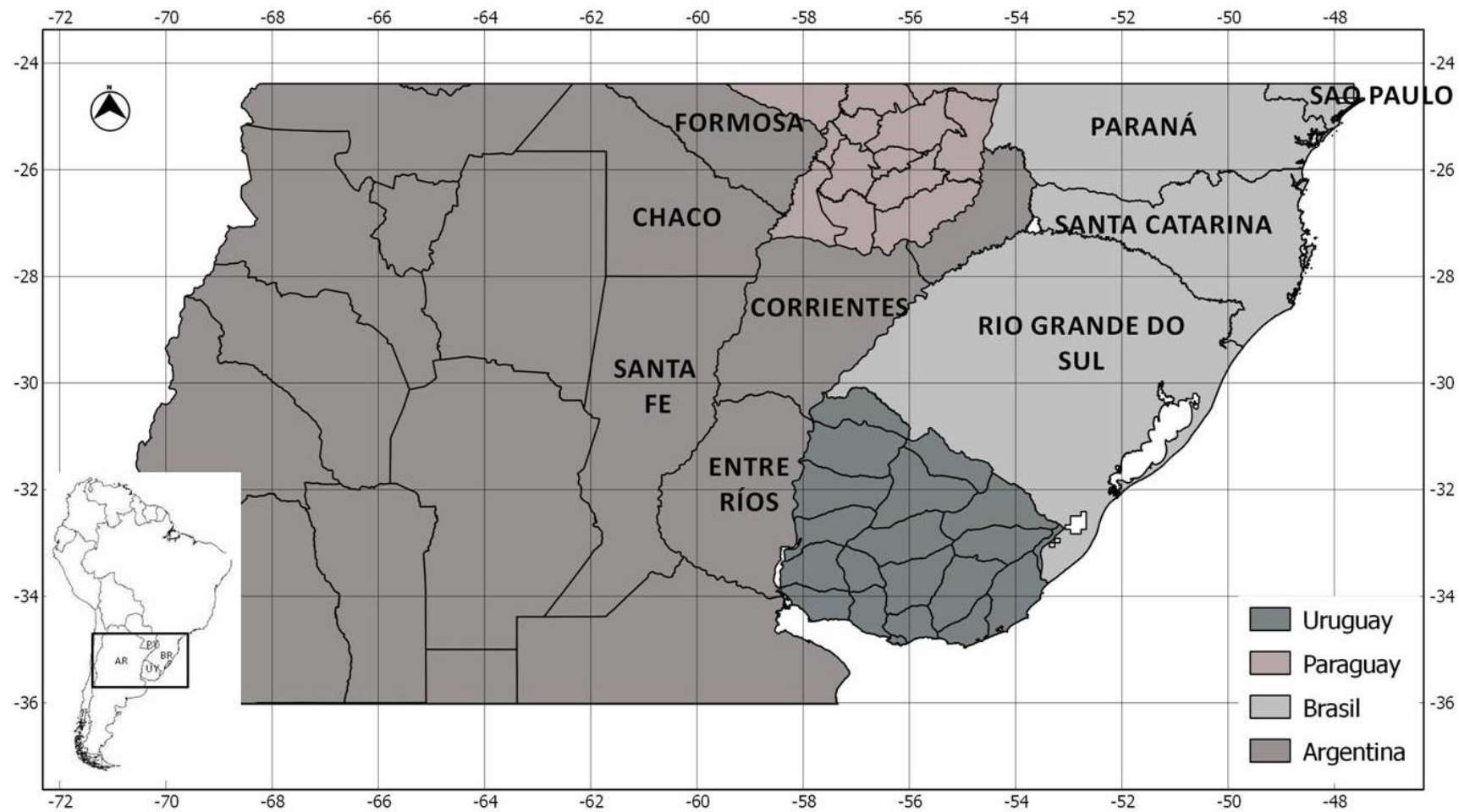


Fig. 4. Área de estudio considerada para este trabajo, incluye el sur de Brasil, norte, noreste y centro de Argentina, sur de Paraguay y Uruguay.

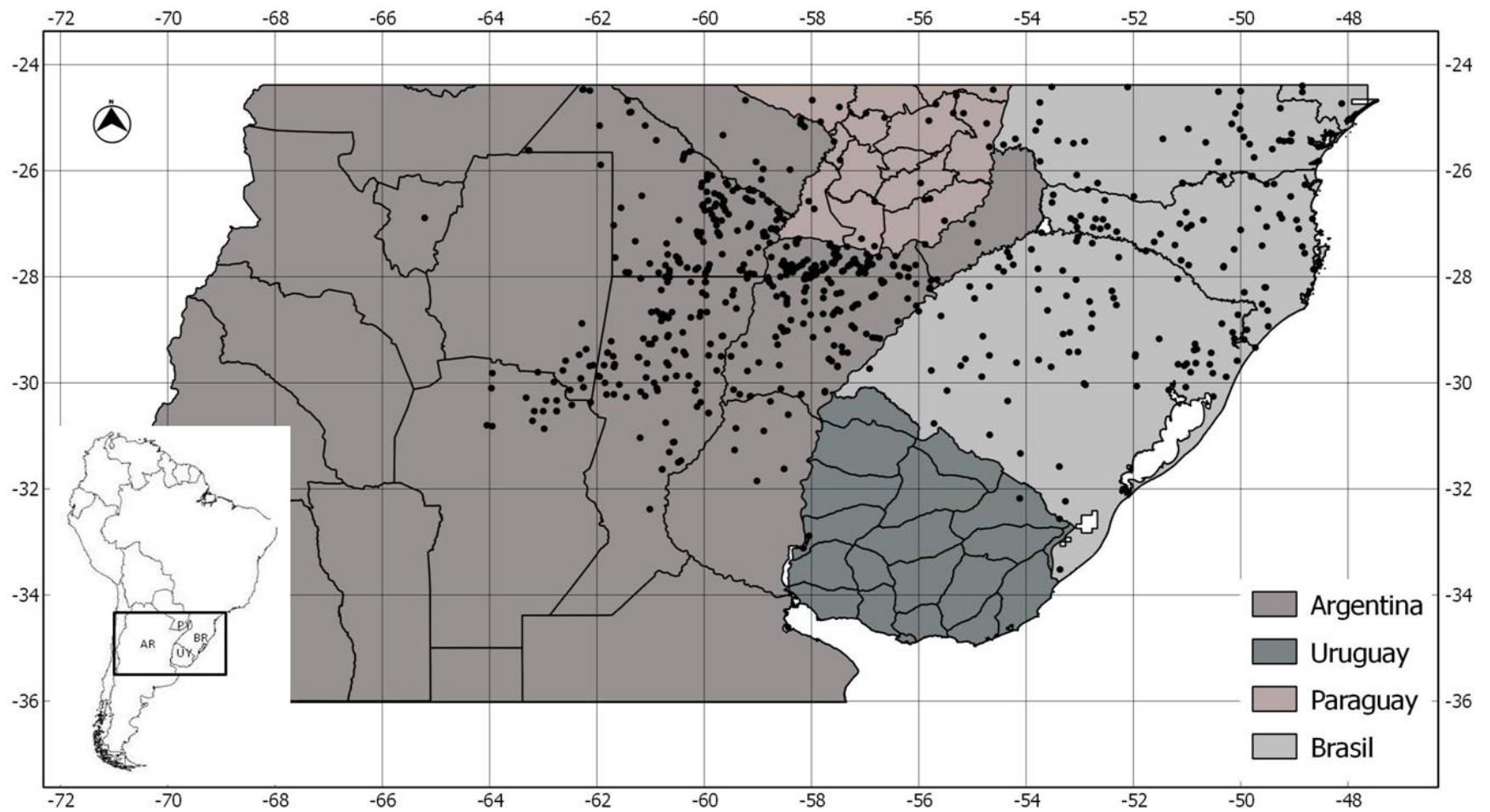


Fig. 5. Registros de presencia del aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*) considerados en este estudio (representados en círculos negros).

4.3. Variables independientes

Se consideraron 3 factores para el análisis: antrópico, climático y geográfico debido a que éstos han sido propuestos en la literatura como relevantes en la distribución de esta especie especialmente para el área de estudio considerada (Prevosti *et al.* 2004; Rodden *et al.* 2008; Paula *et al.* 2008; Queirolo *et al.* 2011; Torres *et al.* 2013). Se obtuvieron capas vectoriales administrativas y de ciudades de la página web de DIVA-GIS (<http://www.diva-gis.org/gdata>) y del programa Geosur (<http://www.geosur.info>), de los cuatro países correspondientes al área de estudio (Paraguay, Uruguay, Argentina y Brasil). En las tablas de atributos de estas capas se ingresaron los datos de número de habitantes, densidad poblacional y porcentaje de superficie cultivada, obtenidos a partir de los censos agropecuarios y censos de población disponibles (ver tabla 1 de anexo 1). Por último, se descargaron las capas vectoriales correspondientes a la red vial y las capas que conformarán los factores geográfico y climático, estos último con una resolución de 30 arc-seg lo que equivale a 1 km² (ver tabla 2 de anexo 1).

4.3.1. Elaboración de las variables independientes

Se digitalizaron 31 variables relacionadas con los factores geográfico, climático y antrópico, respectivamente (Tabla 1) para las 25.531 cuadrículas de 10x10 km en las cuales se subdividió el área de estudio. Para la obtención de las variables se utilizaron los programas DIVA GIS, Quantum GIS (versión 1.8.0, <http://www.qgis.org/>) y GRASS GIS (versión 6.4.2, <http://grass.osgeo.org/>).

Factor antrópico

- Distancia a centros urbanos

Se definieron tres categorías, ciudades con menos de 10.000 habitantes, entre 10.000 y 100.000 habitantes y más de 100.000 habitantes, representadas en tres capas vectoriales. Se calculó la distancia media de las ciudades al centroide de cada una de las cuadrículas.

- Distancia a red vial

Debido a la variedad existente en la estructura vial de la región, se definieron tres categorías. Vías primarias, aquellas que se encuentran a menos de 10 km de las ciudades con más de 100.000 habitantes. Vías secundarias, aquellas vías situadas a menos de 10 km de las ciudades con un número de habitantes entre 10.000 y 100.000 y vías terciarias las situadas a menos de 10 km de ciudades con menos de 10.000 habitantes. Se calculó la distancia media de cada vía al centroide de cada una de las cuadrículas (Buzai, 2008).

- Porcentaje de superficie cultivada y densidad poblacional

Se calculó el porcentaje de superficie cultivada y densidad poblacional para cada una de las cuadrícula en las que se dividió el área de estudio (Buzai, 2008).

Factor geográfico

Se calcularon los rangos de altitud, altitud media, rangos de inclinación e inclinación media para cada una de las cuadrículas del área de estudio.

Factor climático

Se calculó el valor medio de 19 variables climáticas (8 referidas a la precipitación y 11 a la temperatura) para cada una de las cuadrículas del área de estudio.

Tabla 1. Listado de los factores considerados, las variables asociadas y sus códigos.

Factor	Variable	Código
Antrópico	Densidad de población (ind/km-2).	den_pob
	Distancia a ruta primaria (m)	r_prim
	Distancia a ruta secundaria (m)	r_sec
	Distancia a ruta terciaria (m)	r_ter
	Distancia a un centro urbano de más de 10.000 habitantes (m)	d_10
	Distancia a un centro urbano de entre 10.000 y 100.000 habitantes (m)	d_100
	Distancia a un centro urbano de más de 100.000 habitantes (m)	d_m_100
	Porcentaje de superficie cultivada (%)	sup_cul
Geográfico	Altitud media (m)	alt_me
	Rango de altitud (m)	alt_ran
	Inclinación media	inc_me
	Rango de inclinación	inc_ran
Climático	Temperatura media anual (°C)	bio_1
	Rango medio diurno (media mensual (temperatura Max. -temperatura min)	bio_2
	Isoterma (bio_2/bio_7) (* 100)	bio_3
	Estacionalidad de la temperatura (desvío estándar *100)	bio_4
	Temperatura máxima del mes más cálido (°C)	bio_5
	Temperatura mínima del mes más frío (°C)	bio_6
	Amplitud térmica anual (bio_5-bio_6) (°C)	bio_7
	Temperatura media de la zona más húmeda (°C)	bio_8
	Temperatura media del trimestre más seco (°C)	bio_9
	Temperatura media del trimestre más cálido (°C)	bio_10
	Temperatura media del trimestre más frío (°C)	bio_11
	Precipitación anual (mm)	bio_12
	Precipitación del mes más lluvioso (mm)	bio_13
	Precipitación del mes más seco (mm)	bio_14
	Estacionalidad de la precipitación	bio_15
	Precipitación del trimestre más húmedo (mm)	bio_16
	Precipitación del trimestre más seco (mm)	bio_17
	Precipitación del trimestre más cálido (mm)	bio_18
	Precipitación del trimestre más frío (mm)	bio_19

4.3.2. Análisis exploratorios de los datos y selección de variables independientes

Una vez obtenidos los valores de cada variable para cada una de las cuadrículas en las que se subdividió el área de estudio, se construyó una planilla en el programa Excel 2007 (Microsoft Corp), donde cada fila correspondió a cada una de las cuadrícula. En la primera columna se registró la presencia (1) y la ausencia (0) de la especie y en las siguientes columnas se representaron cada uno de los valores de las variables independientes.

Se estudió la correlación entre éstas, de acuerdo a lo propuesto por Naoki *et al.* (2006), mediante dos procedimientos diferentes.

Un primer procedimiento propuesto por Barbosa *et al.* (2013) que se encuentra implementado en el programa estadístico R (R Core Team, 2012) y que se detalla en el blog <http://modtools.wordpress.com/>. Éste plantea en una primera instancia evaluar la relación estadística existente entre la presencia de la especie y el conjunto de variables independientes, utilizando la tasa de Falso Descubrimiento (FDR), la cual determina la proporción de hipótesis nulas falsamente rechazadas en relación al número total de hipótesis rechazadas (Benjamini y Hochberg, 1995; García, 2003; Barbosa *et al.* 2009).

Al conjunto de variables no excluida por FDR, se les realizó un Análisis de la Varianza (ANOVA), para de esta manera estudiar la correlación entre las variables. Los modelos de distribución de especie se realizaron con aquellas variables no excluidas por FDR y significativas para el ANOVA.

El segundo procedimiento de selección de las variables se realizó mediante el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013). En una primera instancia se obtuvo un conjunto de diez modelos de distribución de especies utilizando el programa MaxEnt versión 3.3.k (Phillips *et al.* 2004, 2006), seleccionando en cada uno y de forma aleatoria el 75% de

las localidades de presencia para el ajuste del modelo y el 25% restante para su validación. Luego mediante el test de jackknife implementado en Maxent, se obtiene una tabla con los valores de contribución de cada una de las variables al modelo final, descartando aquellas variables con una contribución al modelo menor a 0,1. A las variables que no fueron eliminadas por este procedimiento, se les comprobó la hipótesis de normalidad con el test de Shapiro Wilk, mediante el programa Past (versión online 2.17c, Hammer *et al.* 2001). Luego, se evaluó la correlación entre todas estas variables a través del índice de Spearman (Guisan y Zimmermann, 2000). Se considera significativamente correlacionados aquellos pares de variables con un valor de $r > 0,80$ y $p < 0,05$. A la hora de seleccionar una de las variables de un par correlacionadas, se examinó su porcentaje de contribución al modelo de distribución de especie, eliminándose aquéllas con menor contribución al modelo (Torres *et al.* 2013). Con el conjunto de todas las variables se realizó lo que se ha denominado como Modelo global. Posteriormente, con las variables de cada uno de los factores por separado, se realizaron tres modelos, antrópico, climático y geográfico, respectivamente. Los procedimientos de Torres *et al.* (2013) y Barbosa *et al.* (2013) se realizaron para el modelo global, antrópico y climático, obteniendo así dos conjuntos de variables con las que luego se realizarían los modelos de distribución de especies por separado. Al modelo geográfico solo se realizó el procedimiento propuesto por Barbosa *et al.* (2013), debido a su bajo número de variables.

4.4. Modelos de distribución potencial de especies

Con cada uno de los conjuntos de variables obtenidos siguiendo los procedimientos de la sección anterior, se realizaron los modelos de distribución de especies utilizando dos algoritmos distintos: la Función de Favorabilidad (Real *et al.* 2006) y de Máxima Entropía (Phillips *et al.* 2004, 2006), como resultados se obtendrán un total de 14 modelos de distribución potencial.

La Función de Favorabilidad (Real *et al.* 2006) se realizó utilizando el paquete modEvA para R (Barbosa *et al.* 2013), que se encuentra actualmente en versión beta. Hasta que una versión estable no sea lanzada oficialmente, el paquete (junto con una serie de instrucciones sencillas para los usuarios sin experiencia con R está disponible previa solicitud a sus autores (ver <http://modtools.wordpress.com>). Los mapas obtenidos por este algoritmo se visualizaron en el programa Quantum GIS, considerando los valores por encima del umbral que maximiza el índice de TSS (Allouche *et al.* 2006; Liu *et al.* 2009).

El algoritmo de Máxima Entropía se ejecutó en el programa MaxEnt, realizando 100 réplicas según el procedimiento propuesto por Torres *et al.* (2013). Los parámetros utilizados en el programa MaxEnt fueron los siguientes: multiplicador de regularización (regularization multiplier) = 1, número máximo de puntos de fondo (maximum number of background points) = 10.000 y límite de convergencia (convergence limit) = 0,00001. Los mapas resultantes se visualizaron mediante el programa Quantum GIS. El procedimiento realizado se muestra en la figura 1 del anexo II.

4.4.1. Evaluación de los modelos de distribución potencial de especies

Para evaluar el desempeño del modelo de la Función de Favorabilidad, se utilizaron tres índices: Sensibilidad, Especificidad y TSS. De acuerdo a las siguientes ecuaciones:

$$\text{Sensibilidad} = a / (a + c)$$

$$\text{Especificidad} = d / (b + d)$$

$$\text{TSS: } \text{sensibilidad} + \text{especificidad} - 1$$

Donde,

a es el número de registros presentes correctamente predichos como presentes.

b es el número de registros ausentes incorrectamente predichos como presentes.

c es el número de registros presentes incorrectamente predichos como ausentes.

d es el número de registros ausentes correctamente predichos como ausentes.

La Sensibilidad y la Especificidad son medidas dependientes del umbral seleccionado, la primera es la capacidad para clasificar correctamente una presencia real como presencia y la segunda, es la habilidad del modelo para clasificar correctamente una ausencia real como ausencia (Brito *et al.* 1999; Liu *et al.* 2009). Valores altos de Sensibilidad indican un bajo error de omisión (error tipo I) y valores de Especificidad altos indican un bajo error de comisión (error tipo II) (Brito *et al.* 1999; Naoki *et al.* 2006). Estos dos índices varían entre 0 y 1; cuanto más cerca de 1 esté el valor, significa un mejor desempeño del modelo (Naoki *et al.* 2006). El índice TSS, equivale a la tasa de verdaderos positivos menos la tasa de falsos positivos (Allouche *et al.* 2006; Liu *et al.* 2009).

Para la evaluación de los modelos obtenidos con el algoritmo de Máxima Entropía, se utilizó el criterio independiente del umbral, que corresponde al área bajo la curva

(AUC) de ROC (Receiver Operating Characteristic) (Hanley y McNeil, 1982; Dodd y Pepe, 2003; Mercado y Wallace, 2010). Una curva ROC es producida graficando la Sensibilidad en relación al complemento de la Especificidad (1-Especificidad) (Manel *et al.* 2001; Liu *et al.* 2005).

Se tuvo en cuenta también la tasa de omisión que es el porcentaje de valores verdaderos no detectados, ya que un error de omisión es la fracción falsamente predicha como negativos (Lobo *et al.* 2008).

4.4.2. Modelo consenso global de la distribución potencial

Luego de obtenidos todos los modelos de distribución potencial para el aguará guazú en el límite sur de su distribución, se realizó la suma de los cuatro mapas obtenidos para los modelos globales mediante el programa Quantum GIS, obteniendo así un mapa consenso de los cuatro modelos.

4.5. Partición de la varianza

Para especificar qué cantidad de la variación del modelo global realizado con el algoritmo Función de Favorabilidad, se explica por el efecto puro de cada variable explicativa, se desarrolló un procedimiento de partición de la varianza (Borcard *et al.* 1992). Este procedimiento tiene en cuenta además las interacciones entre los factores, que a menudo resultan en un efecto superpuesto en el espacio debido a la colinealidad entre ellos (Muñoz *et al.* 2005; Barbosa *et al.* 2013). Debido a que la Función de Favorabilidad no posee valores de R-cuadrados, se utilizan como valores de entrada, los coeficientes cuadrados de Spearman de las correlaciones realizadas entre el modelo

global y los modelos de cada uno de los factores y sus combinaciones (Muñoz y Real, 2006). Por lo tanto, los resultados obtenidos serán valores proporcionales de la contribución de cada factor o sus combinaciones a la variación total explicada por el modelo (Barbosa *et al.* 2013).

4.6. Proyecciones climáticas futuras

Para proyectar la distribución potencial del aguará guazú en el futuro, se utilizaron las variables climáticas y las altitud obtenidas de la página de Worldclim para el escenario futuro A1B y para el año 2050 (<http://www.ccafs-climate.org>). Se utilizó el modelo global de circulación HadCM3 que es un modelo atmosfera-océano creado por el Centro Hadley Center del Reino Unido (Gordon *et al.* 2000; Pope *et al.* 2000) y el modelo de circulación general ECHAM5 elaborado por el Instituto Max Planck Institute de Alemania (Roeckner *et al.* 2003).

4.7. Comparación de los modelos globales y climáticos actuales y futuros

Luego de obtener los cuatros mapas del modelo global, utilizando los algoritmos Máxima Entropía y Función Favorabilidad y los procedimiento de selección de variables propuesto por Torres *et al.* (2013) y Barbosa *et al.* (2013), se compararon estadísticamente el tamaño de las áreas de distribución potencial obtenidas para cada uno de los algoritmos mediante el test de Chi-cuadrado empleando el programa estadístico Past. Esta misma prueba estadística se realizó para comparar las áreas de distribución potencial proyectada por los modelos globales de circulación (HadCM3 y ECHAM5) y el consenso del modelo climático actual.

5. Resultados

5.1. Selección de las variables independientes

Los resultados obtenidos para dos de los cuatro modelos realizados (modelo global y climático), el número final de variables seleccionadas, siguiendo el procedimiento propuesto por Torres *et al.* (2013), fue marcadamente inferior al número de variables seleccionadas de acuerdo al protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013) (ver tabla 1 y 2 de anexo 3).

Por el procedimiento propuesto por Torres *et al.* (2013), ninguna de las variables del factor antrópico resultaron excluidas para la construcción de los modelos de distribución potencial. En cambio, la densidad poblacional (factor antrópico) y el rango de altitud (factor geográfico) fueron las únicas variables eliminadas por el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013). Con respecto al factor geográfico, por contar con un bajo número de variables, el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013) fue el único aplicado (ver tabla 1 y 2 de anexo 3).

5.2. Modelos de distribución potencial

Todos los modelos de distribución potencial tuvieron altos valores de los índices de evaluación que indican un alto rendimiento y precisión (Tablas 2 y 3). En el caso de los modelos realizados con el algoritmo de Máxima Entropía, aquéllos que siguieron el procedimiento propuesto por Torres *et al.* (2013), presentaron una mayor precisión en sus predicciones, además de mayores valores de AUC, menor tasa de omisión y valores superiores de punto de corte. Esta tendencia se invirtió en los modelos realizados con el algoritmo Función de Favorabilidad, en el que los mayores valores de Sensibilidad

fueron obtenidos en aquellos modelos en que las variables fueron seleccionadas por el procedimiento propuesto por Barbosa *et al.* (2013).

Tabla 2. Valores de los índices para la evaluación seleccionados en cada uno de los modelos realizados con las variables seleccionadas mediante el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013).

Algoritmo		Modelo global	Modelo climático	Modelo geográfico	Modelo antrópico
Máxima Entropía	AUC	0,851	0,833	0,76	0,79
	Umbral	0,199	0,222	0,34	0,374
	Tasa de omisión	0,119	0,033	0,169	0,27
Función de Favorabilidad	Índice TSS	0,537	0,546	0,350	0,246
	Punto de corte	0,42	0,44	0,58	0,47
	Omisión	0,082	0,060	0,363	0,224
	Comisión	3,80E-01	0,392	0,286	0,528
	Sensibilidad	0,917	0,939	0,636	0,775
	Especificidad	0,62	0,607	0,713	0,471
	Área favorable (%)	39,6	40,9	33,8	54,5

Tabla 3. Valores de los índices para la evaluación seleccionados en cada uno de los modelos realizados con las variables seleccionadas mediante el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013).

Algoritmo		Modelo global	Modelo climático	Modelo antrópico
Máxima Entropía	AUC	0,967	0,945	0,961
	Umbral	0,566	0,506	0,651
	Tasa de omisión	0	0,016	0
Función de Favorabilidad	Índice TSS	0,514	0,463	0,246
	Punto de corte	0,45	0,46	0,47
	Omisión	0,124	0,151	0,224
	Comisión	0,361	3,85E-01	0,528
	Sensibilidad	0,875	0,848	0,775
	Especificidad	0,638	0,614	0,471
	Área favorable (%)	37,2	40,2	54,5

5.2.1. Modelo global

Para este modelo se seleccionaron 23 variables mediante el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013) (ver tabla 3 de anexo 3) y 19 variables de acuerdo al procedimiento propuesto por Torres *et al.* (2013) (ver tabla 4 de anexo 3), con las cuales se realizaron los modelos de distribución potencial.

Con las variables seleccionadas por el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013), el área potencial para el aguará guazú obtenida con el algoritmo Función de Favorabilidad abarcaría unos 1.223.189 km² lo que representa un 37,2 % del área de estudio, y con el procedimiento de Torres *et al.* (2013) se obtuvo un área potencial de 1.149.984 km² (39,6 %). Para el algoritmo de Máxima Entropía las áreas de distribución potencial abarcarían 729.472 km² (23,6% del área de estudio) y 170.954 km² (5,5%) para los procedimientos propuestos por Barbosa *et al.* (2013) y Torres *et al.* (2013), respectivamente.

Los cuatro modelos coinciden en que el área más favorable para esta especie se concentra en la región conformada por las provincias argentinas de Corrientes, Chaco y Formosa (figuras 6, 7, 8 y 9).

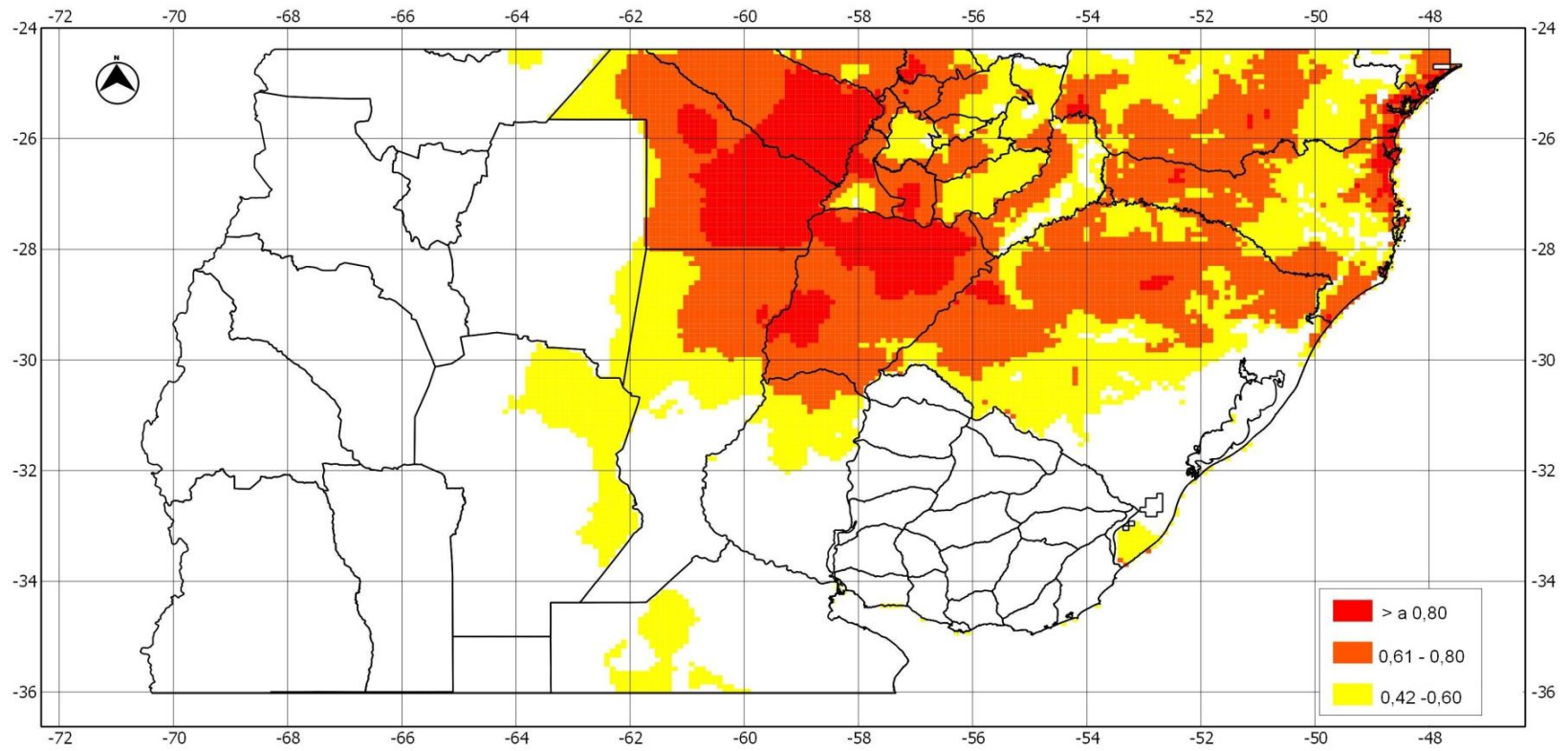


Fig. 6. Distribución geográfica potencial del aguará guazú en el límite sur de su distribución para el modelo global, teniendo en cuenta las variables obtenidas a través del protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013). según el algoritmo de Función de Favorabilidad. Los colores reflejan las categorías de favorabilidad para la presencia de la especie a partir del valor umbral seleccionado.

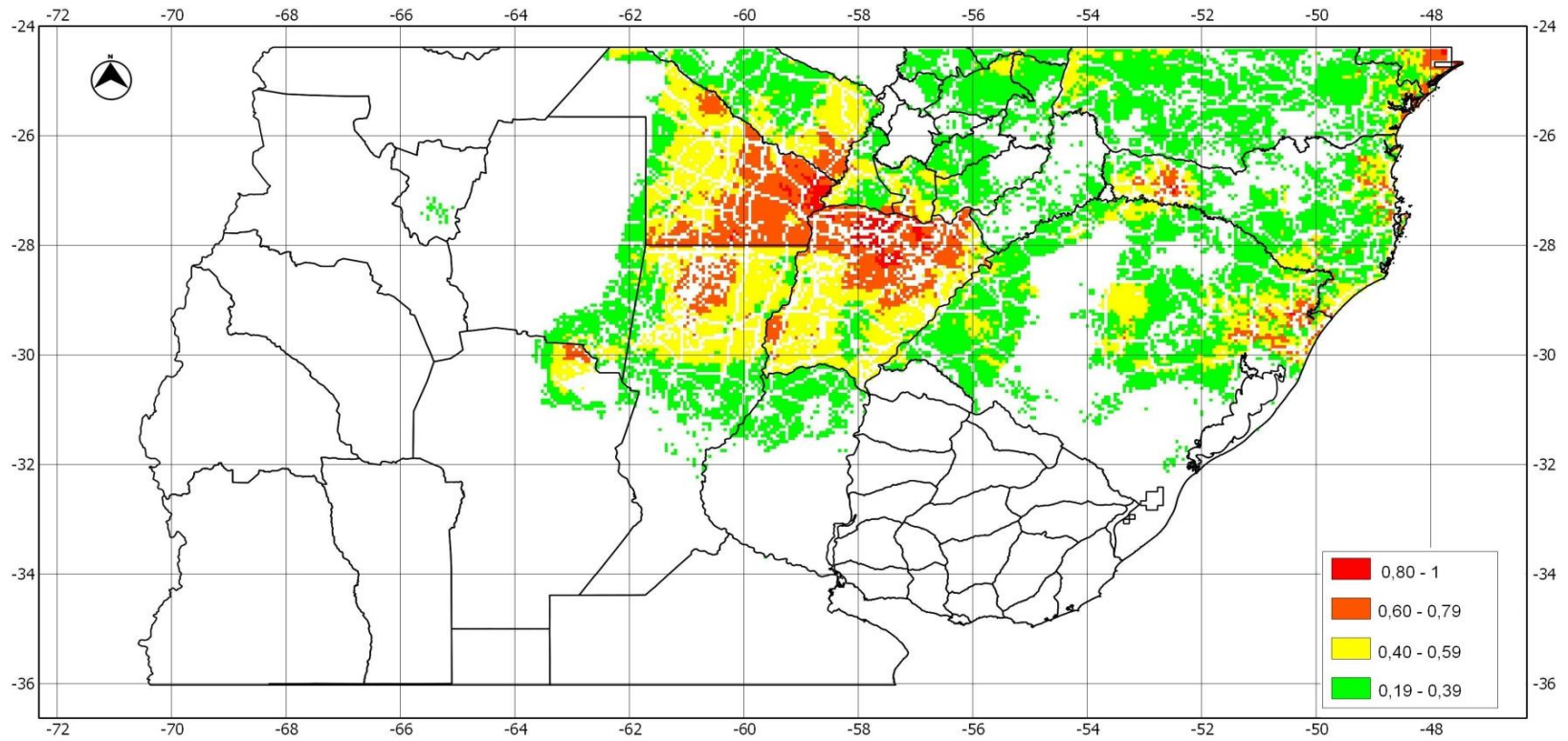


Fig. 7. Distribución geográfica potencial del aguará guazú en el límite sur de su distribución para el modelo global, teniendo en cuentas las variables obtenidas a través del protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013), según el algoritmo de Máxima Entropía. Los colores reflejan las categorías de favorabilidad para la presencia de la especie a partir del valor umbral seleccionado.

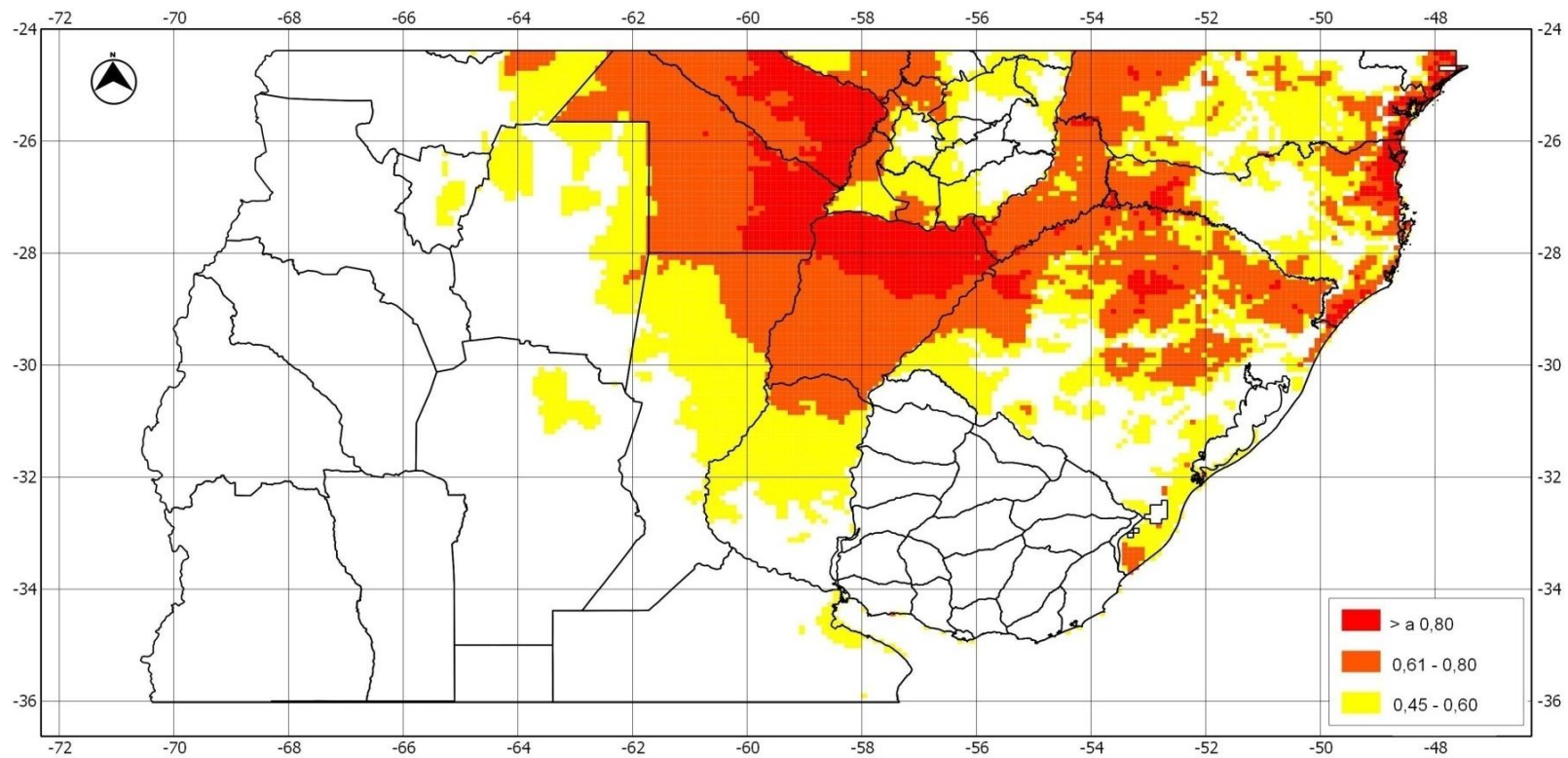


Fig. 8. Distribución geográfica potencial del aguará guazú en el límite sur de su distribución para el modelo global, teniendo en cuenta las variables obtenida través del protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013), según el algoritmo de Función de Favorabilidad. Los colores reflejan las categorías de favorabilidad para la presencia de la especie a partir del valor umbral seleccionado.

7.

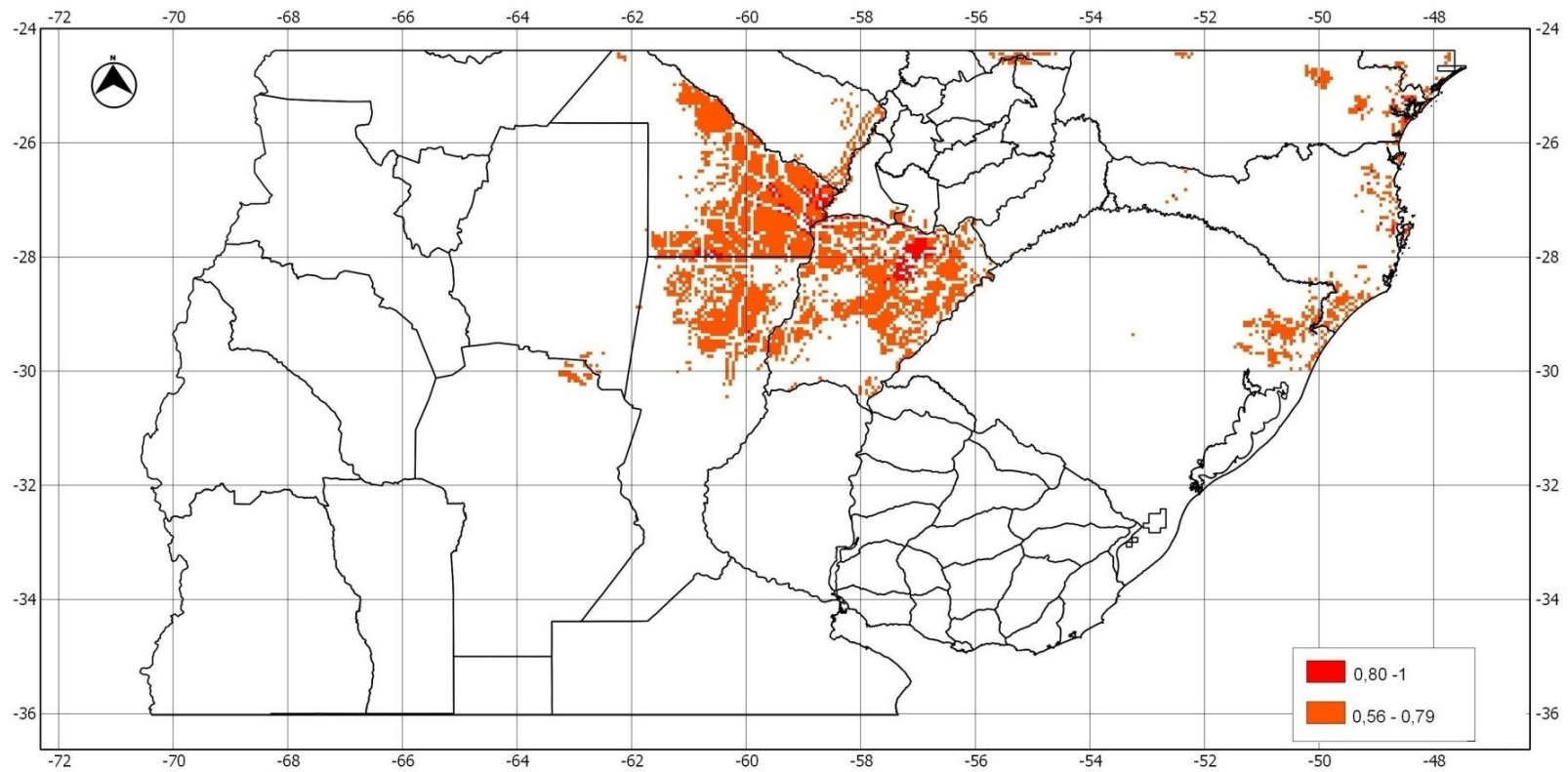


Fig. 9. Distribución geográfica potencial del aguará guazú en el límite sur de su distribución para el modelo global, teniendo en cuenta las variables obtenidas a través del protocolo propuesto por Torres et al. (2013), según el algoritmo de Máxima Entropía. Los colores reflejan las categorías de favorabilidad para la presencia de la especie a partir del valor umbral seleccionado.

8.

Para tres de los cuatro modelos globales la precipitación del trimestre más cálido (bio_18) resultó ser la variable con mayor importancia para el modelo (ver tablas 1 y 2 del anexo 4), prediciendo una mayor probabilidad de presencia de la especie en aquellas regiones donde esta variable presenta un rango que varía desde 350 a 410 mm (figura 10). Le sigue en importancia la temperatura media del trimestre más seco (bio_9), para la cual la probabilidad de presencia de la especie es mayor en un rango aproximado de entre 12,5 a 20°C (figura 10).

5.2.1.1. Modelo consenso global

La figura 11 muestra el mapa consenso del área potencial de distribución del aguará guazú para los cuatro modelos globales realizados en este trabajo. El área potencial del aguará guazú abarcaría 1.318.543 km², lo que representa un 42,7 % del área de estudio. Se considera que el área compartida por al menos tres de los cuatro modelos, representaría la zona más favorable para la presencia de la especie predicha por estos modelos, debido a que ésta se mantendría a pesar de los diferentes procedimientos realizados. Ésta abarcaría unos 161.575 km² (12,25 %), y comprenderían principalmente las provincias argentinas de Chaco, Corrientes, Formosa y Santa Fe, una pequeña porción de los estados brasileros de Santa Catarina, Paraná, Rio Grande do Sul y São Paulo, así como una pequeña porción del sur de Paraguay.

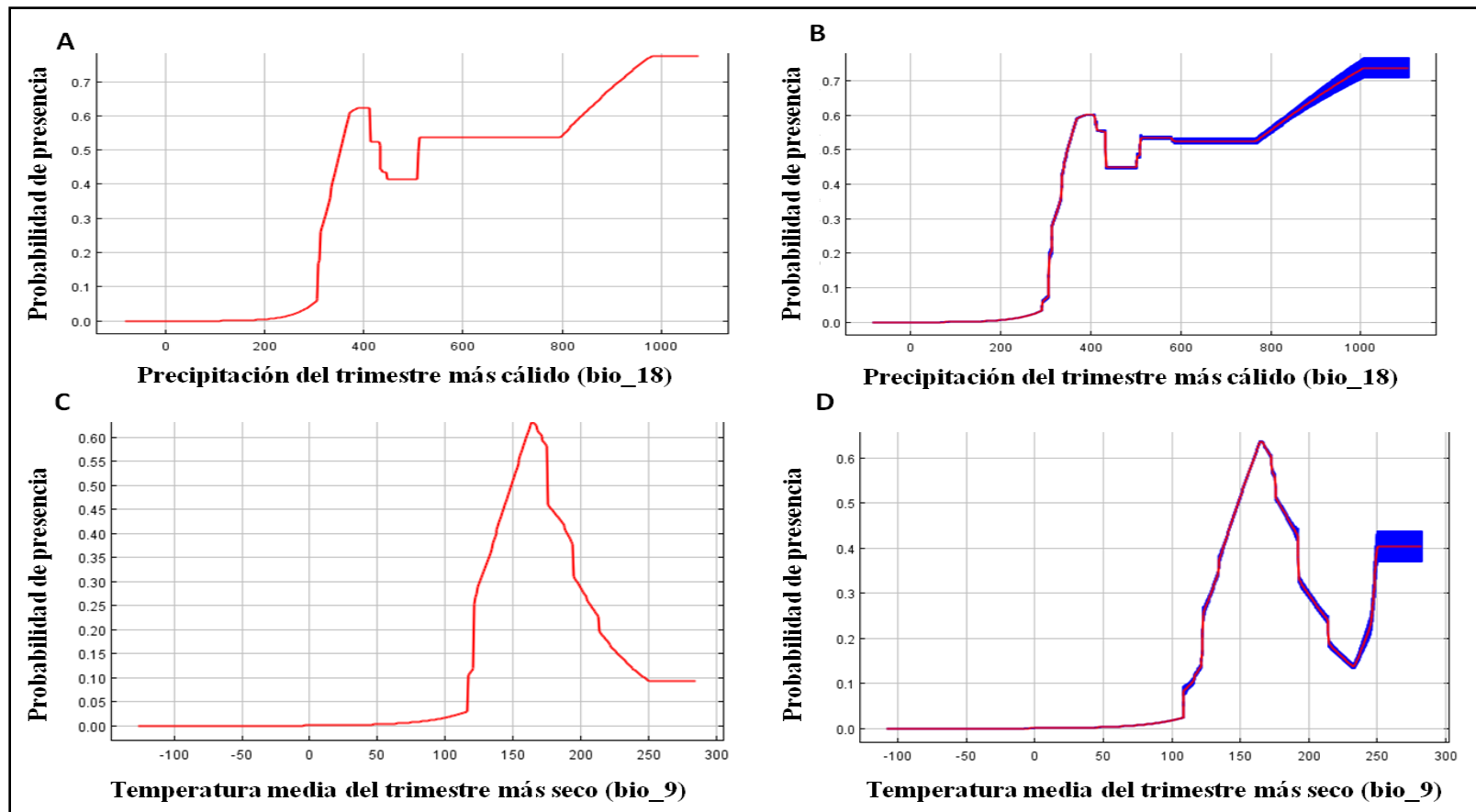


Fig. 10. Curvas de respuesta para las variables con mayor grado de contribución en el modelo global, (A y B) Precipitación del trimestre más cálido (bio_18) y (C y D) Temperatura media del trimestre más seco (bio_9) para el algoritmo de Máxima Entropía. Gráficos A y C con el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013). Gráficos B y D según el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013).

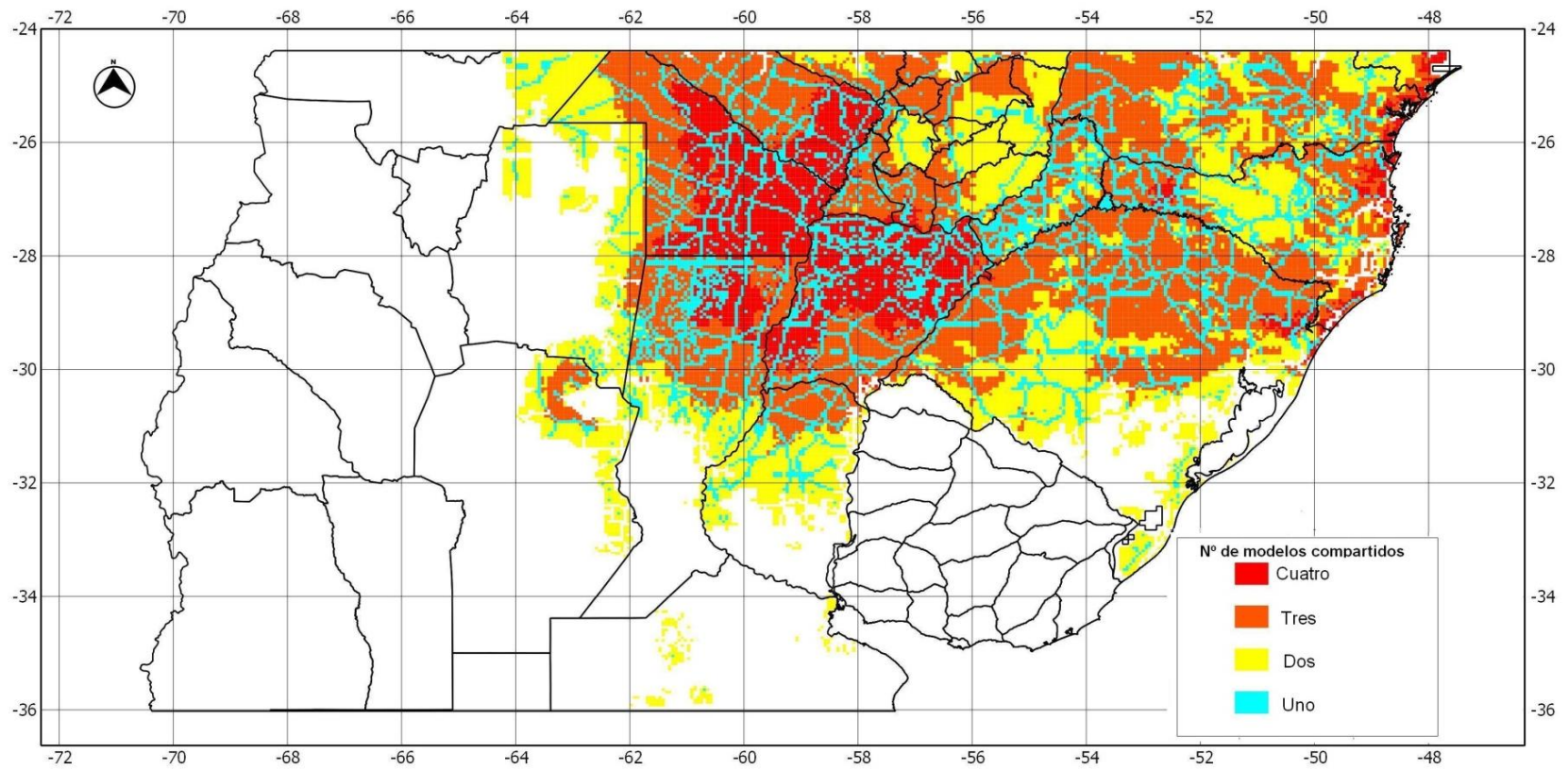


Fig. 11. Mapa consenso para la distribución potencial del aguará guazú obtenido a partir de los cuatro modelos globales propuestos. En rojo, las áreas compartidas por los cuatro modelos; naranja, áreas compartidas por al menos por tres de los modelos; amarillo, áreas compartidas por al menos dos de los modelos y en celeste, áreas no compartidas por ninguno de los modelos.

5.2.2. Modelo Climático

De las diecinueve variables que conforman este factor, para la elaboración de los modelos resultaron seleccionadas trece por el protocolo sugerido por Barbosa *et al.* (2013) (ver tabla 5 de anexo 4) y siete por el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013) (ver tabla 6 de anexo 3).

La distribución geográfica potencial predicha por ambos algoritmos se asemeja a la obtenida en el modelo global, añadiéndose el norte de la provincia de Santa Fe y el sur de Paraguay como áreas más favorables para la presencia de la especie (figuras 12, 13, 14 y 15). La precipitación del trimestre más cálido (bio_18) también resultó ser una variable relevante en tres de los cuatro modelos realizados, siendo el rango de esta variable entre 350 y 410 mm donde es mayor la probabilidad de presencia de la especie (figura 16), seguida por la estacionalidad de temperatura (bio_4) (ver tabla 3 y 4 de anexo 4).

5.2.2.1 Modelo consenso climático

La figura 17 muestra el mapa consenso del área potencial de distribución del aguará guazú para los cuatro modelos climáticos realizados en este trabajo. Este modelo presenta como área potencial para el aguará guazú una superficie aproximada de 1.469.180 km², lo que representa un 47,5% del área de estudio y resulta como área más favorable para la presencia de esta especie la región conformada por el norte de la provincia de Corrientes, sureste de Formosa, sureste de Chaco y norte de Santa Fe, el sur de Paraguay y en Brasil el norte de Santa Catarina, este de Paraná y sur de Sao Paulo.

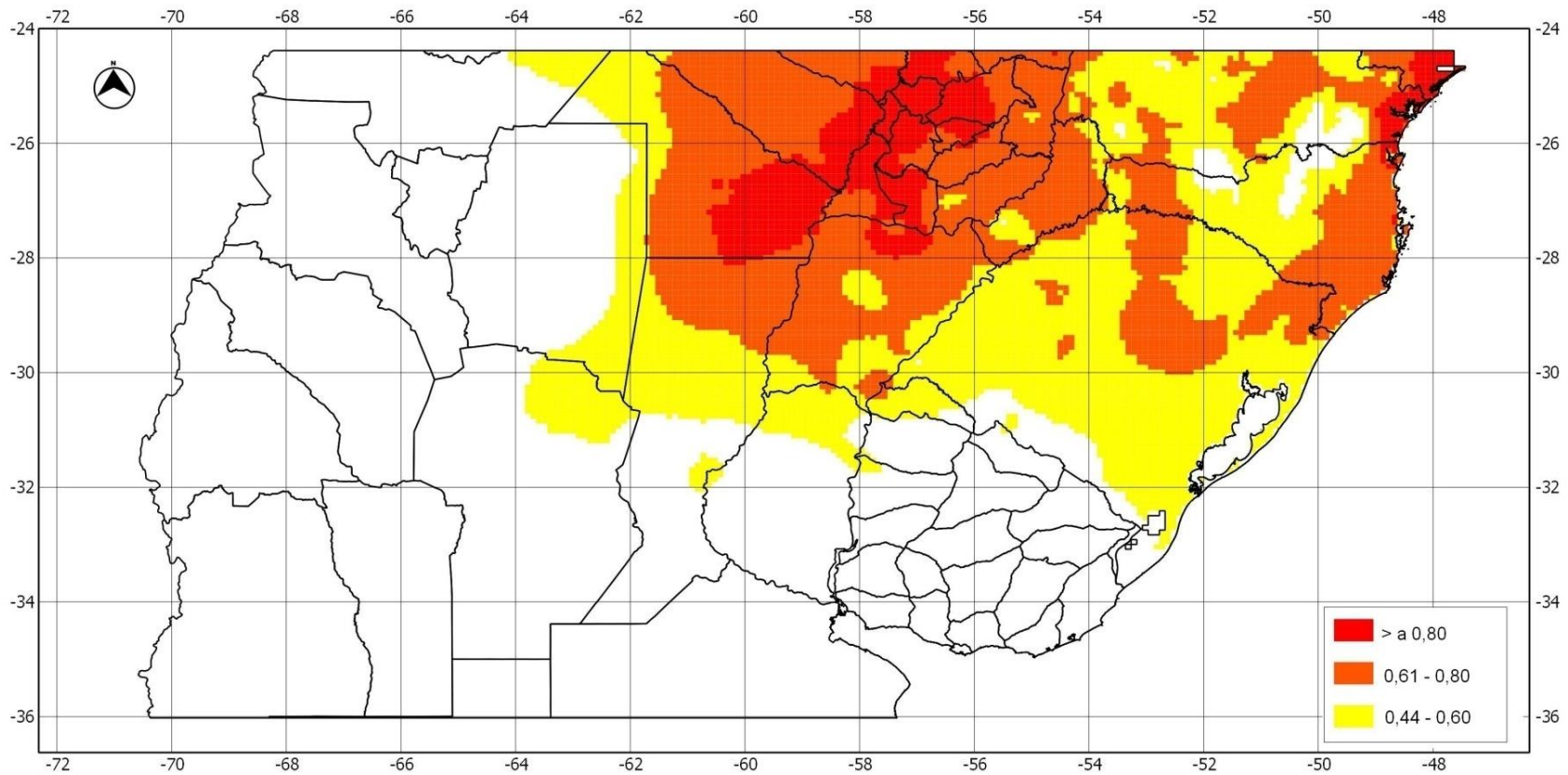


Fig. 12. Distribución potencial para el aguará guazú en el límite sur de su distribución para los modelos climáticos elaborado con las variables seleccionadas mediante el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013), según el algoritmo de Función de Favorabilidad. Los colores reflejan las categorías de favorabilidad para la presencia de la especie a partir del valor umbral seleccionado.

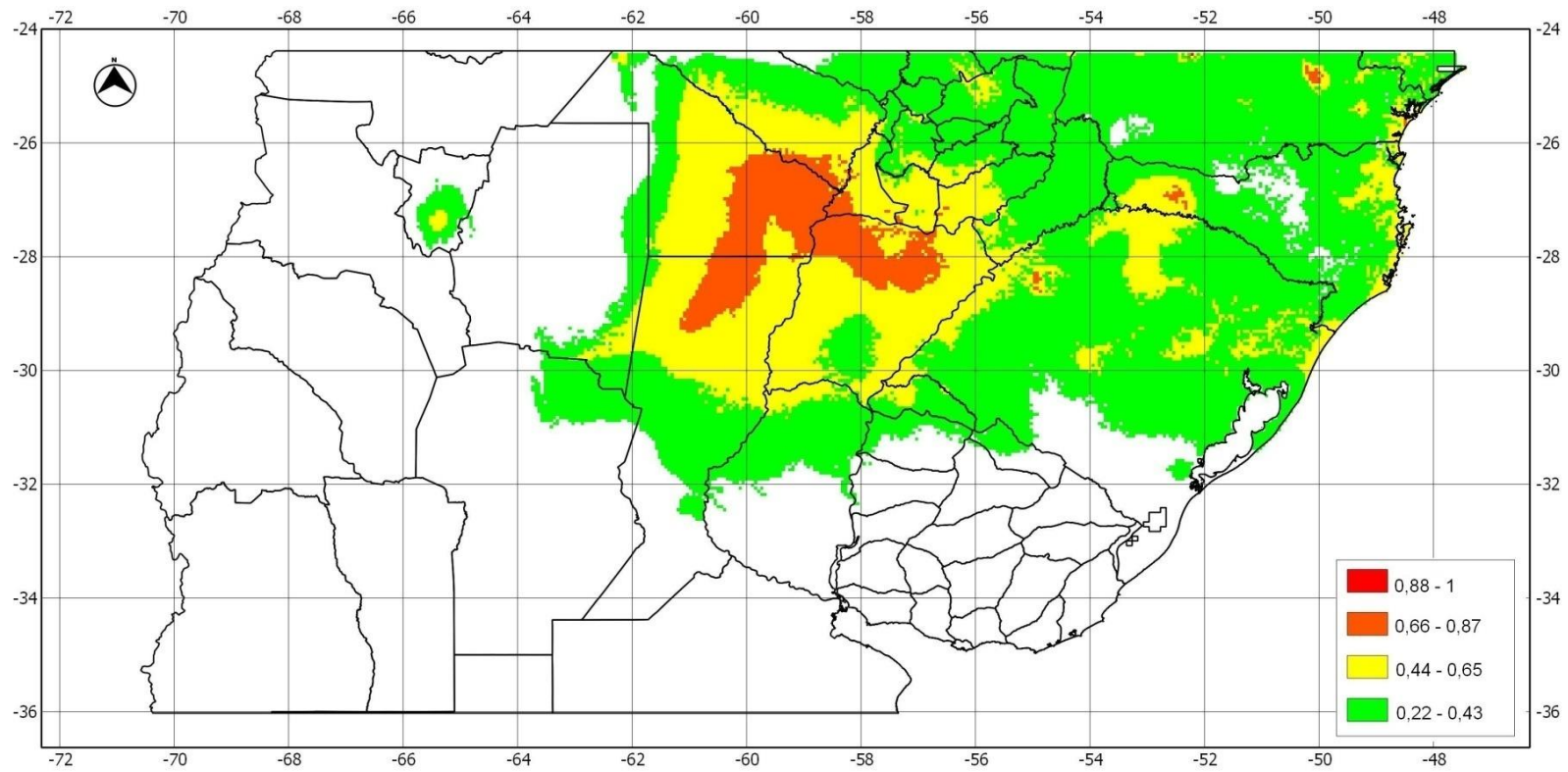


Fig. 13. Distribución potencial para el aguará guazú en el límite sur de su distribución para los modelos climáticos elaborado con las variables seleccionadas mediante el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013), según el algoritmo de Máxima Entropía. Los colores reflejan las categorías de favorabilidad para la presencia de la especie a partir del valor umbral seleccionado.

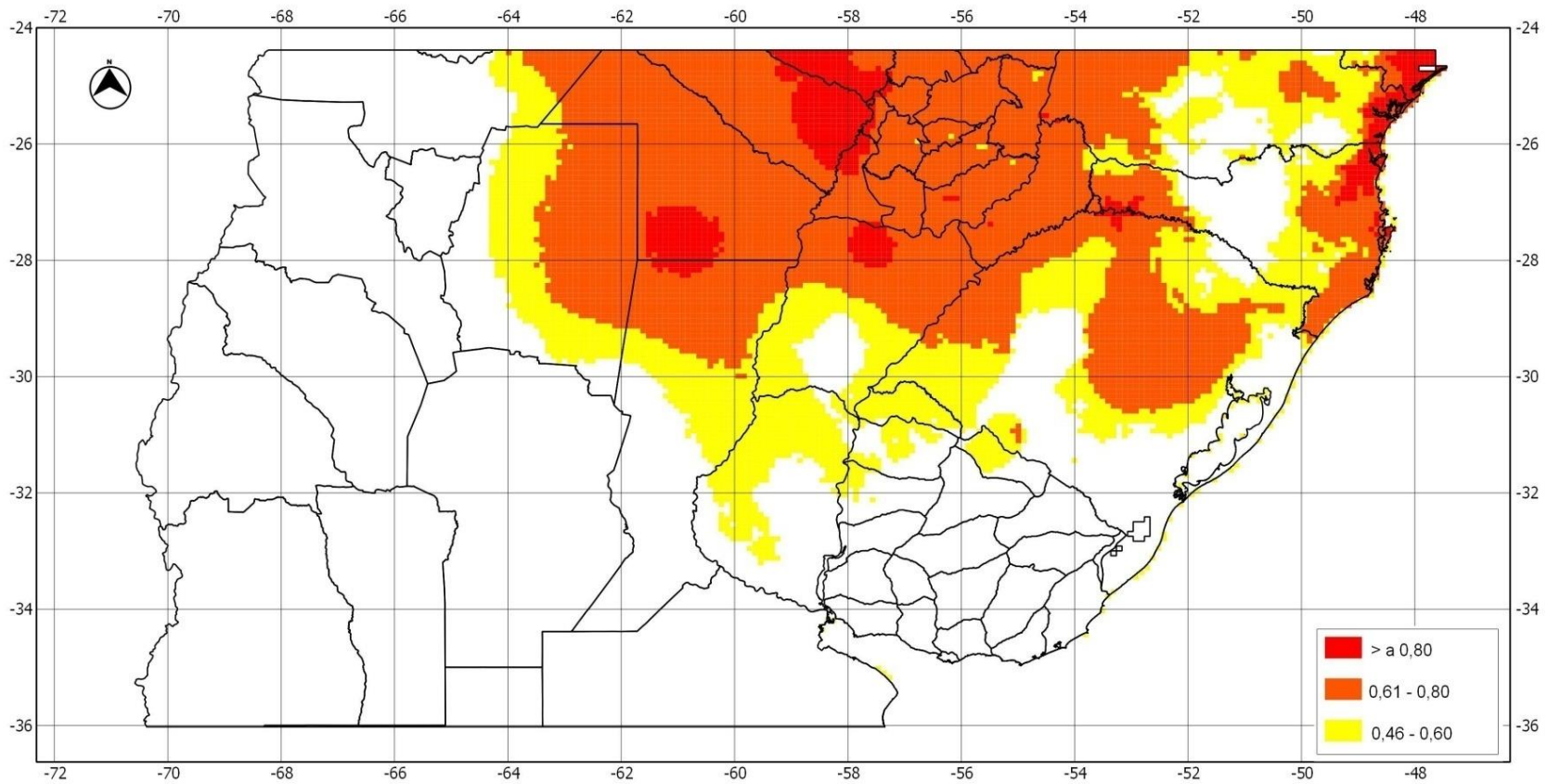


Fig. 14 Distribución potencial para el aguará guazú en el límite sur de su distribución para los modelos climáticos construidos con las variables seleccionadas por el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013), según el algoritmo Función de Favorabilidad. Los colores reflejan las categorías de favorabilidad para la presencia de la especie a partir del valor umbral seleccionado.

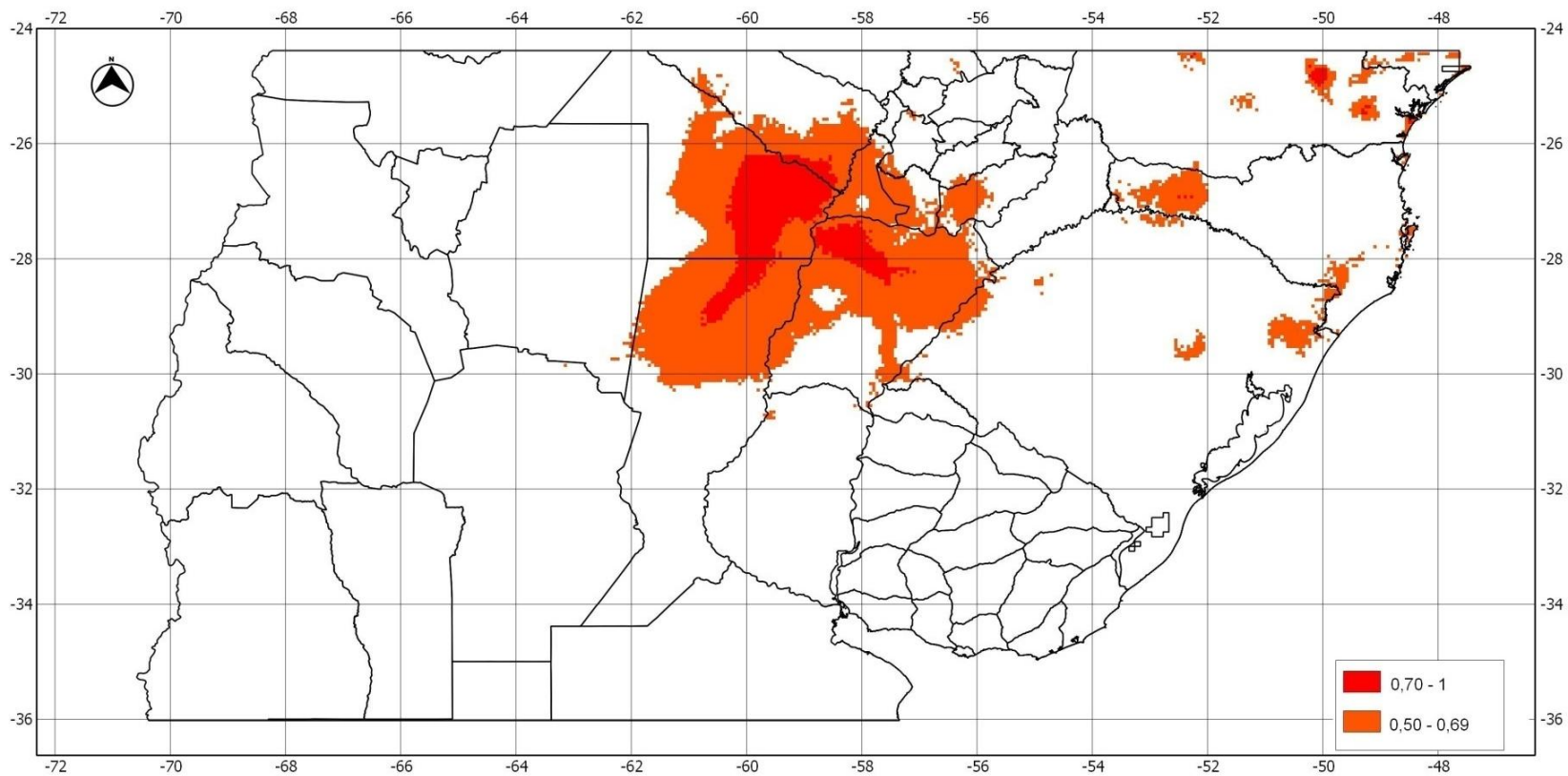


Fig. 15. Distribución potencial para el aguará guazú en el límite sur de su distribución para los modelos climáticos construidos con las variables seleccionadas por el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013), según el algoritmo de Máxima Entropía. Los colores reflejan las categorías de favorabilidad para la presencia de la especie a partir del valor umbral seleccionado.

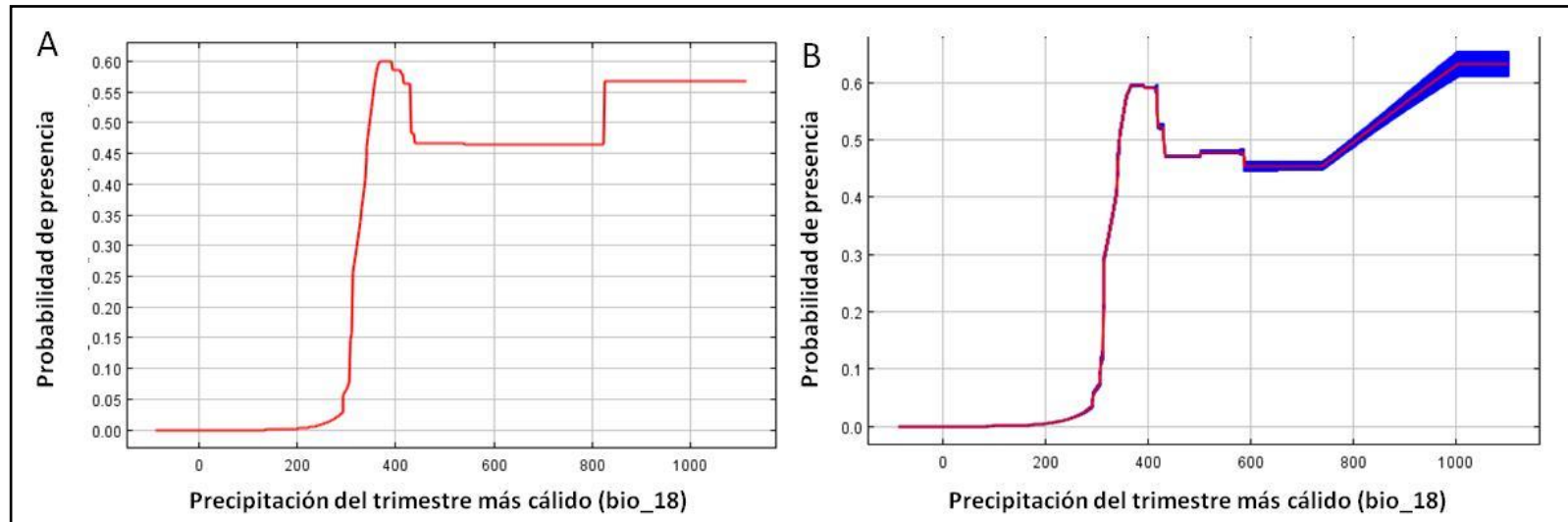


Fig. 16. Curvas de respuesta de la precipitación del trimestre más cálido (bio_18) para los modelos climáticos realizados con las variables seleccionadas según los protocolos propuestos por A) Barbosa *et al.* (2013) y B) Torres *et al.* (2013), respectivamente.

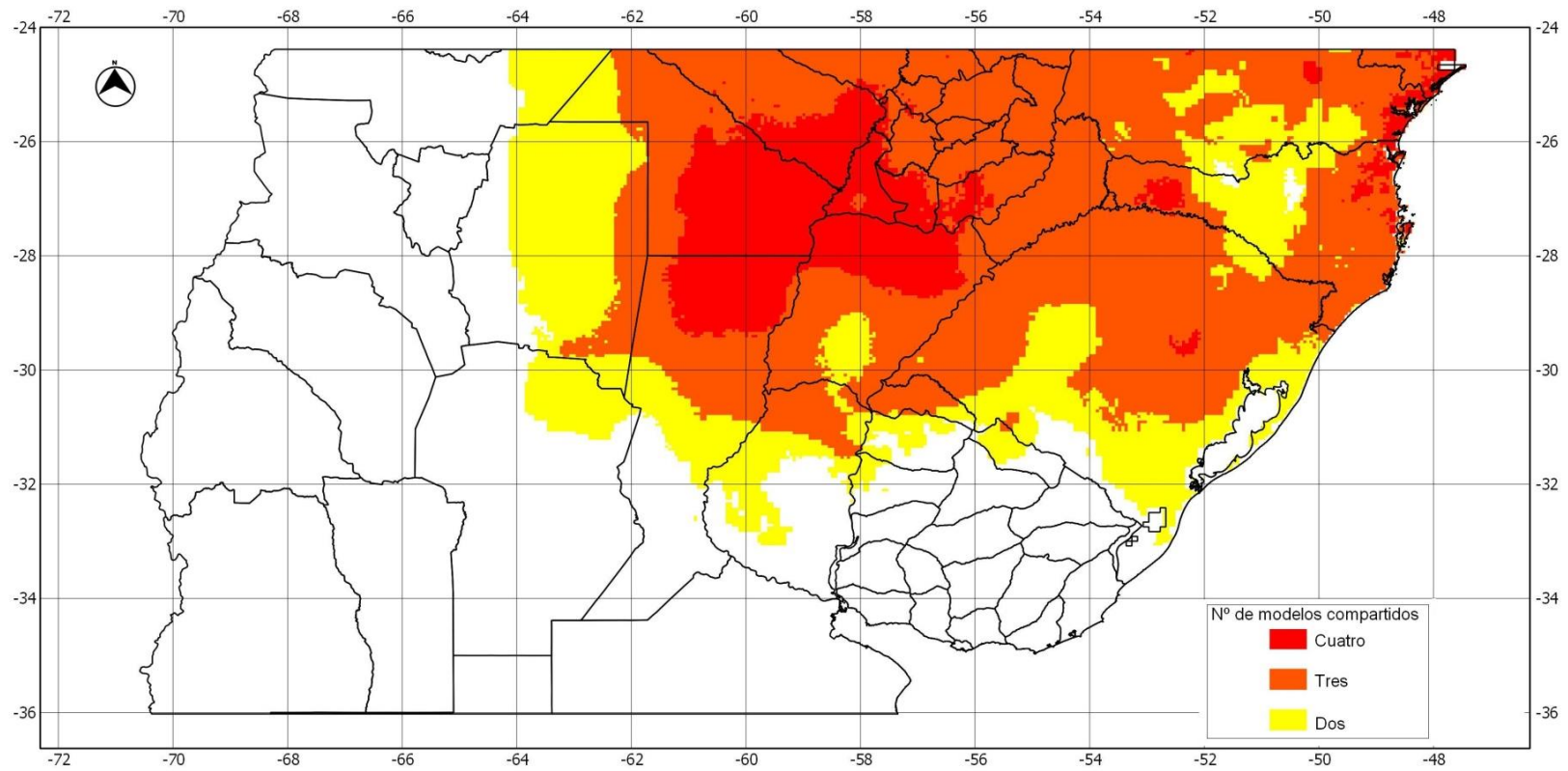


Fig. 17. Mapa consenso para la distribución potencial del aguará guazú obtenido a partir de los cuatro modelos climáticos propuestos. En rojo, las áreas compartidas por los cuatro modelos; naranja, áreas compartidas por al menos por tres de los modelos; amarillo, áreas compartidas por al menos dos de los modelos.

5.2.3. Modelo Antrópico

La única variable descartada fue la densidad poblacional, realizado por el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013) (ver tabla 1 de anexo 3).

Los dos modelos realizados mediante la Función de Favorabilidad presentaron idénticos valores tanto en los índices de evaluación como en los puntos de corte (Tablas 2 y 3), presentando una distribución en franjas disjunta (figura 18). Los modelos que se han obtenidos mediante el algoritmo de Máxima Entropía, conservan la tendencia de los modelos anteriores para el área que comprendería la distribución potencial de esta especie, pero reduciéndola a la región formada por las provincias argentinas de Corrientes y Chaco (figuras 19 y 20).

La superficie cultivada resultó ser la variable más importante en los tres modelos obtenidos, para el algoritmo de Máxima Entropía, ésta contribuye con un 75,9 % de acuerdo al protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013) y con un 46,2 % para el protocolo de Torres *et al.* (2013), y presentó el mayor valor de p en el ANOVA realizado en el modelo de Función de Favorabilidad ($p < 0,0001$). La figura 21 muestra el resultado de la prueba de jackknife para determinar la importancia relativa de las variables del factor antrópico realizado en MaxEnt. La probabilidad de presencia de esta especie es mayor en aquellas regiones que presenten un porcentaje entre 5 a 10 % de superficie cultivada (figura 22). La densidad poblacional fue otra variable relevante, aportando de acuerdo al protocolo de Torres *et al.* (2013), un 38,7 %, siendo mayor la probabilidad de presencia de la especie cuando la densidad poblacional es menor a 200 hab/km² (figura 22).

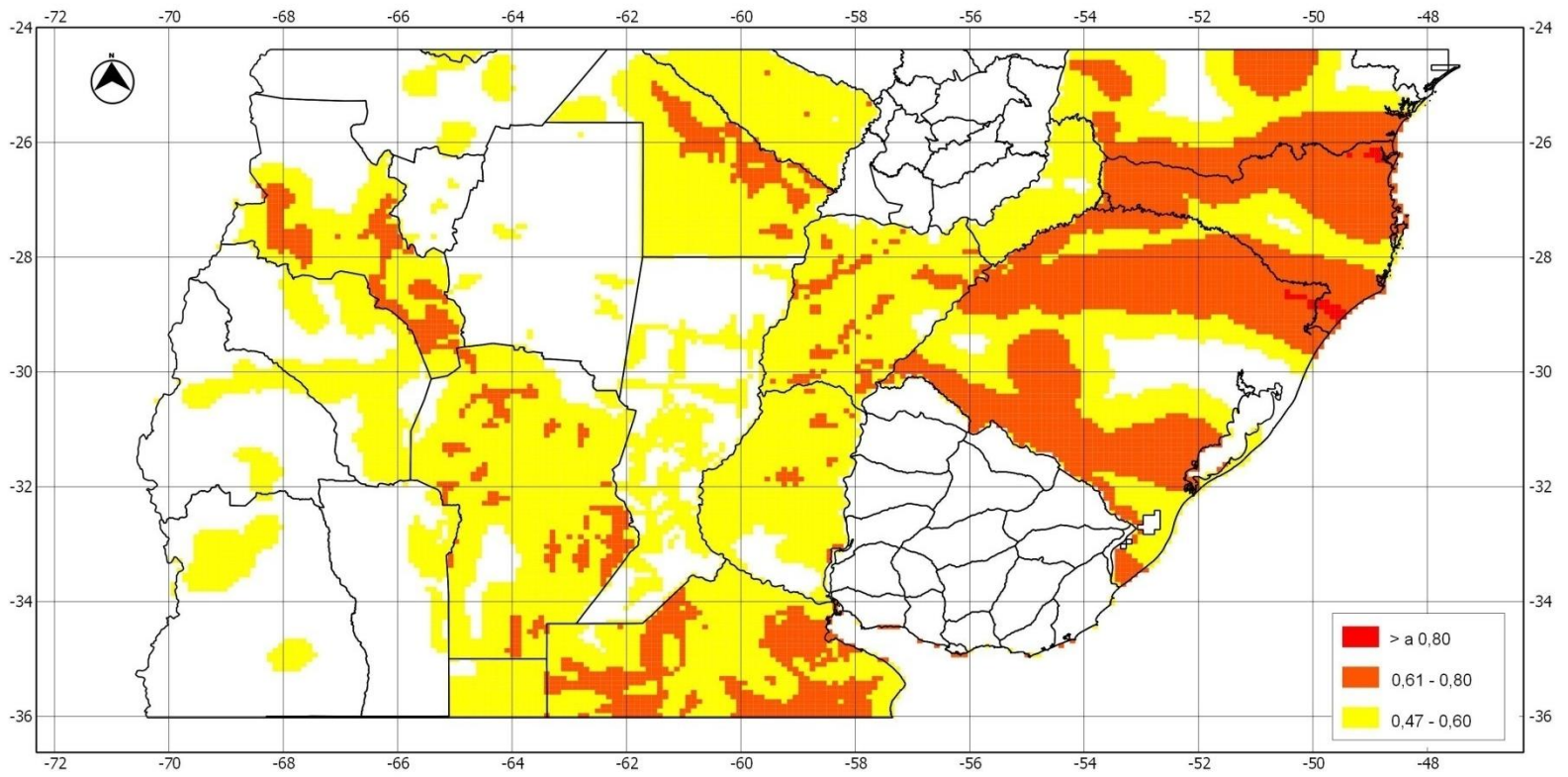


Fig. 18. Distribución potencial para el aguará guazú en el límite sur de su distribución para los modelos antrópicos contruidos con las variables seleccionadas siguiendo el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013), según el algoritmo Función de favorabilidad. Los colores reflejan las categorías de favorabilidad para la presencia de la especie a partir del valor umbral seleccionado.

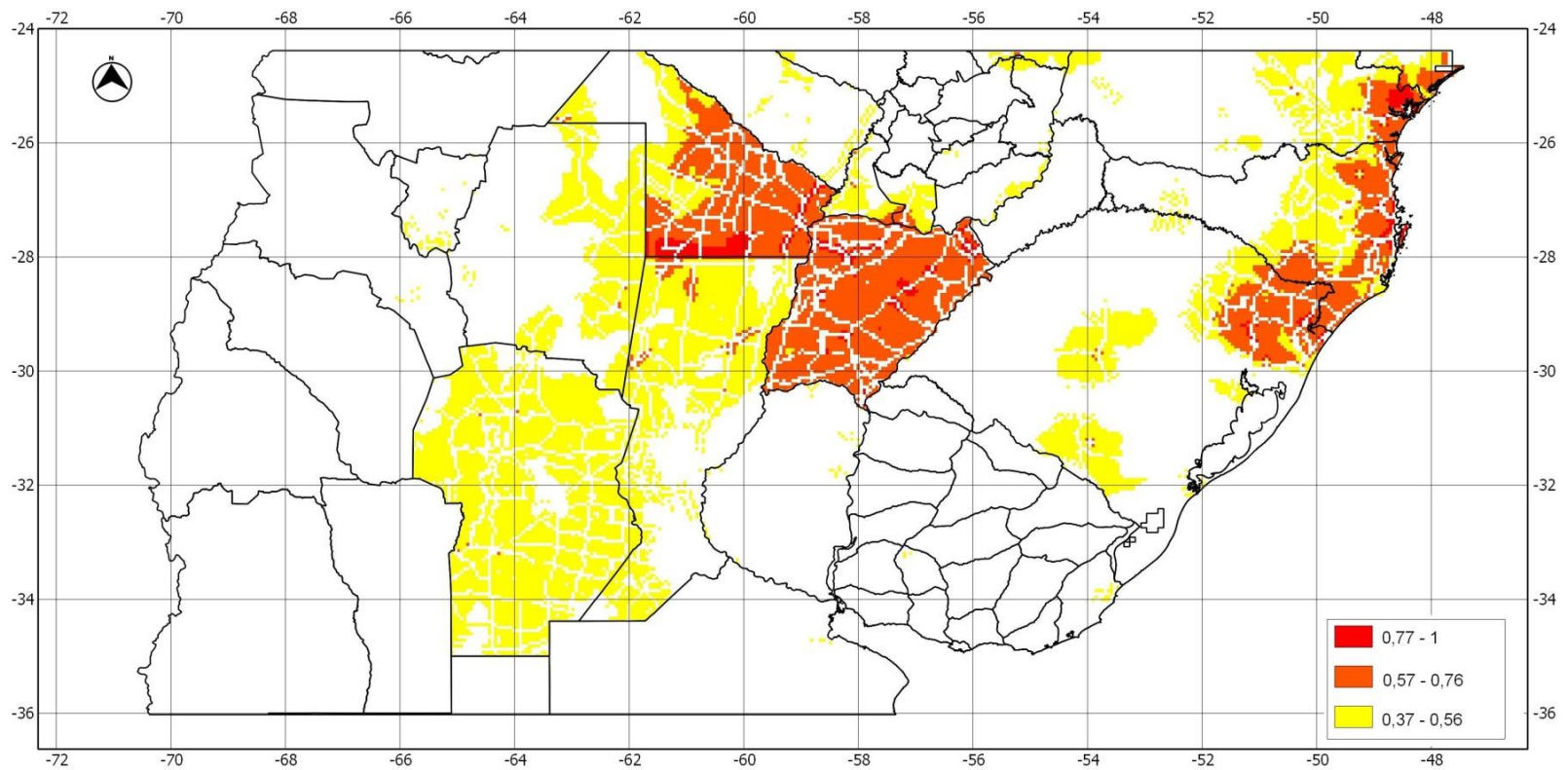


Fig. 19. Distribución potencial para el aguará guazú en el límite sur de su distribución para los modelos antrópicos construidos con las variables seleccionadas siguiendo el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013), según el algoritmo de Máxima entropía. Los colores reflejan las categorías de favorabilidad para la presencia de la especie a partir del valor umbral seleccionado.

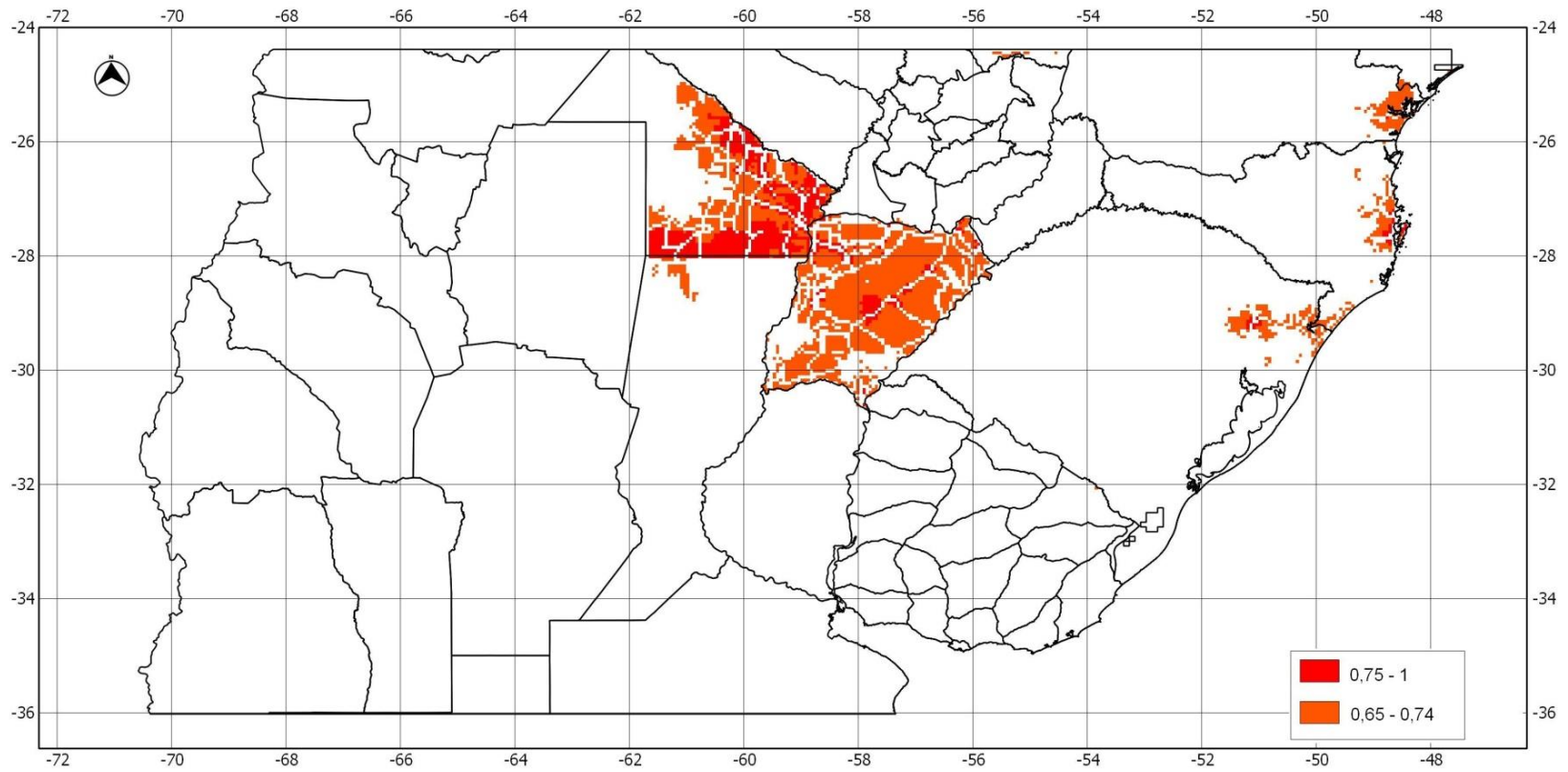


Fig. 20. Distribución potencial para el aguará guazú en el límite sur de su distribución para los modelos antrópicos contruidos con las variables seleccionadas por el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013), mediante el algoritmo de Máxima Entropía. Los colores reflejan las categorías de favorabilidad para la presencia de la especie a partir del valor umbral seleccionado.

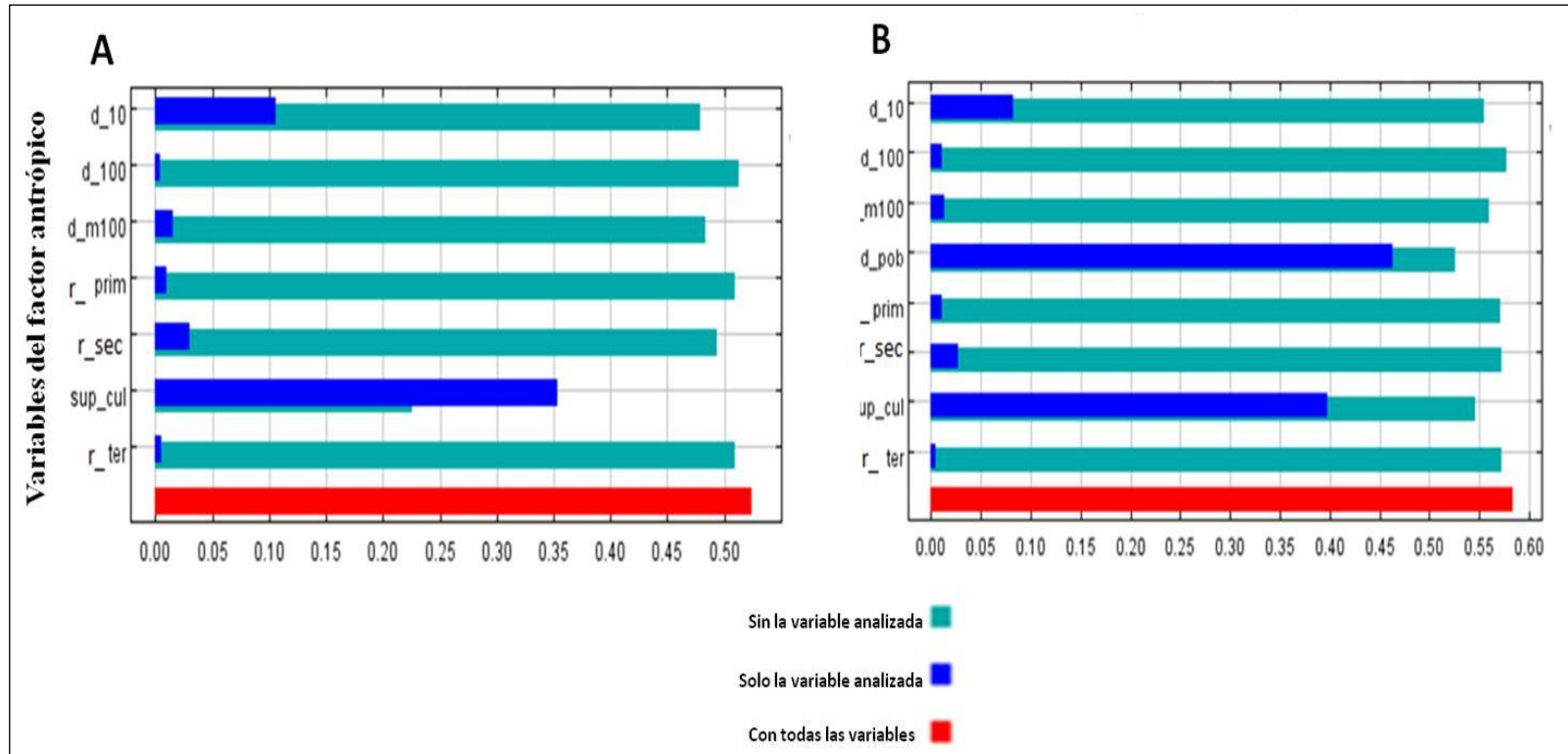


Fig. 21. Resultados de la prueba de jackknife del modelo antrópico que determina la importancia relativa de las variables en MaxEnt. Modelo de distribución potencial realizado, según: A) el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013) y B) protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013).

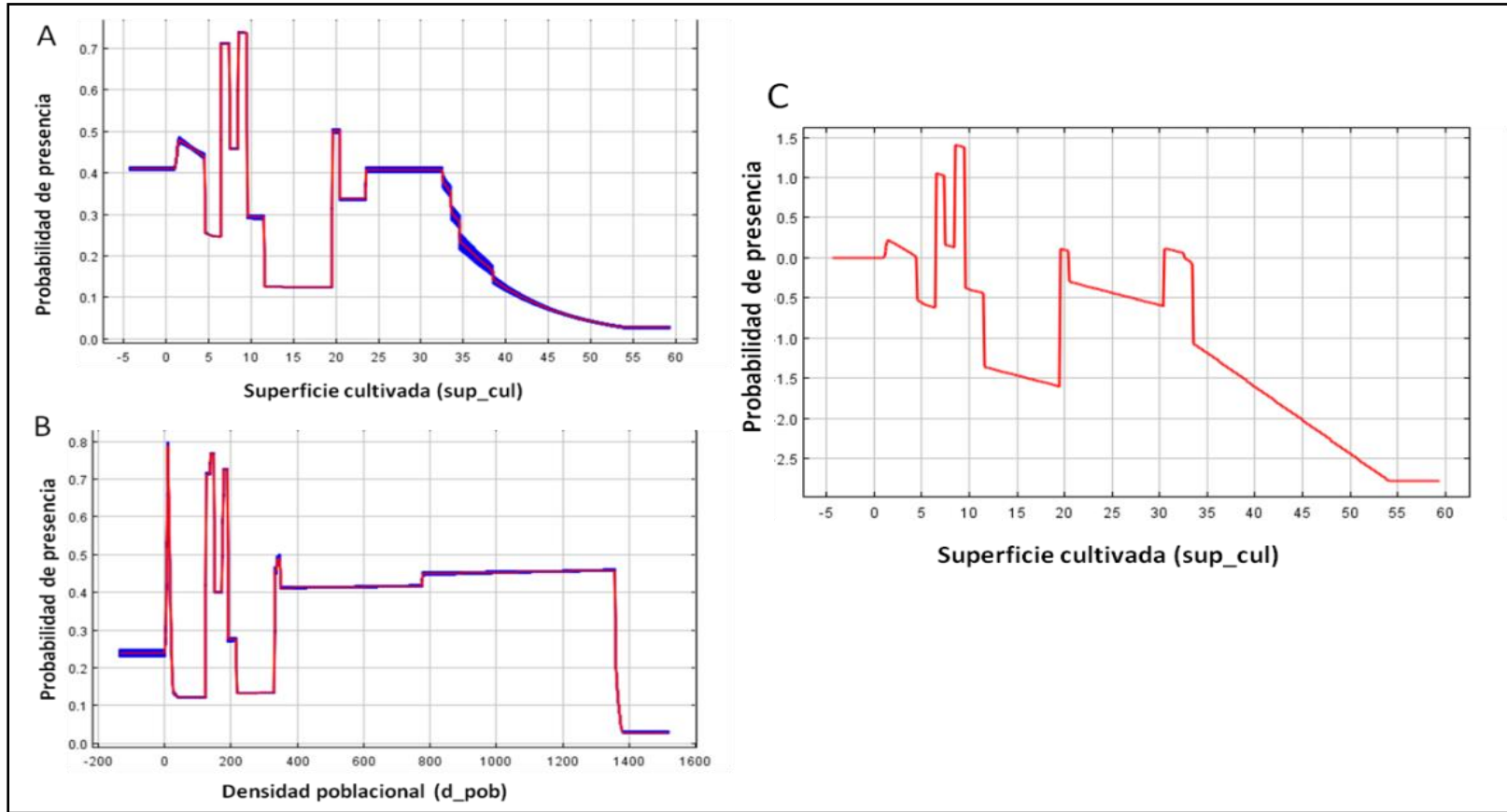


Fig. 22. Curvas de respuesta de las variables con mayor porcentaje de contribución en el modelo antrópico realizado con MaxEnt. A) Superficie cultivada (sup_cul) y B) Densidad poblacional (d_pob) según el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013) y C) Superficie cultivada (sup_cul) de acuerdo al protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013).

5.2.4. Modelo Geográfico

El rango de altitud fue la única variable descartada según el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013) (ver tabla 1 de anexo 3).

Los modelos de distribución potencial predichos por ambos algoritmos, Máxima Entropía y Función de Favorabilidad, presentan como área más favorable para la presencia de esta especie, una franja que se extiende desde el noroeste al sureste de Argentina, oeste y sur de Uruguay y centro, sur y sureste del estado de Rio Grande do Sul, en Brasil (figura 23y 24). La altitud contribuyó con un 93,7% en la formación de este modelo, siendo más probable encontrar esta especie en altitudes menores a los 1.000 m (figura 25).

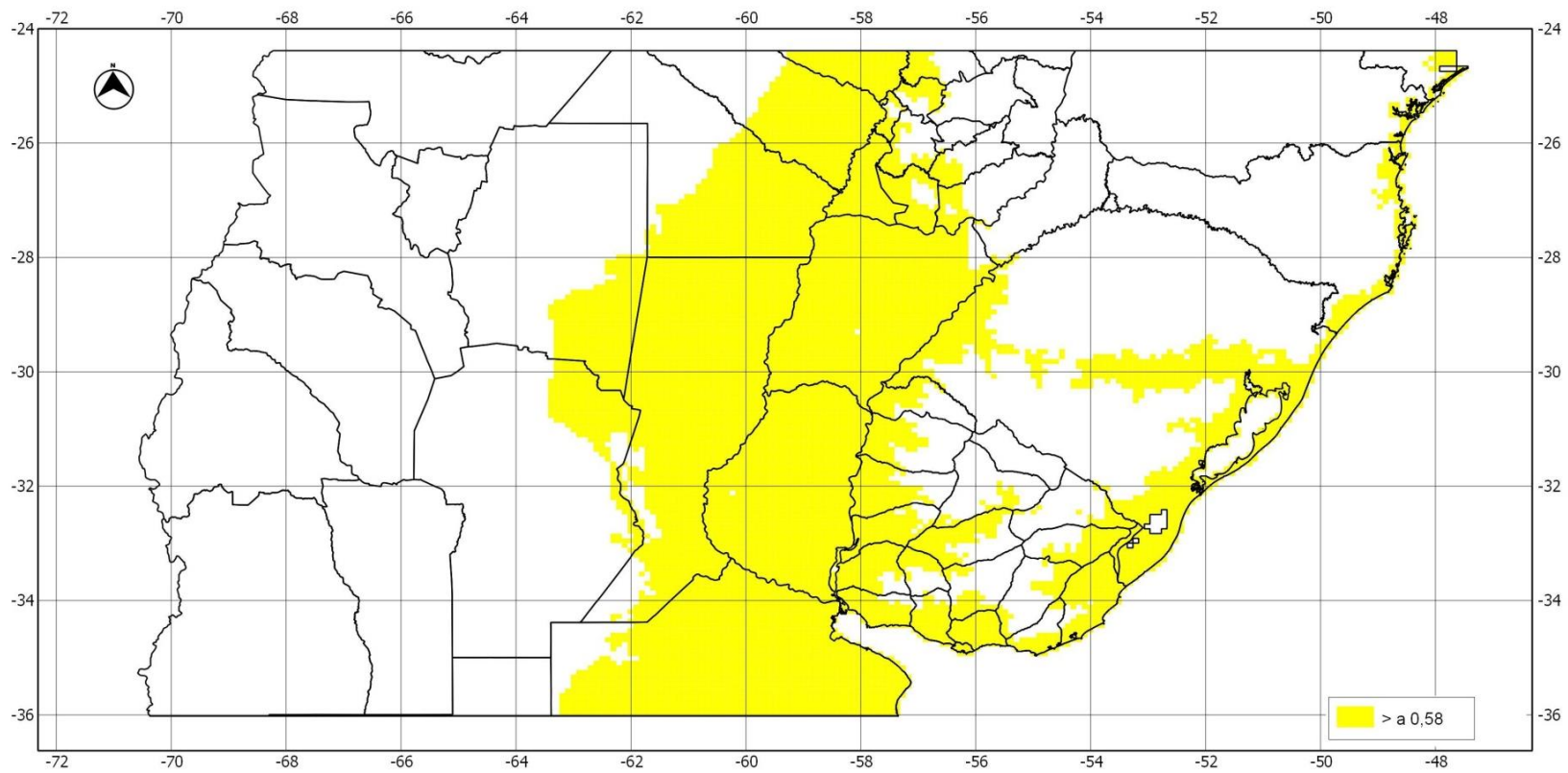


Fig. 23. Distribución potencial para el aguará guazú en el límite sur de su distribución, obtenida para el modelo geográfico de acuerdo al protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013), según el algoritmo Función de Favorabilidad, representado desde el valor umbral.

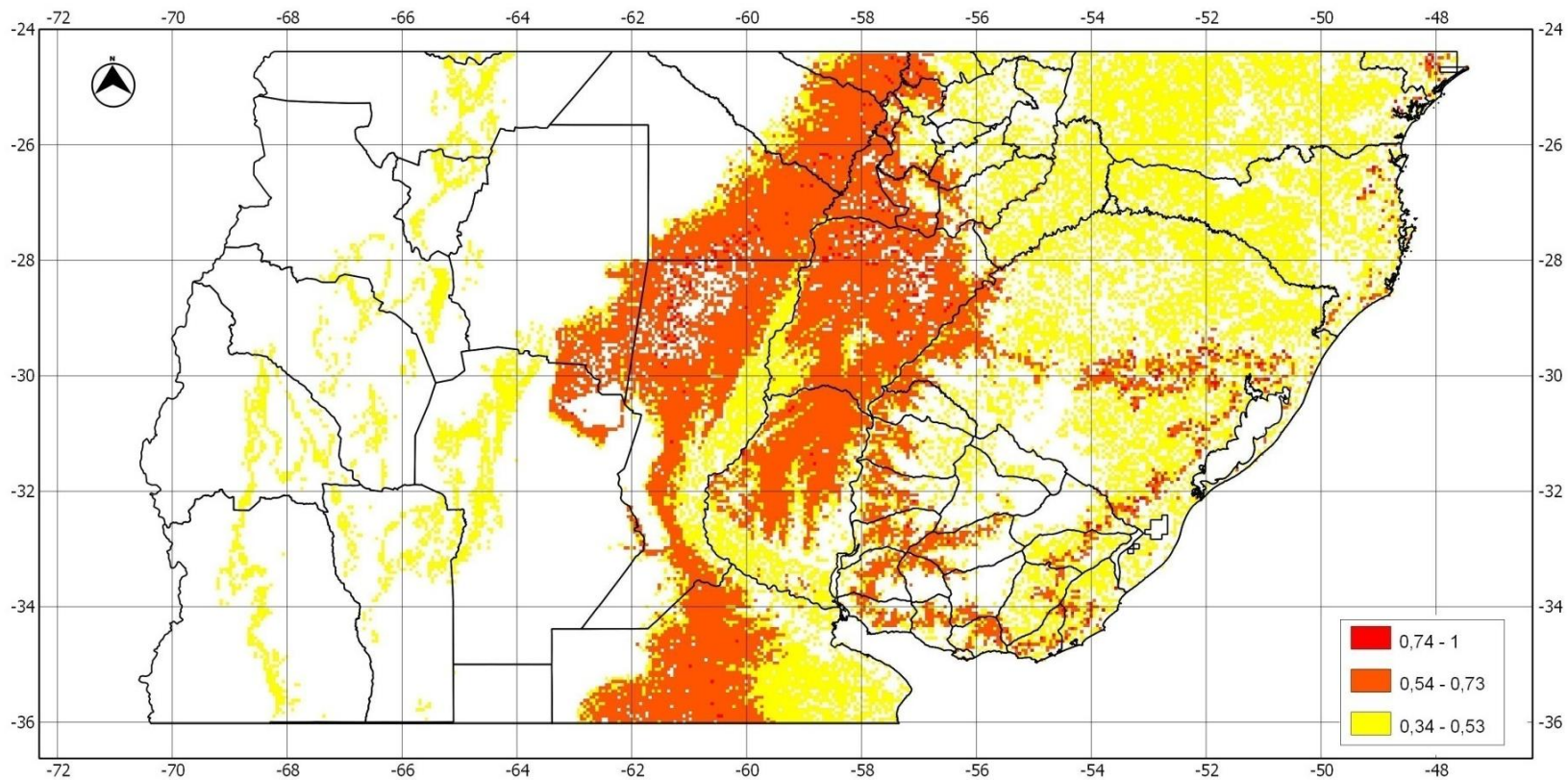


Fig. 24. Distribución potencial para el aguará guazú en el límite sur de su distribución, obtenida para el modelo geográfico de acuerdo al protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013), según el algoritmo de Máxima Entropía. Los colores reflejan las categorías de favorabilidad para la presencia de la especie a partir del valor umbral seleccionado.

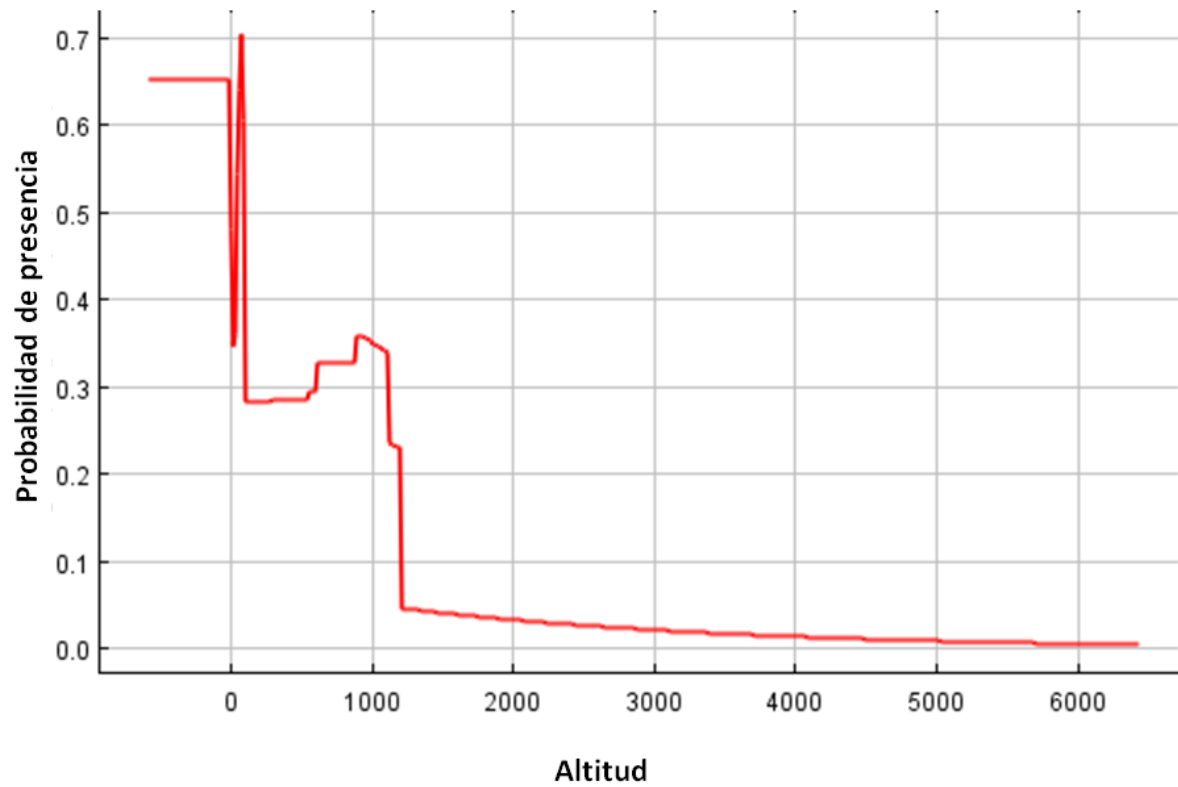


Fig. 25. Curva de respuesta de la altitud en el modelo geográfico y realizado con el algoritmo de Máxima Entropía.

5.3. Partición de la varianza

Se obtuvo el porcentaje de contribución de cada factor por separado y sus interacciones a la variación del modelo final (modelo global elaborado con el algoritmo de la Función de Favorabilidad).

En la figura 26 se muestra el porcentaje de contribución de cada factor por separado, y sus interacciones. Se destaca que de los tres factores, el factor climático fue el que presentó una mayor contribución al modelo global (30,4 %). La contribución de los factores antrópico y geográfico, fue de 9,6 % y 2 % respectivamente. Los tres factores combinados presentan una contribución del 33%, la interacción de los factores climático y geográfico explicarían un 14,9 % y la interacción de los factores climático y antrópico representó un 12,9 %.

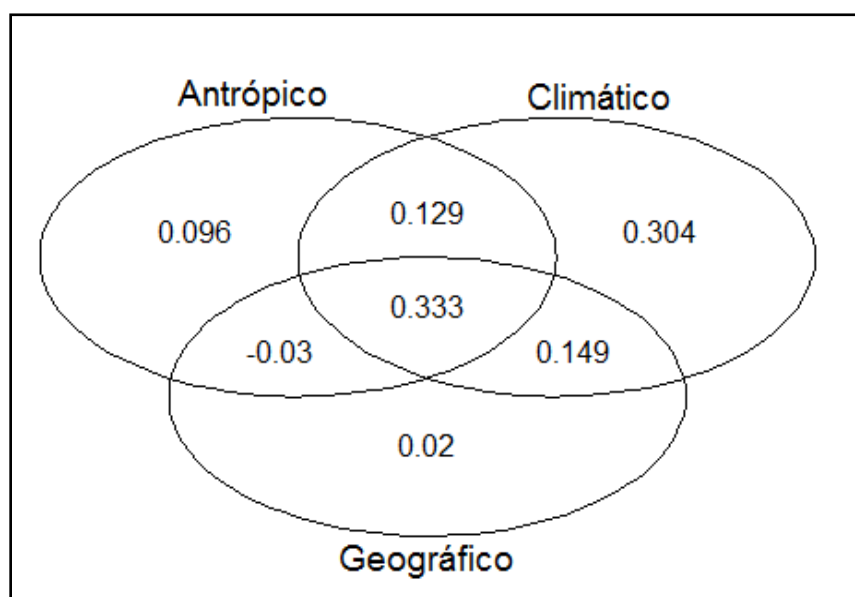


Fig. 26. Porcentaje de contribución en la partición de la varianza de cada factor por separado y sus interacciones a la variación del modelo final (modelo global elaborado con el algoritmo de la Función de Favorabilidad).

5.4. Proyecciones climáticas futuras

Según el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013), se descartó el rango medio diurno de temperatura (bio_2) y la estacionalidad de precipitación (bio_15) en ambos modelos globales de circulación (HadCm3 y ECHAM5), por otra parte, la isoterma (bio_3) fue descartada solo para el modelo global de circulación ECHAM5.

Para este conjunto de variables, según el algoritmo de Máxima Entropía, se obtuvieron modelos con valores de AUC mayores de 0,9 y tasa de omisión menores a 0,02 y la Función de Favorabilidad presentó altos valores de Sensibilidad, lo que indica un excelente rendimiento para estos modelos (Tabla 4).

Tabla 4. Valores de los índices de evaluación para cada uno de los modelos globales de circulación (HadCm3 y ECHAM5), según el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013).

Algoritmo		Modelo Hacd3	Modelo ECHAM5
Máxima Entropía	AUC	0,958	0,957
	Umbral	0,140	0,075
	Tasa de omisión	0,012	0,006

Función de Favorabilidad	Índice TSS	0,549	0,509
	Punto de corte	0,42	0,42
	Omisión	0,063	0,104
	Comisión	0,378	3,84e-1
	Sensibilidad	0,936	0,895
	Especificidad	0,613	0,613
	Porcentaje de área favorable	39,4%	39,2%

Estos modelos proyectan, como el área más favorable para la presencia de esta especie, a la región constituida por las provincias argentinas de Corrientes, Chaco, Formosa y Santa Fe (figuras 27, 28, 29 y 30).

Al analizar las variables que contribuyen en más de un 5 % a los modelos realizados con el algoritmo de Máxima Entropía, aquellos realizados con el modelo global de circulación ECHAM5 presentaron a la precipitación del trimestre más cálido (bio_18), la temperatura mínima del mes más frío (bio_6) y la altitud (alt) como las variables con mayor contribución al modelo final. En cambio los modelos realizados con el modelo global de circulación HadCm3 presentaron a la estacionalidad de temperatura (bio_4) como la variable con mayor contribución (ver tabla 5 de anexo 4).

La probabilidad de presencia de la especie es mayor en aquellas regiones donde la precipitación del trimestre más cálido (bio_18) presente un rango aproximado de 250 a 600 mm, la estacionalidad de temperatura (bio_4) varíe de 20 a 50 °C, la temperatura mínima del mes más frío no baje de los 5°C y no supere los 15°C y una altitud menor a los 1.000 m (figura 31).

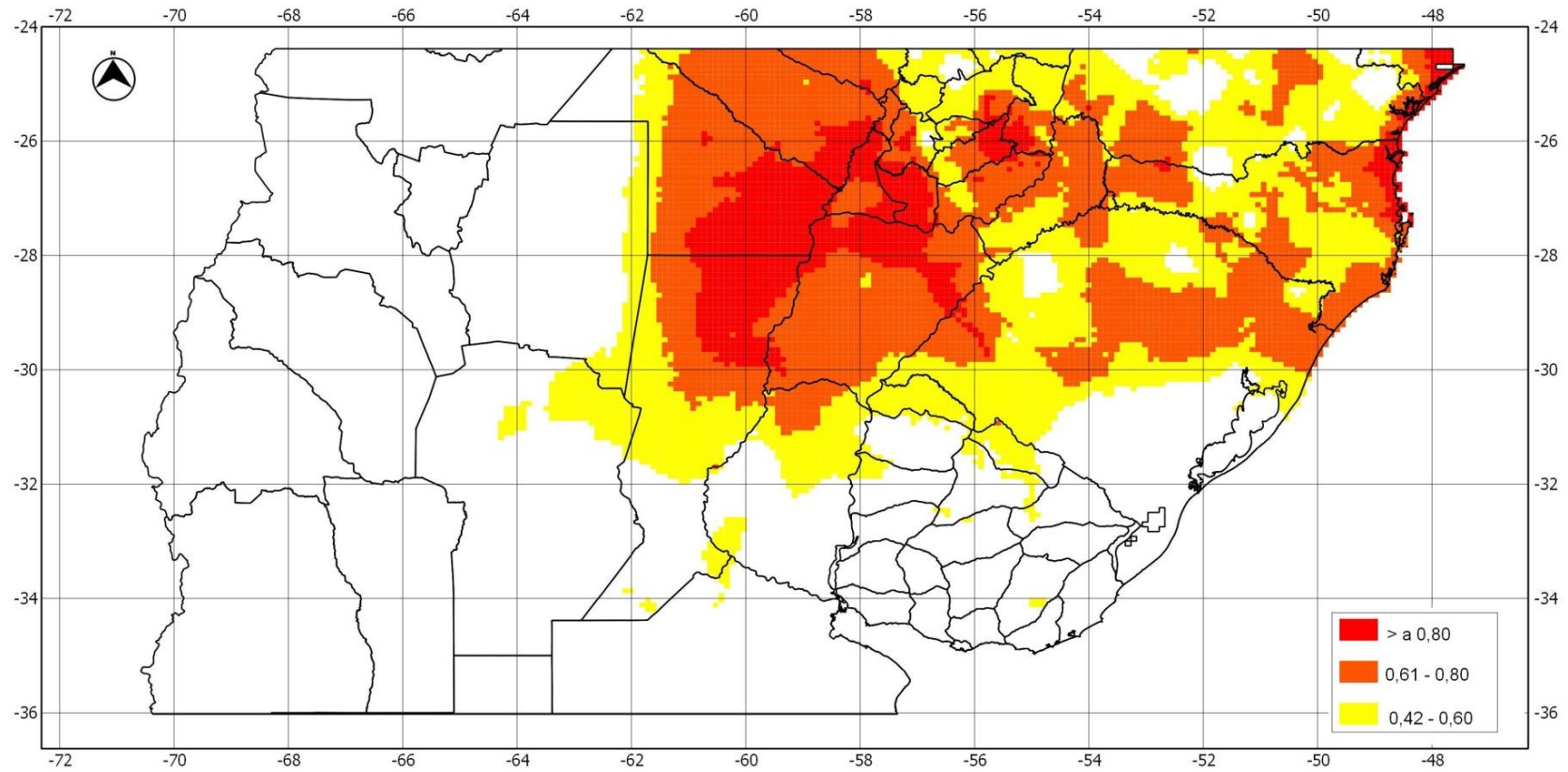


Fig. 27. Proyección climática futura de la distribución potencial para el aguará guazú en el límite sur de su distribución, de acuerdo al protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013) del modelo global de circulación Hadcm3, según el algoritmo Función de Favorabilidad. Representados desde el valor umbral seleccionado.

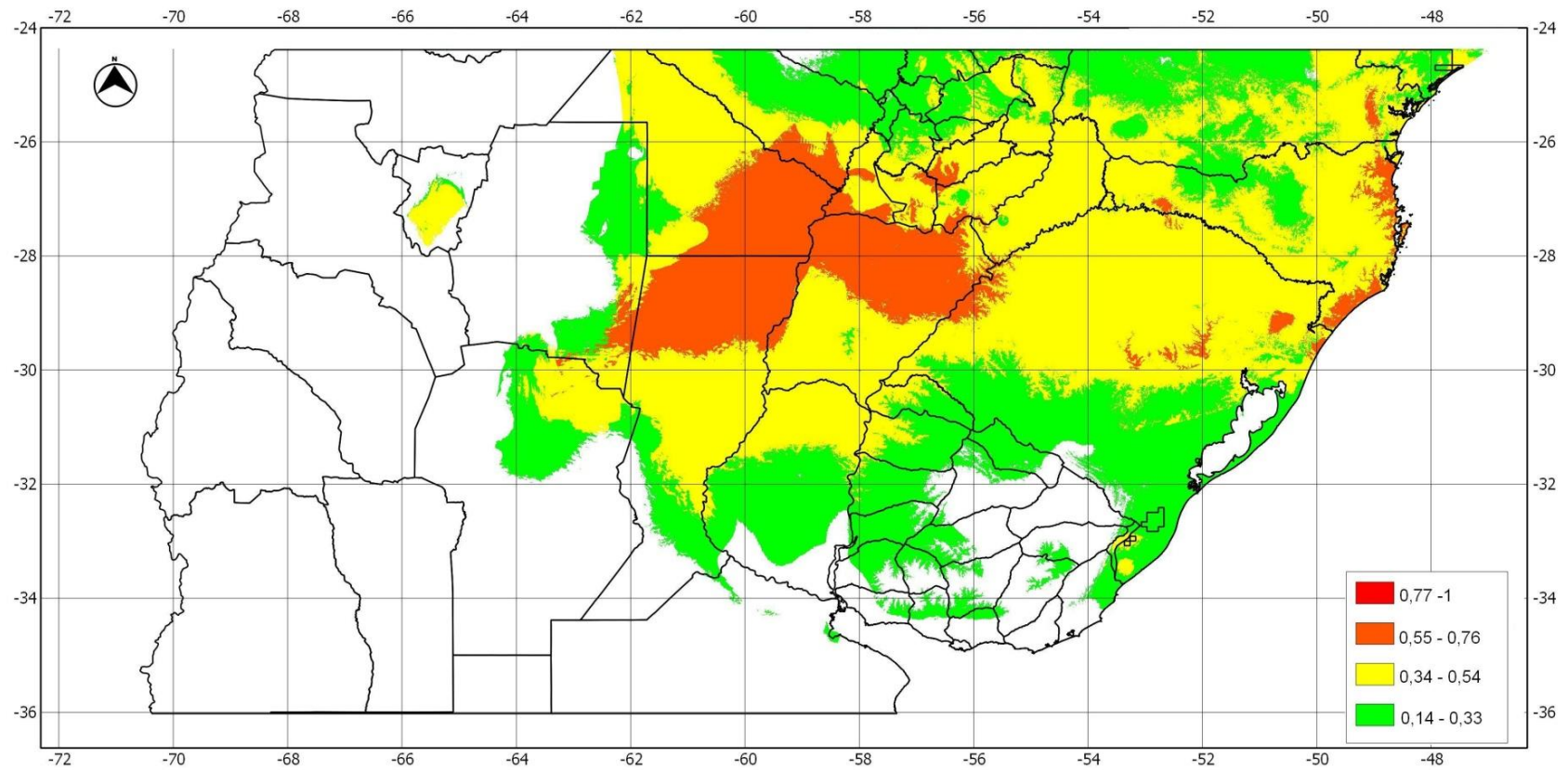


Fig. 28. Proyección climática futura de la distribución potencial para el aguará guazú en el límite sur de su distribución, de acuerdo al protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013) del modelo global de circulación Hadcm3, según: el algoritmo de Máxima Entropía. Representados desde el valor umbral seleccionado.

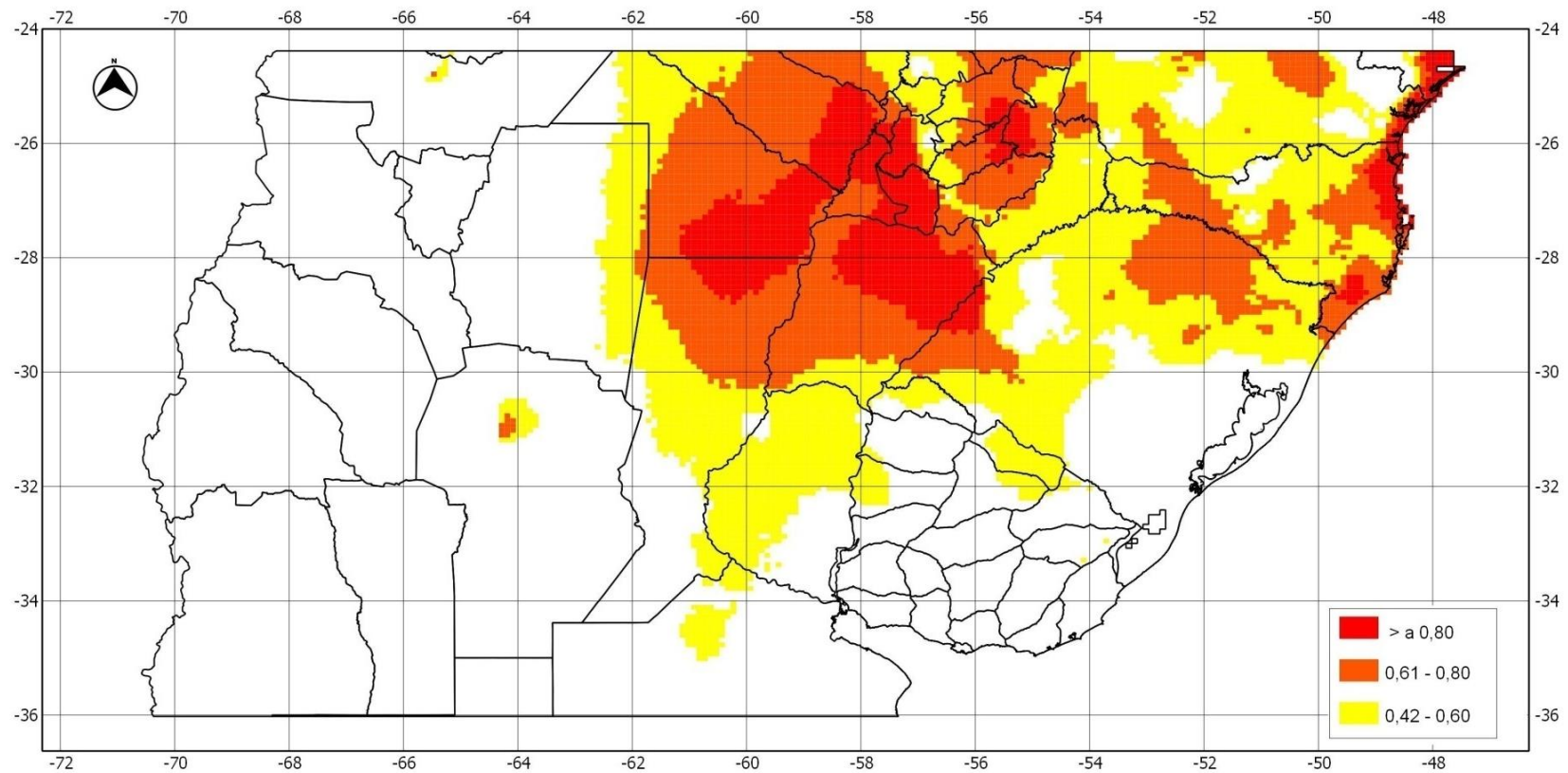


Fig. 29. Proyección climática futura de la distribución potencial para el aguará guazú en el límite sur de su distribución, de acuerdo al protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013) del modelo global de circulación ECHAM5, según: el algoritmo de Función de Favorabilidad. Representados desde el valor umbral seleccionado.

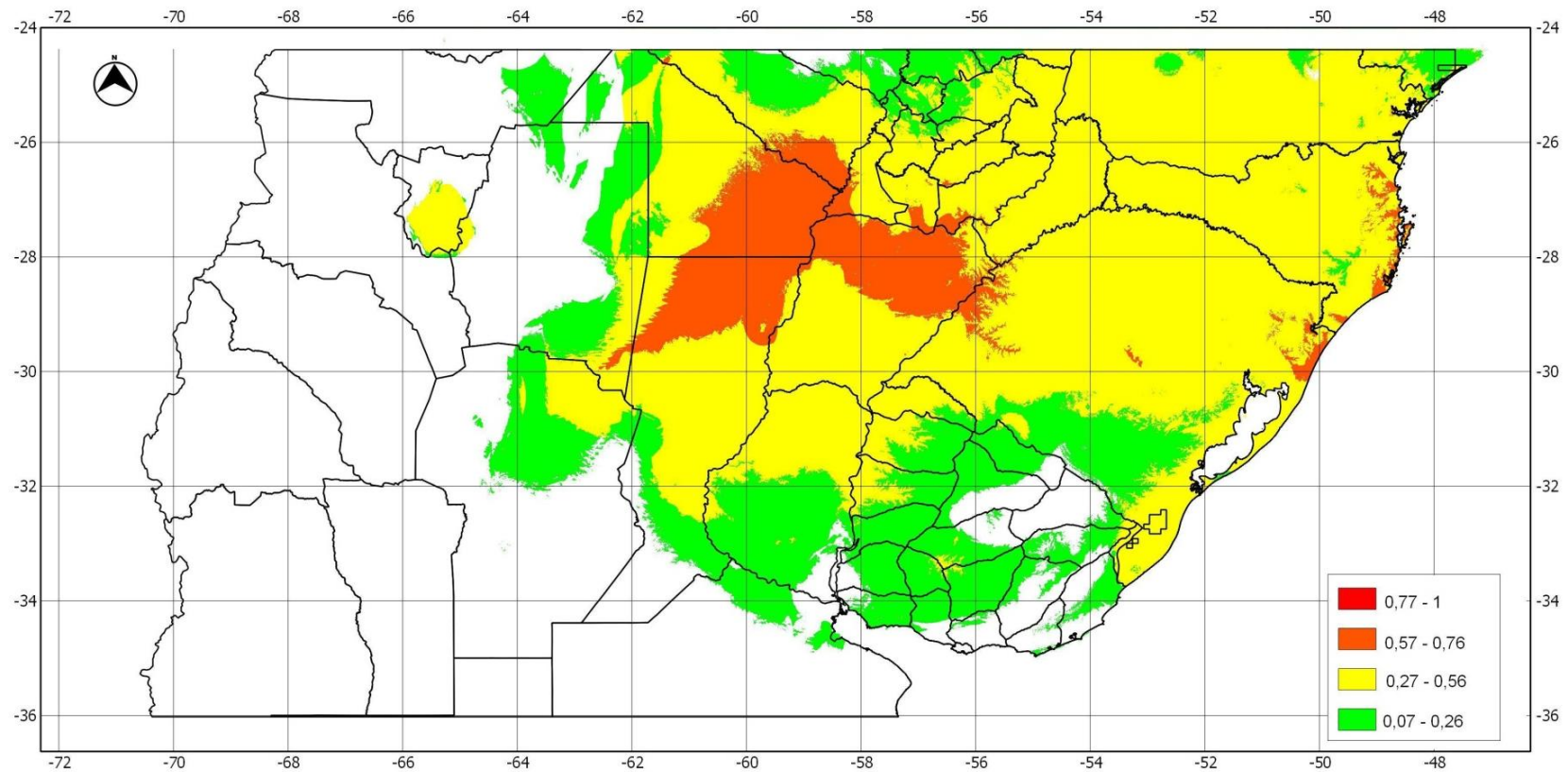


Fig. 30. Proyección climática futura de la distribución potencial para el aguará guazú en el límite sur de su distribución, de acuerdo al protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013) del modelo global de circulación ECHAM5, según: el algoritmo de Máxima Entropía. Representados desde el valor umbral seleccionado.

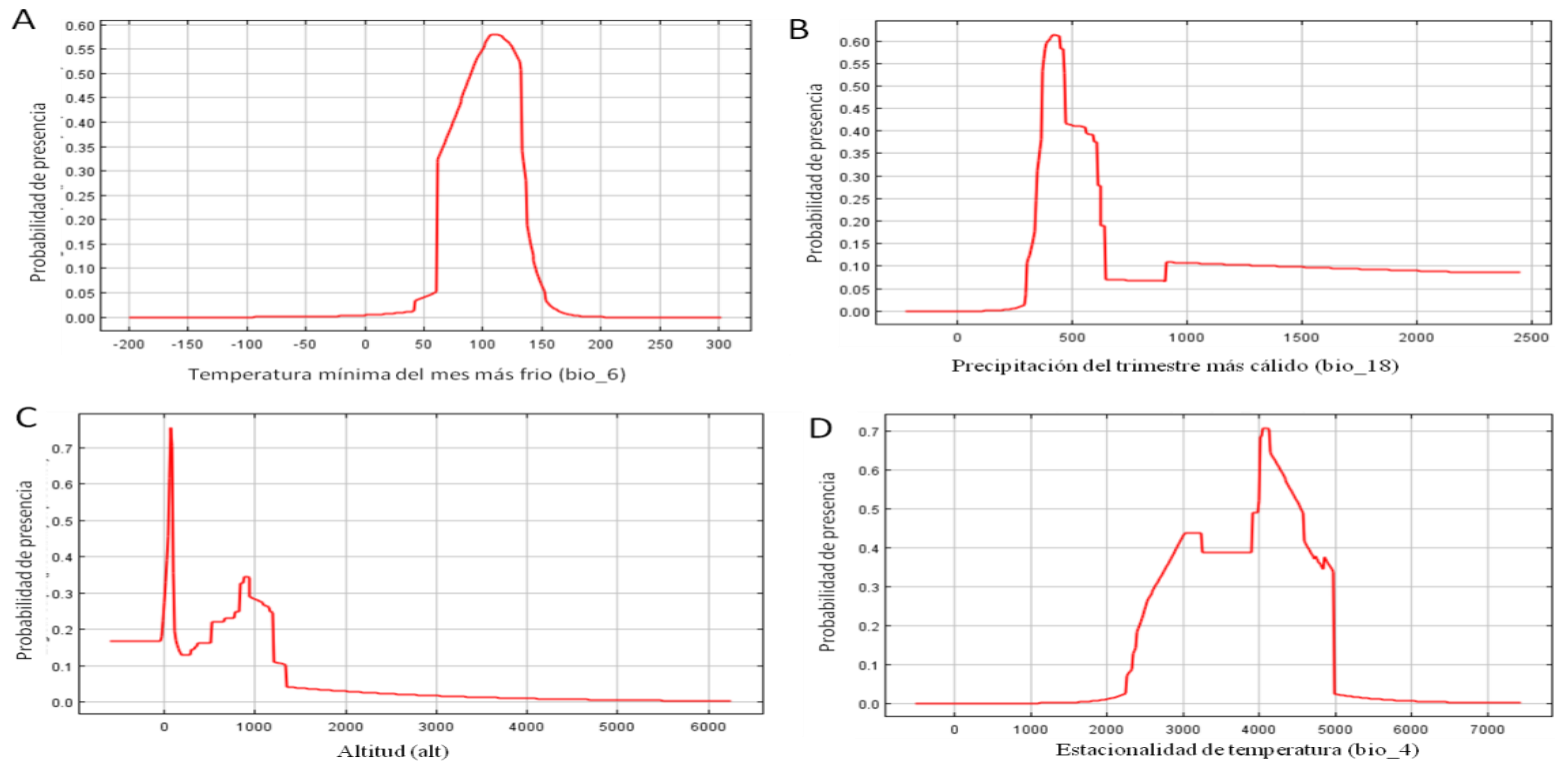


Fig. 31. Curvas de respuesta de las variables con mayor porcentaje de contribución en los modelos de proyección climática futura, realizado con el algoritmo de Máxima Entropía. De acuerdo con el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013), según las variables del modelo global de circulación ECHAM5 A) precipitación del trimestre más cálido (bio_18), B) temperatura mínima del mes más frío (bio_6) y C) altitud (alt), según el modelo global de circulación Hadcm3, D) estacionalidad de temperatura (bio_4).

De acuerdo al procedimiento propuesto por Torres *et al.* (2013) resultaron seleccionadas nueve y siete variables de los modelos globales de circulación ECHAM5 y HadCm3 respectivamente (ver tabla 7 y 8 de anexo 3).

Estas proyecciones mostraron altos valores en sus índices de evaluación, con valores de AUC mayores a 0,97, tasas de omisión iguales a cero y Sensibilidad mayor a 0,8 y, por tanto, un alto rendimiento de los modelos obtenidos (Tabla 5).

Tabla 5. Valores de los índices de evaluación seleccionados en cada uno de los modelos globales de circulación (ECHAM5 y HadCm3) según el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013).

Algoritmo		Modelo HadCm3	Modelo Echam5
Máxima Entropía	AUC	0,975	0,974
	Umbral	0,48	0,468
	Tasa de omisión	0	0
Función de Favorabilidad	Índice TSS	0,495	0,458
	Punto de corte	0,47	0,43
	Omisión	0,151	0,118
	Comisión	0,352	4,22e-1
	Sensibilidad	0,848	0,881
	Especificidad	0,647	0,577
	Porcentaje de área favorable	35,6%	42,65%

Al utilizar este conjunto de variables la región más favorable para la presencia de la especie se ve reducida a una pequeña área de las provincias argentinas de Chaco y Formosa y al sur de Paraguay (figuras 32, 33, 34 y 35).

Para el algoritmo de Máxima Entropía, las variables con un porcentaje de contribución mayor a un 5 %, fueron para el modelo global de circulación ECHAM5 la precipitación del trimestre más cálido (bio_18), la temperatura media del trimestre más frío (bio_11), y la altitud (alt), respectivamente, por otra parte, en el modelo global circulación HadCm3 se

añade a la estacionalidad de temperatura (bio_4), como la variable con mayor contribución (ver tabla 6 de anexo 4).

La región con mayor probabilidad para que la especie se encuentre presente es aquella donde la temperatura media del trimestre más frío (bio_11) varíe entre 15 y 20 °C, áreas con una altitud menor a 500 m, la estacionalidad de temperatura (bio_4) con valores que oscilen entre 40 y 46°C aproximadamente y a precipitación del trimestre más cálido (bio_18) sea inferior a los 1.000 mm (figuras 36 y 37).

Las figuras 38 y 39 muestran el mapa consenso de la proyección climática futura partir de los dos modelos globales de circulación HadCm3 y ECHAM5 realizados en este trabajo. En estos modelos, el área potencial total abarcó una superficie de 1.848.745 km² (59,8% del área de estudio) y 2.269.841 km² (73,5%), respectivamente. De esta superficie, 214.645 km² (6,9%) del modelo global de circulación HadCm3 y 235.531km² (7,6%) del modelo global de circulación ECHAM5, son compartidos por al menos tres de los cuatro modelos. Esto incluye las provincias argentinas de Chaco, Corrientes, Formosa, Santa Fe y Misiones, además de una pequeña porción de los estados brasileros de Santa Catarina, Paraná, Rio Grande do Sul y São Paulo y una región en el sur de Paraguay.

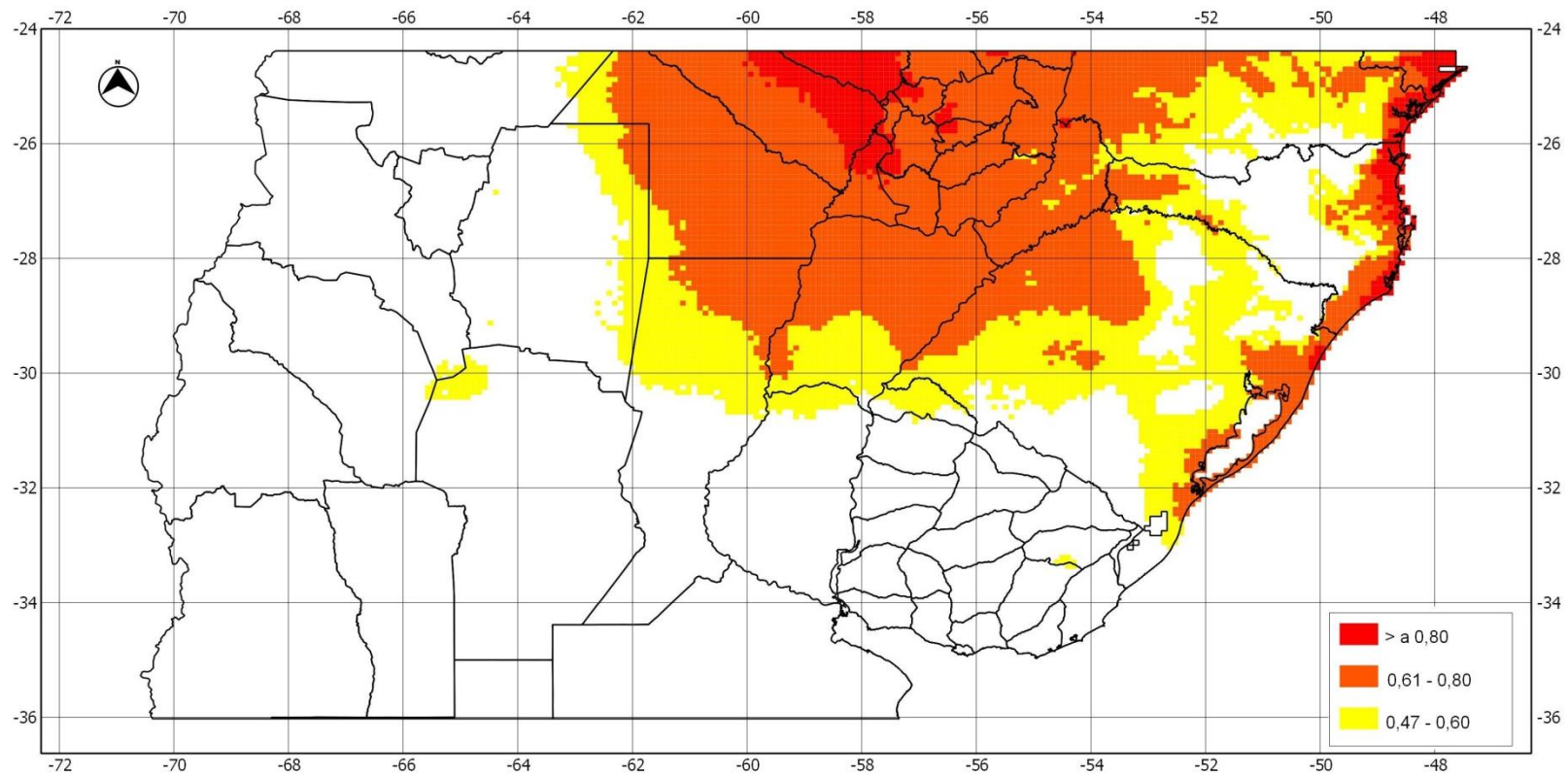


Fig. 32. Proyección climática futura de la distribución potencial del aguará guazú en el límite sur de su distribución, a partir de las variables obtenidas siguiendo el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013) del modelo global de circulación Hadcm3, según el algoritmo de Función de Favorabilidad. Representados desde el valor umbral seleccionado.

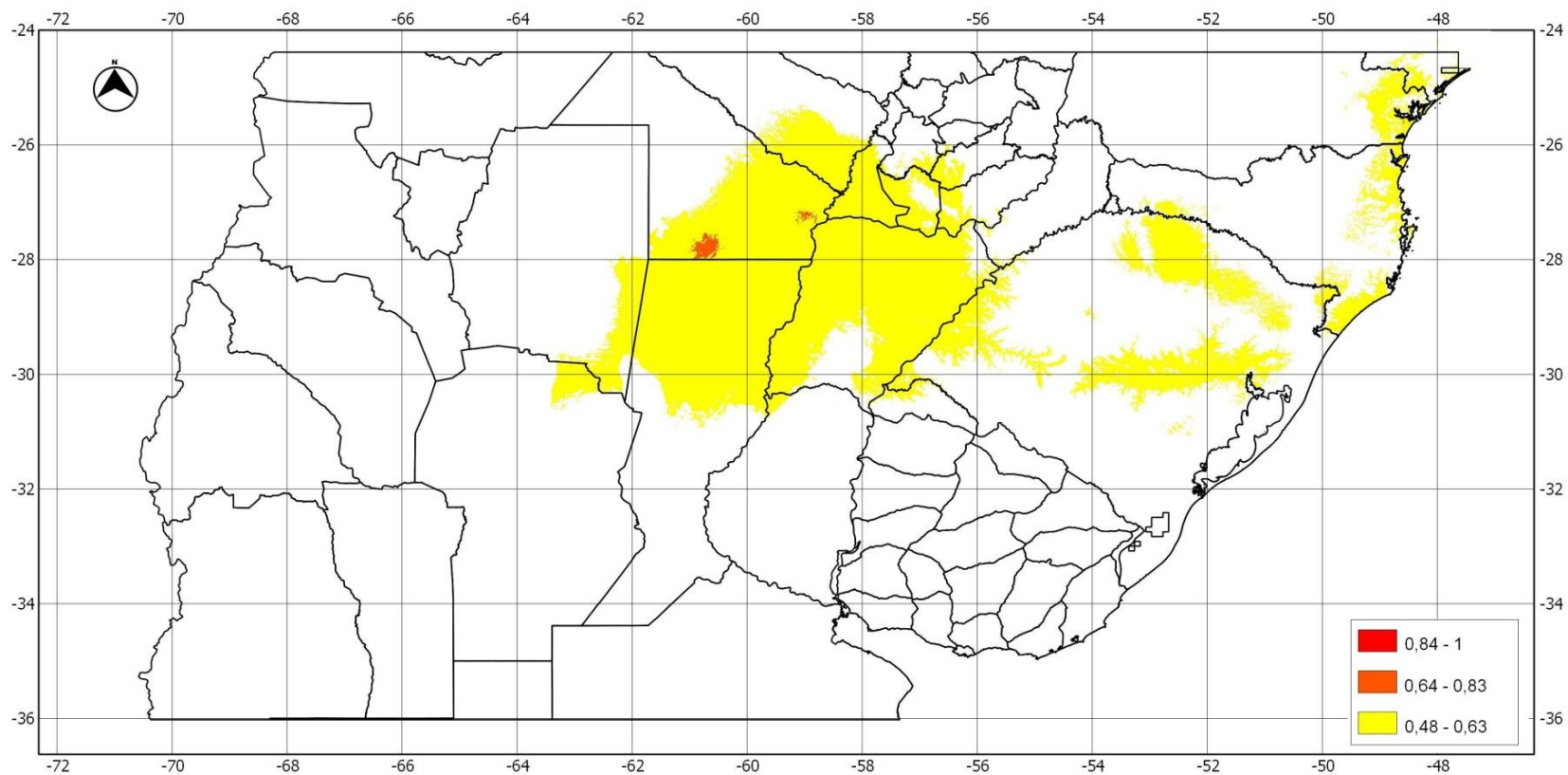


Fig. 33. Proyección climática futura de la distribución potencial del aguará guazú en el límite sur de su distribución, a partir de las variables obtenidas siguiendo el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013) del modelo global de circulación Hacdm3, según el algoritmo de Máxima Entropía. Representados desde el valor umbral seleccionado.

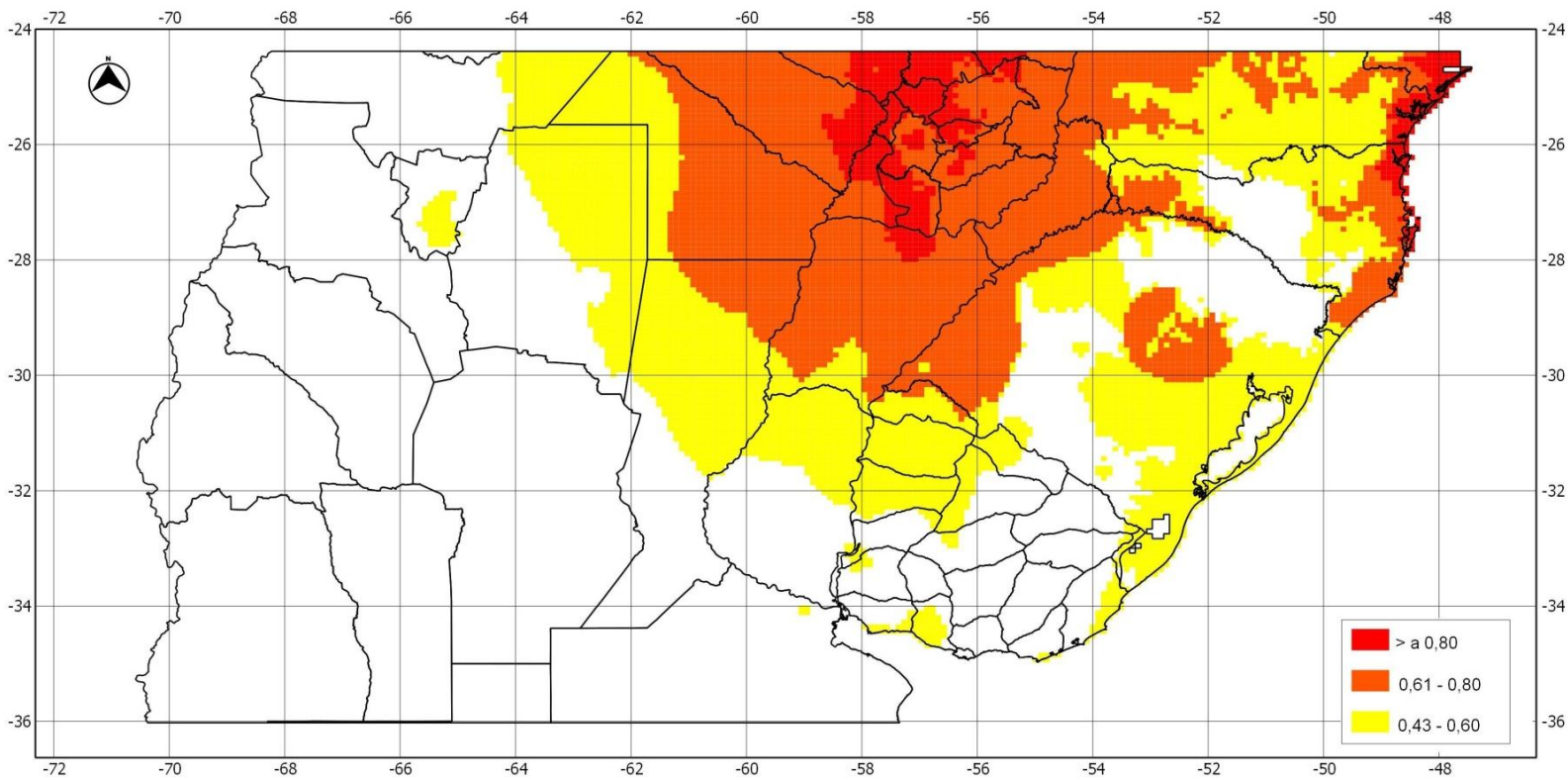


Fig. 34. Proyección climática futura de la distribución potencial del aguará guazú en el límite sur de su distribución, a partir de las variables obtenidas siguiendo el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013) del modelo global de circulación ECHAM5, según el algoritmo Función de Favorabilidad. Representados desde el valor umbral seleccionado.

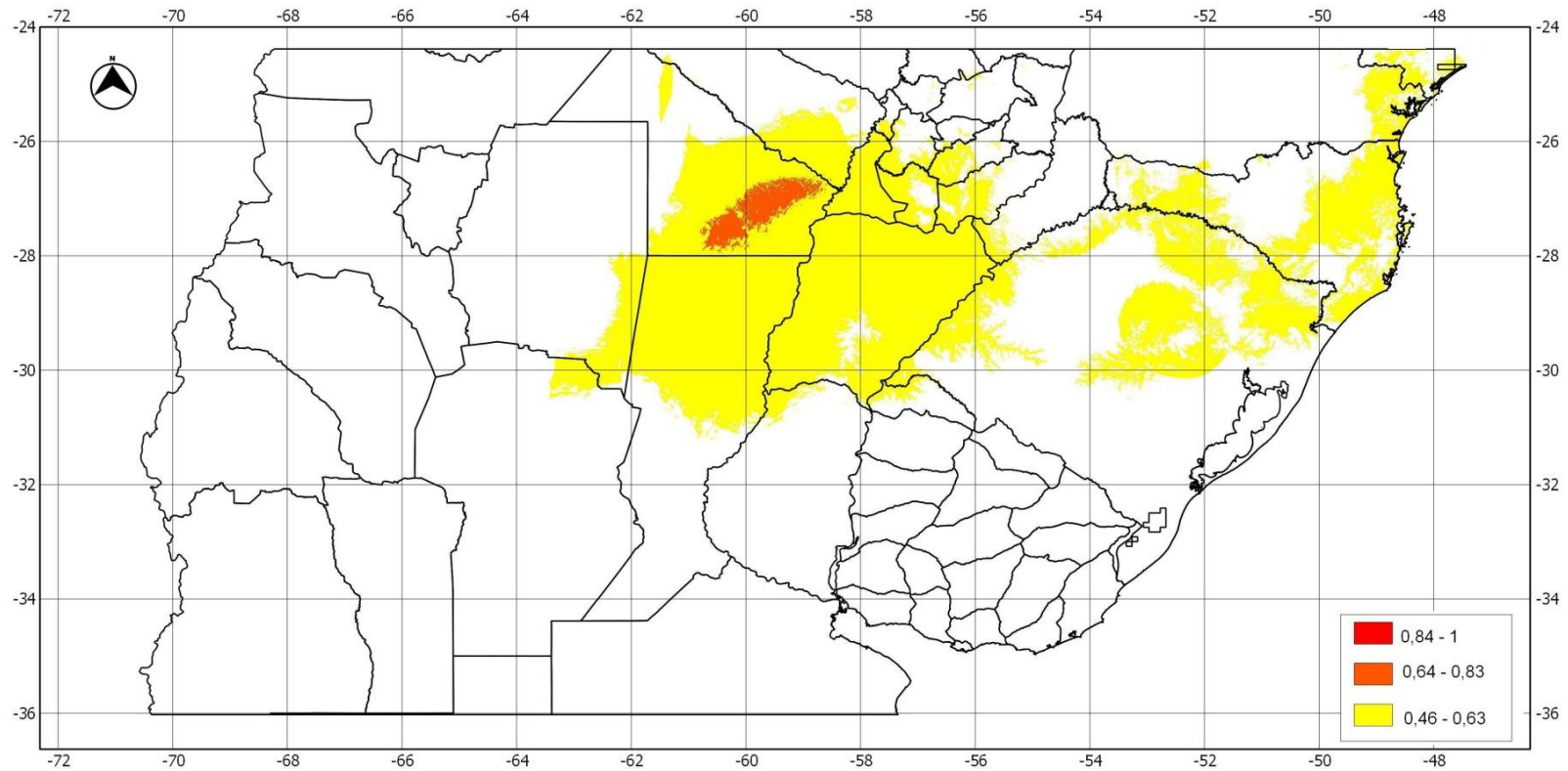


Fig. 35. Proyección climática futura de la distribución potencial del aguará guazú en el límite sur de su distribución, a partir de las variables obtenidas siguiendo el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013) del modelo global de circulación ECHAM5, según el algoritmo de Máxima Entropía. Representados desde el valor umbral seleccionado.

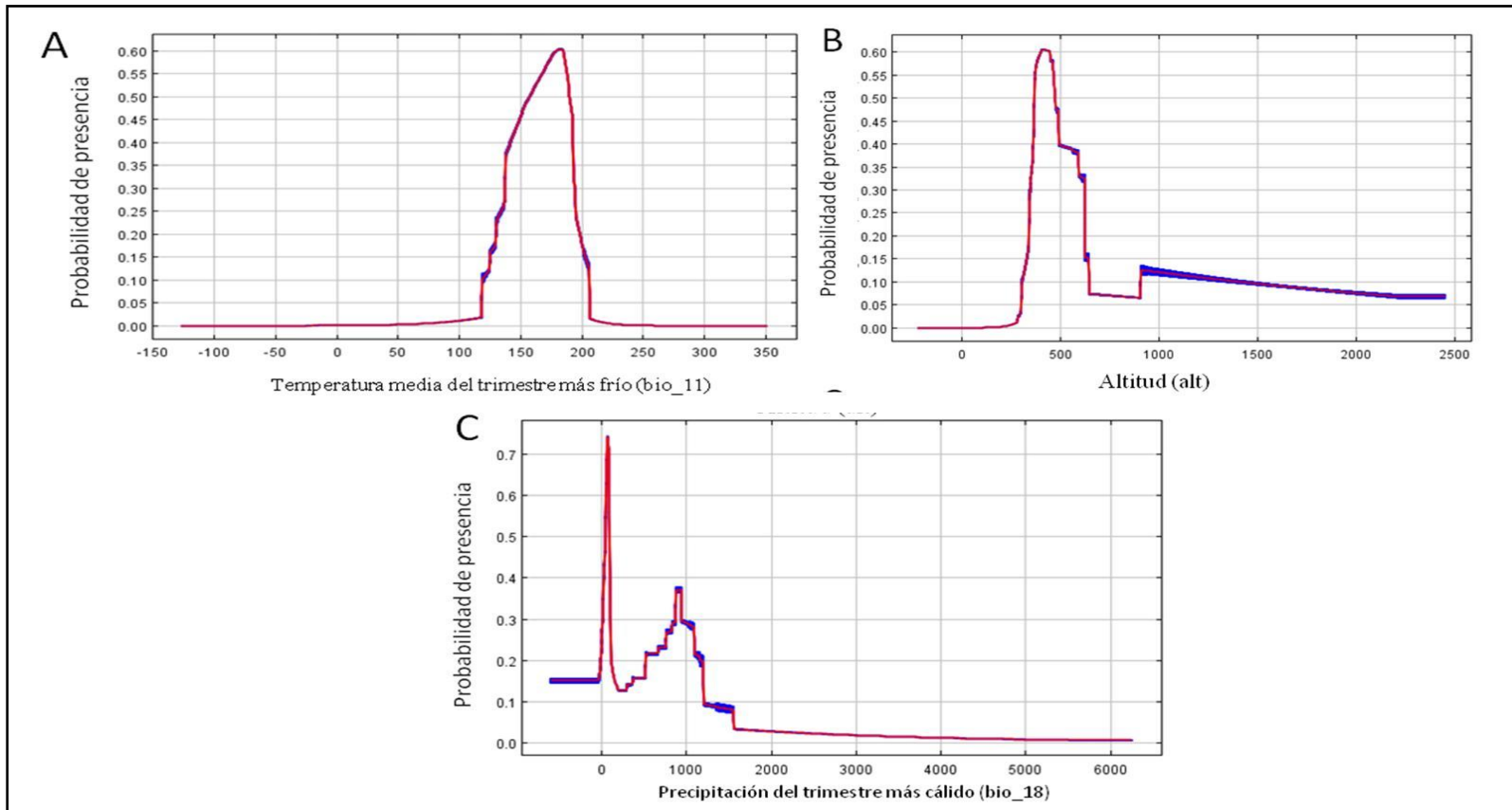


Fig. 36. Curvas de respuesta de las variables con mayor porcentaje de contribución en los modelos de proyección futura realizado con el algoritmo de Máxima Entropía, de acuerdo al protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013), según las variables del modelo global de circulación ECHAM5 A) Temperatura media del trimestre más frío (bio_11), B) Altitud (alt) y C) Precipitación del trimestre más cálido (bio_18).

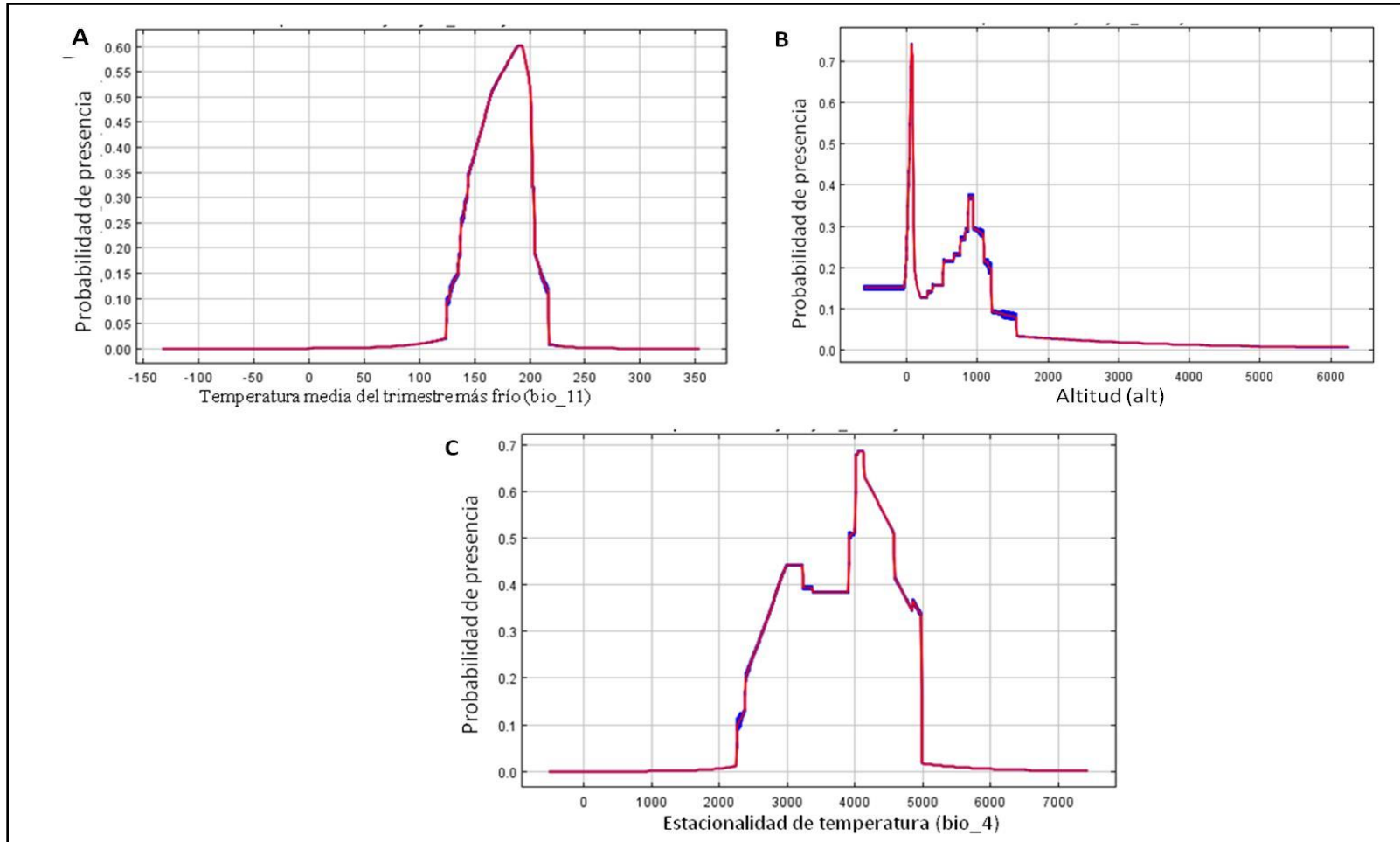


Fig. 37. Curvas de respuesta de las variables con mayor porcentaje de contribución en los modelos de proyección futura realizado con el algoritmo de Máxima Entropía, de acuerdo al protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013), según las variables de modelo global de circulación Hadcm3, A) temperatura media del trimestre más frío (bio_11), B) Altitud (alt) y C) estacionalidad de la temperatura (bio_4).

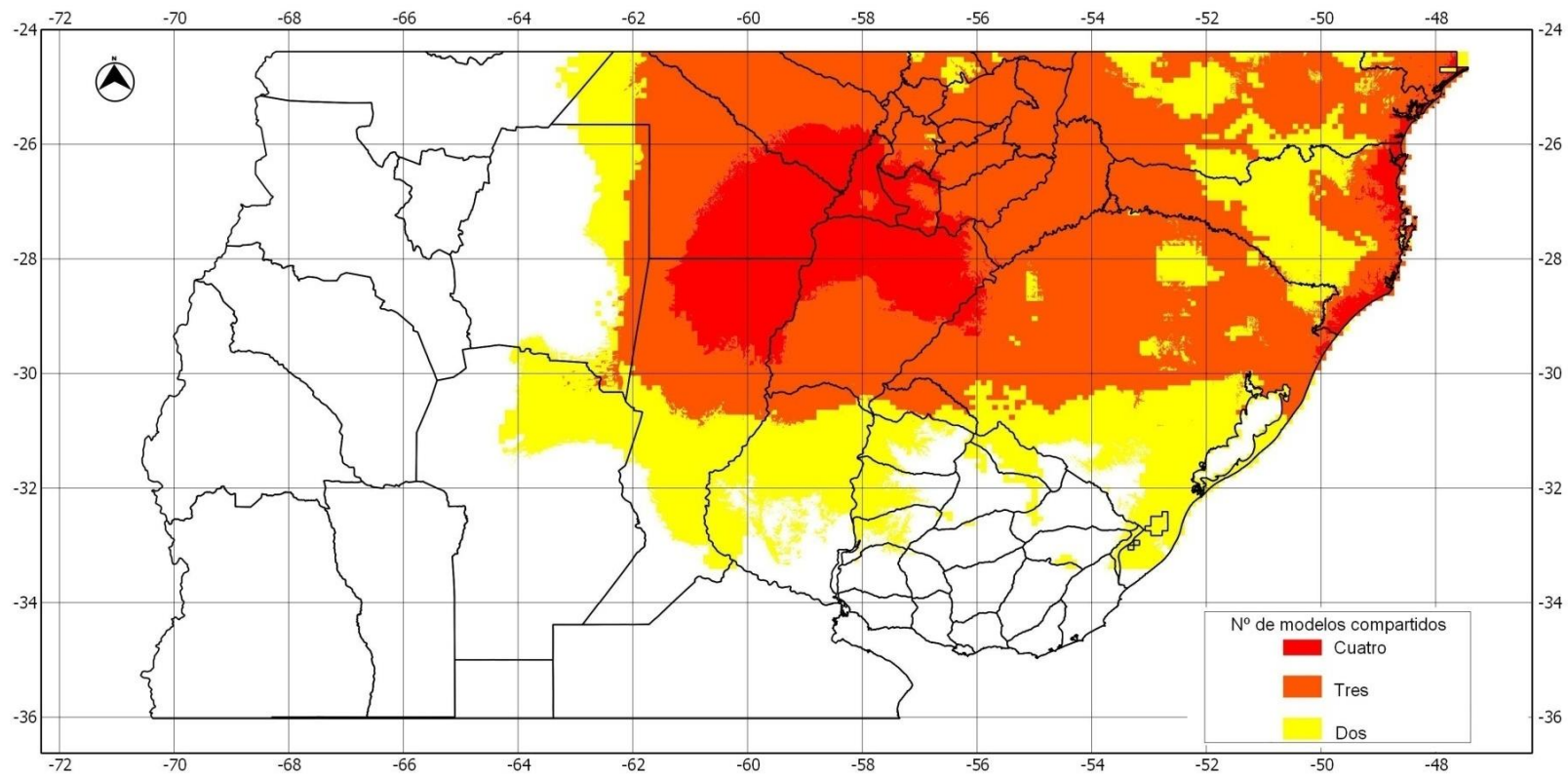


Fig. 38. Mapa consenso de la proyección climáticas futura de la distribución potencial para el aguará guazú en el límite sur de su distribución, con las variables del modelo global de circulación Hacdm3. El área representada en color rojo fue la región compartida los cuatro modelos globales, lo que representa el área con mayor favorabilidad para la presencia de la especie.

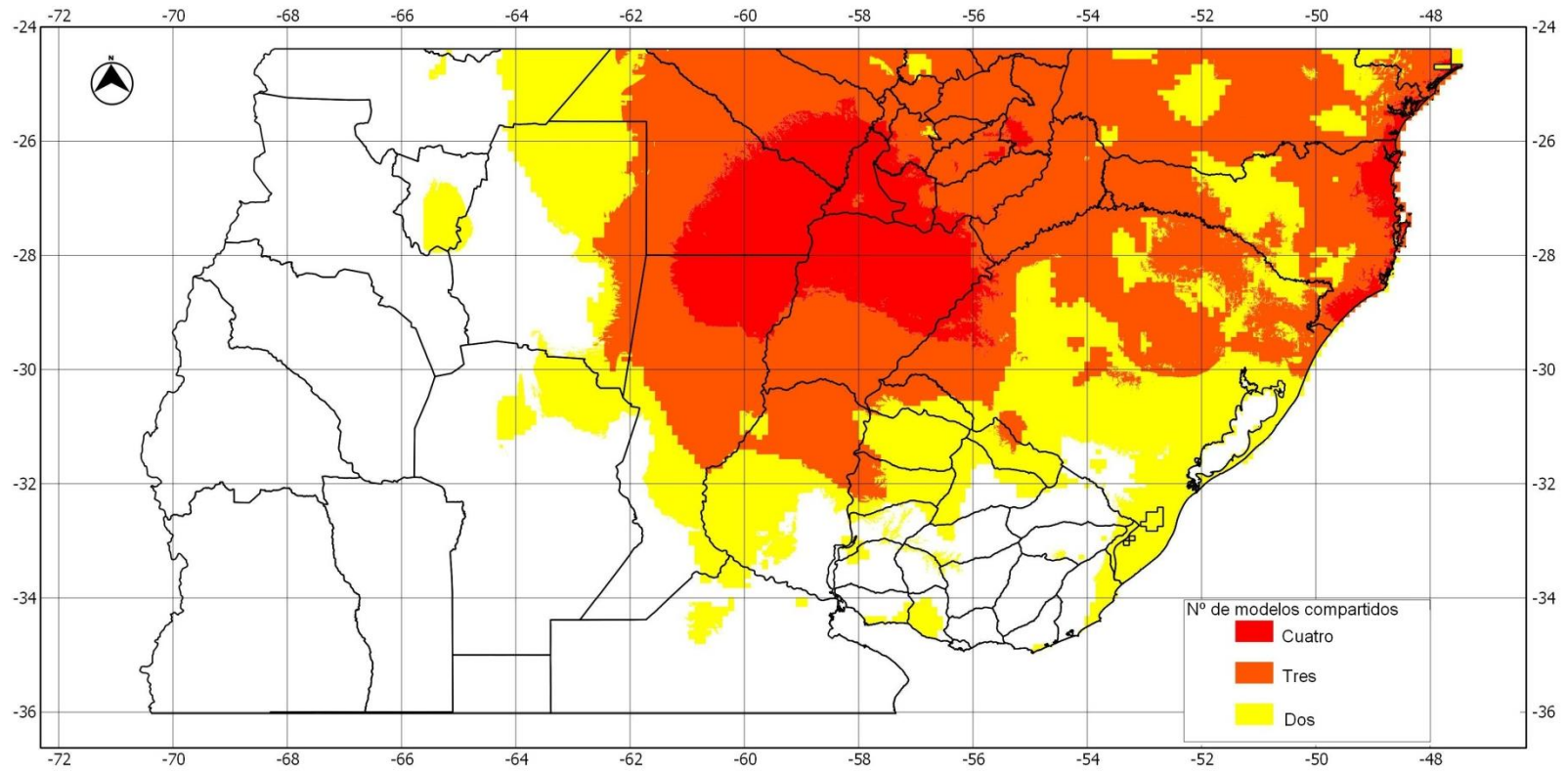


Fig. 39. Mapa consenso de la proyección climáticas futura de la distribución potencial para el aguará guazú en el límite sur de su distribución con las variables del modelo global de circulación ECHAM5. El área representada en color rojo fue la región compartida los cuatro modelos globales, lo que representa el área con mayor favorabilidad para la presencia de la especie.

5.5. Comparación de los modelos globales y climáticos actuales y futuros

Al comparar las superficies obtenidas para el área de distribución potencial para cada uno de los algoritmos (Máxima Entropía y Función de Favorabilidad) para el modelo global, éstas presentaron diferencias estadísticamente significativas (Chi cuadrado= 182.515, $p < 0,00001$ y Chi cuadrado= 922.942, $p < 0,00001$) según el procedimiento propuesto por Barbosa *et al.* (2013) y Torres *et al.* (2013), respectivamente. De la misma manera, los modelos consensos global y consenso climático resultaron estadísticamente significativa tanto al compararlos entre ellos, como con las proyecciones climáticas futuras (HadCm3 y ECHAM5) (tabla 6).

Tabla 6. Resultados de la prueba Chi Cuadrado al comparar los modelos consensos (global, climático, modelo de circulación global HadCm3 y modelo de circulación global Echam5).

	Modelo Climático	Modelo Global	Modelo HadCm3
Modelo Global	$\chi^2 = 1.4 \times 10^4$, $p < 0,00001$		
Modelo HadCm3	$\chi^2 = 3.11 \times 10^5$, $p < 0,00001$	$\chi^2 = 4.56 \times 10^5$, $p < 0,00001$	
Modelo Echam5	$\chi^2 = 1.2 \times 10^6$, $p < 0,00001$	$\chi^2 = 1.44 \times 10^6$, $p < 0,00001$	$\chi^2 = 3.37 \times 10^5$, $p < 0,00001$

6. Discusión

6.1. Distribución potencial del aguará guazú

El aguará guazú es una especie en la cual se vienen desarrollando diferentes estudios relacionados a su distribución (Kawashima *et al.* 2007; Queirolo *et al.* 2011; Torres *et al.* 2013). Sin embargo, aún se cuenta con poca información sobre las causas o factores que han llevado a las recientes modificaciones en el rango de su distribución geográfica, especialmente la reducción observada en su región más austral (Prevosti *et al.* 2004; Paula *et al.* 2008; Queirolo *et al.* 2011).

El presente trabajo es el primero en realizar un variado número de modelos de distribución potencial para esta especie enfocado exclusivamente en el límite más austral de su distribución. Así como ser el primer trabajo en analizar la relación entre la distribución de esta especie y un conjunto variables relacionadas con las actividades humanas, por lo que la información obtenida en el presente trabajo, complementa la información brindada por Kawashima *et al.* (2007); Queirolo *et al.* (2011) y Torres *et al.* (2013) quienes realizaron los más recientes estudios sobre la distribución de esta especie.

La mayoría de los modelos realizados en este trabajo, coinciden en que para el área de estudio seleccionada la región chaqueña (principalmente las provincias argentinas de Corrientes, Chaco y Formosa), sería el área más favorable para la presencia de esta especie, en detrimento de la región pampeana, resultados que coinciden con Torres *et al.* (2013), quienes proyectan a la región chaqueña como una región de mayor estabilidad para la especie, aunque estos autores sólo tuvieron en cuenta al factor climático y geográfico. Cabe reseñar que de estas tres provincias argentinas, junto con Santa Fe, provienen la mayoría de los últimos registros de esta especie para Argentina, además de algunos registros ocasionales

para Córdoba y Santiago del Estero (Richard *et al.* 1999; Haro *et al.* 2001; Miatello y Cobos, 2008; Pautasso, 2009).

Los modelos obtenidos en este trabajo muestran también, a la región del noreste del estado de Rio Grande do Sul, noreste de Santa Catarina, este de Paraná y sur de São Paulo, en Brasil, como una región muy favorable para la presencia de la especie. Debido a que esta región ha estado históricamente dominada por la Mata Atlántica y que este bioma ha sido planteado como límite para el área de distribución de esta especie (Queirolo *et al.* 2011), la visualización de esta zona como una región favorable para la presencia de esta especie, se puede deber a dos motivos; a un posible sobreajuste del modelo, ya que no es esperable encontrar esta especie en esta región, o una posible extensión del rango de distribución debido a la deforestación sufrida por la Mata Atlántica como ha ocurrido en otras zonas de Brasil (Kawashima *et al.* 2007; Queirolo *et al.* 2011), ya que existen algunos puntos de presencia de esta especie cercanos a esta región.

Al comparar los distintos modelos, los modelos climático y geográfico presentan a la región del sur de Brasil y norte de Uruguay como parte del área de distribución potencial del aguará guazú, en cambio, dicha región no está presente en los modelos global y antrópico, respectivamente. El modelo consenso climático muestra una mayor superficie favorable para la especie, en relación al modelo de consenso global. Al considerar los resultados antes mencionados, junto con los registros esporádicos de esta especie en la región (Mones y Olazarri, 1990; González y Martínez Lanfranco, 2010) y los recientes análisis genéticos que indicarían que potencialmente en Uruguay podría existir una población estable (Mannise *et al.* 2012), es razonable pensar que sea el factor antrópico el promotor de la reducción observada en su distribución en esta región, como plantean Queirolo *et al.* (2011). Esto también es evidenciado por las proyecciones climáticas futuras, en las que se tuvo en cuenta

nuevamente solo variables del factor climático y geográfico. Estas predicen un aumento significativo en la superficie de la distribución potencial del aguará guazú e incluyen regiones de la provincia biogeográfica pampeana, es decir, que si solo se tuviera en cuenta el factor climático y la altitud, el aguará guazú presentaría en el futuro, una mayor área de distribución que la actual para esta región. Aunque esta expansión claramente se podría ver limitada debido a la actividad humana en esta zona, especialmente al crecimiento poblacional y a la actividad agrícola intensiva.

Las diferencias encontradas en los modelos obtenidos en este trabajo, podrían deberse también a las bases de datos utilizadas para la elaboración de las variables. En el caso del factor antrópico, las variables se elaboraron a partir de los datos obtenidos de cuatro países diferentes, o sea, diferentes administraciones y, probablemente realicen las estadísticas con diferentes procedimientos, lo que podría influir en los valores obtenidos de las variables que se han considerado para este factor. En cambio para la elaboración de las variables referidas al factor climático y geográfico, se utilizaron bases de datos internacionales que proporcionan una información global no dependiente de un país.

Los mapas de la distribución potencial del aguará guazú obtenidos en el presente trabajo, muestran tanto similitudes como diferencias con los mapas propuestos para el rango de distribución de esta especie (Dietz, 1985; Beccaceci, 1992; Rodden *et al.* 2008; Queirolo *et al.* 2011; Torres *et al.* 2013). Muchas de estas diferencias pueden estar vinculadas, a que el presente trabajo, se realizó en una zona específica del rango de distribución de esta especie.

Beccaceci, (1992) señala que en Argentina esta especie estaría presente principalmente en Corrientes, norte de Santa Fe, este de Chaco y Formosa, divisando ya en ese momento un futuro incierto para esta especie, debido a la forestación, cultivo de arroz y ganadería, principalmente en Santa Fe y Corrientes, ya que Chaco y Formosa presentaban en ese

momento un uso menos intensivo del suelo y zonas aún no colonizadas por el ser humano. Esta región es propuesta por los modelos obtenidos en este trabajo como la zona más favorable para la presencia de esta especie.

En comparación con el rango de distribución planteado por Rodden *et al.* (2008) y Torres *et al.* (2013) todos los modelos globales y climáticos obtenidos en este trabajo amplían el rango de distribución de esta especie, especialmente en el noreste Argentino y sur de Brasil. Ambos autores excluyen al estado de Río Grande do Sul de Brasil del rango de distribución de esta especie, en cambio los modelos obtenidos a través del algoritmo de Función de Favorabilidad en el presente trabajo muestran a esta región de Brasil como una posible zona de transición para esta especie, presentando incluso en alguno de los modelos posibles áreas favorable para la presencia de la especie.

6.2. Interacción de los factores analizados y la distribución potencial del aguará guazú

Los resultados expuestos en el presente trabajo indican que diferentes componentes de los tres factores considerados (climáticos, geográficos y antrópicos), estarían incidiendo en la presencia potencial de la especie en la región, aunque con diferente grados de relevancia. El factor climático y antrópico o una combinación de éstos, se presentan como los factores más importantes para la presencia de la especie en el área de estudio.

Especialmente dentro del factor climático, las variables relacionadas con la precipitación. Esto estaría de acuerdo con lo planteado por Pautasso (2009) que menciona a los ciclos de precipitación como los grandes favorecedores del aumento poblacional del aguará guazú en algunas provincias de Argentina. Al mismo tiempo, Torres *et al.* (2013) quienes realizaron un modelo teniendo en cuenta solo variables climáticas y geográficas, concluyeron que las variables con mayor influencia son las asociadas con la precipitación, especialmente la

precipitación del trimestre más cálido. El rango óptimo obtenido para esta variable en el presente trabajo es marcadamente inferior al obtenido por Torres *et al.* (2013), lo se podía deber a la distinta escala geográfica empleada por estos autores.

El aguará guazú es una especie con clara preferencia por zonas de vegetación abiertas del tipo pastizales y sabanas (Medel y Jaksic, 1988; Juárez y Marinho-Filho, 2002; Rumiz y Sainz, 2002), probablemente debido a que el aguará guazú está muy bien adaptada a la caza de pequeñas presas en entornos abiertos (Dietz 1984, 1985; Coelho *et al.* 2007). Presenta una dieta marcadamente omnívora con proporciones similares de consumo de alimentos de origen animal y vegetal (Motta-Junior *et al.* 1996; Aragona y Setz, 2001; Bueno *et al.* 2002; Queirolo y Motta-Junior, 2007; Rodrigues *et al.* 2007; Coelho *et al.* 2008). Estas características hacen que tenga ciertos requerimientos alimenticios, por lo tanto ambientales, que le permiten mantener su dieta balanceada a lo largo de todo el año. Entre los requerimientos podría encontrarse la necesidad de una estacionalidad en la precipitación que le brinde, una estacionalidad en la oferta de recursos alimenticios, principalmente de frutos (Dietz 1984; Motta-Junior *et al.* 1996; Motta-Junior, 2000; Aragona y Setz, 2001; Santos *et al.* 2003; Bueno y Motta-Junior, 2004; Jácomo *et al.* 2004; Queirolo y Motta-Junior, 2007; Rodrigues *et al.* 2007).

El factor antrópico ha sido incluido en diferentes trabajos y diferentes taxas (Rojas *et al.* 2001; Real *et al.* 2003; Muñoz y Real, 2006; Cuervo-Robayo y Monroy-Vilchis, 2012). Este trabajo es el primero en incluir el factor antrópico en un modelo de distribución potencial para esta especie, el cual es mencionado en la literatura como uno de los principales responsable de la disminución poblacional a lo largo de toda su área de distribución (Rodden *et al.* 2008; Paula *et al.* 2008) y específicamente en su límite austral (Queirolo *et al.* 2011). De acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo, en el área de estudio seleccionada la

superficie cultivada y la densidad poblacional, estarían limitando la distribución de esta especie. Por otro lado, no se ha encontrado una asociación entre la distribución potencial de esta especie y ninguna de las tres categorías de distancia a rutas o distancias a centros urbanos, como se podría esperar por el alto número de atropellos registrados (Rodden *et al.* 2008) y el número de registros asociados a áreas antropizadas (Santos *et al.* 2003; Coelho *et al.* 2008).

En términos de uso de hábitat esta especie posee una gran flexibilidad, aunque muestra una fuerte preferencia por ambientes abiertos como el cerrado brasileiro, praderas arbustivas y sabanas boscosas (Medel y Jaksic, 1988; Juárez y Marinho-Filho, 2002; Rumiz y Sainz, 2002; Coelho *et al.* 2007). En el centro de su distribución muestra una fuerte preferencia por campo-rupestres, que es un subhábitat del cerrado, evitando la Mata Atlántica (Coelho *et al.* 2007), y es capaz de ocupar zonas cercanas a grandes centros urbanos y adaptarse a una amplia gama de impactos antropogénicos (Massara *et al.* 2012), así como campos ganaderos de la antigua Mata Atlántica (Santos *et al.* 2003). Pero a medida que uno se desplaza desde el centro a la periferia del área de distribución geográfica de una especie, las poblaciones ocupan hábitat más desfavorables por lo que pequeñas variaciones en el ambiente, podrían perjudicar el mantenimiento de una población viable (Channell y Lomolino, 2000). Se podría pensar que la condición de periferia que presenta la región pampeana dentro del rango de distribución de esta especie, podría ser desfavorable para la persistencia del aguará guazú, y si le suma las profundas modificaciones relacionadas a la actividades humanas, que han ocurrido en el sur de Brasil y Uruguay y la pampa argentina (Bilenca y Minãro, 2004), esto podría indicar que ésta sea una región subóptima para la presencia de la especie (Torres *et al.* 2013).

La influencia del factor geográfico para esta especie no había sido mencionada hasta Torres *et al.* (2013), estos autores plantean que las áreas con mayor favorabilidad para esta especie deberían presentar pendientes inferiores al 1,68%. Los resultados aquí presentados muestran que para el área de estudio, el factor geografico es el que menos influye en la distribución de esta especie e identifican a las áreas con una favorabilidad intermedia, aquellas con altitudes menor a 1.000 m. Las diferencias encontradas con Torres *et al.* (2013) se deban probablemente a la diferencia de escalas, ya mencionada con anterioridad.

De acuerdo a lo expresado anteriormente, se puede considerar que la ausencia o el bajo número de registros actuales del aguará guazú en la provincia biogeográfica pampeana podrían estar determinados por la interacción de los efectos de la precipitación, la densidad poblacional (humana), la superficie cultivada y que posiblemente la estacionalidad en la precipitación junto a una agricultura más restringida y reciente en la región chaqueña, hayan favorecido a la permanencia de esta especie en la región (Ginzburg y Adámoli, 2006).

De acuerdo a los resultados obtenidos en el presente trabajo, la reducción observada en el límite más austral de la distribución del aguará guazú se podría explicar por una combinación de la hipótesis demográfica y la hipótesis de contagio (Lomolino y Channell, 1995; Channell y Lomolino, 2000a). La condición de periferia del aguará guazú en la región, explicaría que la especie ocupe áreas menos favorables (Brown, 1984; Pimm *et al.* 1988; Tracy y George, 1992; Gaston, 1990, 1994; Lawton, 1995) y, por otra parte, las modificaciones ambientales ocurridas en la región, pueden haber incidido en la reducción de su área de distribución, lo que estaría soportado por la hipótesis demográfica (Bilenca y Minãro, 2004). Por otro lado, las diferencias entre las regiones pampeana y chaqueña en cuanto al tiempo e intensidad en la presión antrópogenica como la agricultura, podían haber

condicionado a que el aguará guazú aún permanezca en la región chaqueña, este hecho concuerda con lo planteado en la hipótesis de contagio (Townes y Daugherty, 1994; Lomolino y Channell, 1995).

6.3. Algunas consideraciones sobre los modelos de distribución de especies

Un modelo es una simplificación de la realidad, que muestra y enfatiza algunas de sus propiedades (Mateo *et al.* 2011), por tal motivo, si se tiene en cuenta que la presencia de una especie en un territorio está definida por un conjunto de variables ambientales y sus interacciones (Guisan y Zimmermann, 2000), los modelos de distribución de especies representarán la realidad, en función de un conjunto de variables ambientales seleccionadas por el investigador (Seoane y Bustamante, 2001; Mateo *et al.* 2011) aunque "*La naturaleza es compleja y heterogénea, no es razonable esperar que los modelos nos reflejen con precisión los mecanismos inherentes a un proceso espacio-temporal tan complejo como es la distribución de las especies*" (Mateo *et al.* 2011).

Aunque se reconocen las limitaciones de los modelos de distribución de especies, sobre todo desde un punto de vista metodológico (Guisan y Zimmermann, 2000; Seoane y Bustamante, 2001; Guisan y Thullier, 2005; Mateo *et al.* 2011; Hortal *et al.* 2012), éstos son una herramienta metodológica cada vez más utilizada (Guisan y Zimmermann, 2000) y poderosa estadísticamente, que revelan algunas de las interacciones entre la presencia de una especie y el ambiente que le rodea, siendo entonces una excelente herramienta para la biogeografía y para otras áreas de la Biología (Franklin, 2010; Mateo *et al.* 2011; Hortal *et al.* 2012). Al mismo tiempo, proporcionan información que puede ayudar en la toma de decisiones para la conservación de una especie como, por ejemplo, identificando áreas favorables, lo que

puede brindar información para el diseño de futuros muestreos, así como la identificación de aquellas áreas hacia dónde dirigir el esfuerzo de futuras investigaciones (Lobo, 2000; Naoki *et al.* 2006; Pearson, 2007; Mateo *et al.* 2011; Gil y Lobo, 2012; Hortal *et al.* 2012).

Por otro lado, diferentes modelos de distribución de especies pueden generar distintas predicciones espaciales, con diferencias tanto en el área total como en la forma de la distribución de una misma especie (Carpenter *et al.* 1993; Loiselle *et al.* 2003; Elith *et al.* 2006), así como también presentar mapas incongruentes en sus resultados, debido a los diferentes supuestos, algoritmos y parámetros utilizados (Syphard y Franklin, 2009). Por este motivo, es recomendable utilizar más de un algoritmo (Hirzel y Le Lay, 2008). En concordancia a esta recomendación, en este trabajo se aplicaron dos algoritmos (Franklin, 2010): uno estadístico que es la Función de Favorabilidad (Real *et al.* 2006) y una técnica de aprendizaje automático bajo el principio de Máxima Entropía (Philips *et al.* 2004, 2006). Por otro lado, Syphard y Franklin (2009) proponen a la superposición de los mapas resultantes, como una medida más precisa para la comparación de distintos modelos de distribución de especies, ya que esto mostraría diferencias que no se podrían evidenciar a partir de la comparación de los valores de AUC obtenidos.

Los modelos realizados en el presente trabajo muestran altos valores en sus índices de evaluación, lo que indica una excelente precisión, mostrando una gran congruencia en las regiones identificadas con una mayor favorabilidad, solventando de esta manera lo planteado por Syphard y Elith (2009). En el caso del modelo global y climático los cuatro mapas obtenidos presentan regiones favorables similares. Ambos algoritmos coinciden en la identificación de la región más favorable para la presencia del aguará guazú, por otra parte, las diferencias en los mapas obtenidos con ambos algoritmos se localizan en las regiones de favorabilidad intermedia, es decir, aquellas zonas de transición entre las zonas muy

favorables frente a aquellas zonas menos favorables. En el caso de las diferencias en la superficie de distribución potencial de la especie, éstas se apoyan estadísticamente para ambos algoritmos. Los modelos obtenidos con el algoritmo Máxima Entropía, reflejan una menor área potencial para la especie, lo que indica a este algoritmo como más conservador en sus resultados (Elith *et al.*, 2006; Acevedo y Real, 2012). Por último, con respecto a los dos procedimientos de selección de variables realizados (Torres *et al.* 2013; Barbosa *et al.* 2013), los resultados obtenidos en el presente trabajo revelan que, para factores con un gran número de variables, el procedimiento propuesto por Torres *et al.* (2013), realiza una marcada reducción de variables, permitiendo realizar modelos más sencillos. Esta misma simplicidad podría estar alejándonos de la realidad ya que podría ocurrir que sea la combinación de ciertas variables (correlacionadas estadísticamente) y no cada una por separado, las que estarían influyendo en la distribución de la especie en el área de estudio. Tanto los procedimientos para la selección de variables (Torres *et al.* 2013; Barbosa *et al.* 2013), como los algoritmos de modelación (Máxima Entropía, Función de Favorabilidad) utilizados en este trabajo, han generado resultados precisos, mostrando una gran coincidencia en sus resultados. La utilización de una u otra aproximación metodológica va a depender del objetivo propuesto y del tipo de datos disponibles.

7. Conclusiones finales

7.1. Con respecto al primer objetivo específico planteado en este trabajo, identificar qué factor o factores (climático, geográfico y antrópico) podrían estar condicionando la distribución del aguará guazú en el área de estudio. El factor climático y el factor antrópico o una combinación de éstos serían los que presentan una mayor influencia en la distribución de esta especie, especialmente las variables relacionadas con la precipitación, densidad poblacional y superficie cultivada.

7.2. En relación al segundo objetivo, identificar aquellas áreas más favorables dentro del área de estudio para la presencia de la especie en la actualidad y en el futuro. Dentro del área de estudio seleccionada la región de la provincia biogeográfica chaqueña sería la más favorable para la presencia de la especie. Aunque si se considera sólo el factor climático y geográfico en la provincia biogeográfica pampeana (particularmente el norte de Uruguay y el sur de Brasil) habrían regiones favorables para la presencia de esta especie.

7.3. En tercer lugar, al comparar las proyecciones climáticas futuras con la distribución potencial actual, se predice un aumento significativo en la superficie de la distribución potencial del aguará guazú. Es decir, que si solo se tuviera en cuenta el factor climático y la altitud de la región, el aguará guazú presentaría en el futuro un mayor rango de distribución.

8. Perspectivas a futuro

8.1. Al considerar sólo los factores climático y geográfico, respectivamente, la región conformada por el norte de Uruguay y sur de Brasil, formaría parte del área potencial del aguará guazú, por lo que se considera de interés realizar un modelo de distribución potencial a una escala y resolución menor, tomando como área de estudio la región biogeográfica pampeana. Por otra parte, se considera de conveniente incrementar el número de variables de naturaleza geográfica; así como estudiar el posible efecto de la cobertura vegetal sobre la distribución del aguará guazú. De esta manera se identificarían aquellas regiones de nuestro país, sur de Brasil y sureste de Argentina, favorables para la presencia de la especie. Esto reduciría el territorio donde realizar luego un exhaustivo trabajo de campo, para identificar así las áreas ocupadas realmente por la especie.

8.2. Al considerar la importante de los frutos en la dieta del aguará guazú, se considera relevante realizar investigaciones dirigidas al estudio de la posible influencia de algún grupo de plantas o frutos en la distribución del aguará guazú.

8.3. Sería de vital importancia realizar una comparación entre las áreas favorables de la especie y las áreas protegidas que están implementadas actualmente en el área de estudio, especialmente si se evaluara la distancia y superficie de las áreas favorables identificadas con las áreas actualmente protegidas.

9. Bibliografía

- Acevedo, P. & R. Real, 2012. Favourability: concept, distinctive characteristics and potential usefulness. *Naturwissenschaften*, 99:515–522.
- Acevedo, P.; R. Real & C. Gortázar, 2011a. Favorabilidad ecogeográfica para el corzo: Distribución y abundancia. *Pirineos. Revista de Ecología de Montaña*, 166: 9-27.
- Acevedo, P.; M. A. Farfán; A. L. Márquez; M. Delibes-Mateos; R. Real & J. M. Vargas, 2011b. Past, present and future of wild ungulates in relation to changes in land use. *Landscape Ecology*, 26:19–31.
- Allouche, O.; A. Tsoar & R. Kadmon, 2006. Methodological insights. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43: 1223–1232.
- Anderson, R. P. & E. Martínez-Meyer, 2004. Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation*, 116:167–179.
- Aragona, M. & E. Z. F. Setz, 2001. Diet of the maned wolf, *Chrysocyon brachyurus* (Mammalia: Canidae), during wet and dry seasons at Ibitipoca State Park, Brazil. *Journal of Zoology*, 254:131-136.
- Barbosa, A.M.; R. Real & J. M. Vargas J.M, 2009. Transferability of environmental favourability models in geographic space: The case of the Iberian desman (*Galemys pyrenaicus*) in Portugal and Spain. *Ecological Modelling*, 220: 747-754.
- Barbosa, A.M.; J. A. Brown; & R. Real, 2013. modEvA – an R package for model evaluation and analysis. Beta version, available upon request.
- Barnett, T.P.; K. Hasselmann; M. Chelliah; T. Delworth; G. Hegerl; P. Jones; E. Rasmusson; E. Roeckner; C. Ropelewski; B. Santer & S. Tett, 1999. Detection and attribution of recent climate change: a status report. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 80(12): 2631-2659.
- Beccaceci, M. D. 1992. The maned wolf, *Chrysocyon brachyurus*, in Argentina. 50-56 pp. En: *International stud book for the maned wolf Chrysocyon brachyurus* (Illiger, 1811) Matern B., ed. Frankfurt Zoological Garden, Frankfurt, 345 pp.

- Benjamini, Y. & Y. Hochberg, 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, 57: 289-300.
- Bilenca, D. & F. Minãro, 2004. Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y Brasil. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.
- Borcard, D.; P. Legendre; P. Drapeau, 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73: 1045-1055.
- Botero-Delgadillo, E. & C. A. Páez, 2011. Estado actual del conocimiento y conservación de los loros amenazados de Colombia. *Conservación Colombiana*, 14:86-136.
- Bourg, N. A.; W. J. McShea & D. E. Gill, 2005. Putting a cart before the search: Successful habitat prediction for a rare forest herb. *Ecology*, 86: 2793-2804.
- Brito, C.; E. G. Crespo & O. S. Paulo, 1999. Modelling wildlife distributions: Logistic Multiple Regression vs Overlap Analysis. *Ecography*, 22: 251-260.
- Broennimann, O.; U. A. Treier; H. Müller-Schärer; W. Thuiller; A. T. Peterson & A. Guisan, 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, 10(8): 701-709.
- Brown, J. H., 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124: 255-279.
- Brown, J. H.; G. C. Stevens & D. M. Kaufman, 1996. The geographic range: Size, Shape, Boundaries, and Internal Structure. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 27:597-423.
- Bueno, A.; S. C. da Silva & J. C. Motta-Junior, 2002. Feeding ecology of the maned wolf, *Chrysocyon Brachyurus* (Illiger, 1815) (Mammalia:Canidae), in the ecological station of Itirapina, São Paulo state, Brazil.
- Bueno, A. & J. C. Motta-Junior, 2004. Food habits of two syntopic canids, the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*), in southeastern Brazil. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77: 5-14.
- Buzai, G. D., 2008. Sistemas de Información Geográfica (SIG) y cartografía temática. Métodos y técnicas para el trabajo en el aula. Buenos Aires, 128 pp.

- Capobianco, J.P.R., 2002. Biomas brasileiros. En: Meio Ambiente Brasil: avanços e obstáculos pós-Rio-92 (eds. Camargo, A.; J.P.R. Capobianco & J.A.P. de Oliveira), pp. 117–155. Estação Liberdade, Instituto Socioambiental, São Paulo, and Fundação Getúlio Vargas, Rio de Janeiro, Brazil.
- Carrascal, L. M. & D. Palomino, 2006. Determinantes de la distribución geográfica de la familia Turdidae en la Península Ibérica. *Ardeola*, 53(1): 127-141.
- Carvalho, C. T. & L. E. Vasconcellos, 1995. Disease, food and reproduction of the Maned wolf - *Chrysocyon brachyurus* (Illiger) (Carnivora, Canidae) in the southeast Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 12 (3): 627-640.
- Carpenter, G.; A. N. Gillison & J. Winter., 1993. DOMAIN: a flexible modeling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation*, 2: 667- 680.
- Channell, R. & M. V. Lomolino, 2000a. Trajectories to extinction: spatial dynamics of the contraction of geographical ranges. *Journal of Biogeography*, 27:169–179.
- Channell, R. & M. V. Lomolino, 2000b. Dynamic biogeography and conservation of endangered species. *Nature*, 403:84-86.
- Coelho, C. M.; L. F. Bandeira de Melo; M. A. Lima Sábato; D. Nogueira Rizel & R. J. Young, 2007. A note on the use of GPS collars to monitor wild maned wolves *Chrysocyon brachyurus* (Illiger 1815) (Mammalia, Canidae). *Animal Behaviour Science*, 105: 259–264.
- Coelho, C. M.; L. F. Bandeira de Melo; M. A. Sábato; E. M. Vaz Magni; A. Hirsch & R. J. Young, 2008. Habitat use by wild maned (*Chrysocyon brachyurus*) in a transition zone environment. *Journal of Mammalogy*, 89(1):97–104.
- Contreras-Medina, R.; I. Luna -Vega & 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 Distribution of *Taxus globosa* (Taxaceae) in Mexico: Ecological niche modeling, effects of land use change and conservation. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83: 421-433.
- Corsi, F.; E. Dupré & L. Boitani, 1999. A large-scale model of wolf distribution in Italy for conservation planning. *Conservation Biology*, 13(1):150-159.

- Courtenay, O., 1994. Conservation of the maned wolf: fruitful relations in a changing environment. *Canid News*, 2: 41- 43.
- Cuervo-Robayo, A. P & O. Monroy-Vilchis, 2012. Distribución potencial del jaguar *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) en Guerrero, México: persistencia de zonas para su conservación. *Revista de Biología Tropical*, 60 (3): 1357-1367.
- Cuesta, F.; M. Peralvo & N. Valarezo, 2009. Los bosques montañosos de los Andes Tropicales. Una evaluación regional de su estado de conservación y de su vulnerabilidad a efectos del cambio climático. Serie Investigación y Sistematización # 5. Programa Regional Ecobona- Intercooperation. Quito
- Dean, W., 1996. A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira. Companhia das Letras, São Paulo, Brazil.
- Di Cola, V. & M. Chiaraviglio, 2011. Establishing species' environmental requirements to understand how the southernmost species of South American pitvipers (*Bothrops*, Viperidae) are distributed: A niche-based modelling approach. *Austral Ecology*, 36:90–98.
- Dietz, J. M. 1984. Ecology and social organization of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 392: 1–51.
- Dietz, J. M. 1985. *Chrysocyon brachyurus*. *Mammalian Species*, 234:1–4.
- Dodd, L. E. & M. S. Pepe, 2003. Partial AUC estimation and regression. *Biometrics*, 59: 614-62.
- Elith, J.; C.H. Graham; R.P. Anderson; M. Dudik; 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.M. Overton; A.T. Peterson; S.J. Phillips; K. Richardson; R. Scachetti-Pereira; R.E. Schapire; J. Soberón; S. Williams; M.S. Wisz & N.E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.
- Elith, J.; S. J. Phillips; T. Hastie; M. Dudik; Y. E. Chee1 & C. J. Yates, 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17:43–57.
- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick & Jackson. London

- Emmons, L. H., 2012. Introduction: Study Site and Methods. En: Emmons, L. H. The maned wolves of Noel Kempff Mercado National Park. Smithsonian contributions to zoology, Number 639.
- Figueira, J. H., 1894. Enumeración de mamíferos. Anales del museo nacional de Montevideo. 187-217.
- Fleishman, E.; R. MacNally & J. P. Fay, 2003. Validation tests of predictive models of butterfly occurrence based on environmental variables. *Conservation Biology*, 17: 806-817.
- Franklin, J., 2010. Mapping species distributions. Spatial inference and prediction. Cambridge. University Press, 320 pp.
- García, L.V., 2003. Controlling the false discovery rate in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 553-554.
- Gaston, K. J., 1990. Patterns in the geographical ranges of species. *Biological Reviews*. 65: 105-129.
- Gaston, K. J., 1994. Geographic range sizes and trajectories to extinction. *Biodiversity Letters*, 2: 163–170.
- Gibson, L.; A. McNeill; P. de Tores; A. Wayne & C. Yates, 2010. Will future climate change threaten a range restricted endemic species, the quokka (*Setonix brachyurus*), in south west Australia? *Biological Conservation*, 143: 2453–2461.
- Gil, G. E & J. M. Lobo, 2012. El uso de los modelos predictivos de distribución para el diseño de muestreos de especies poco conocidas. *Mastozología Neotropical*, 19(1):47-62.
- Ginzburg, R. & J. Adámoli, 2006. Situación ambiental en el Chaco Húmedo. En: La situación Ambiental Argentina 2005. Brown, A.; U. Martínez; M. Acerbi & J. Corcuera (eds.). Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, 103-113.
- Giovanelli, J. G. R.; M. Ferreira de Siqueira; C. F.B. Haddad & J. Alexandrino, 2010. Modeling a spatially restricted distribution in the Neotropics: How the size of calibration area affects the performance of five presence-only methods. *Ecological Modelling*, 221: 215–224.
- González, M.; E. Jurado; S. González; Ó. Aguirre; J. Jiménez & J. Navar, 2003. Cambio climático mundial: origen y consecuencias. *Ciencia UANL*, 6(3):377-385.

- González, E. M. & J. A. Martínez Lanfranco, 2010. Mamíferos de Uruguay. Guía de campo e introducción a su estudio y conservación. Banda Oriental, Vida Silvestre & MNHN. Montevideo, 463 pp.
- Gordon, C.; C. Cooper; C. A. Senior; H. Banks; J. M. Gregory; T. C. Johns; J. F. B. Mitchell & R. A. Wood, 2000. The simulation of SST, sea ice extents and ocean heat transports in a version of the Hadley Centre coupled model without flux adjustments, *Climate Dynamics*, 16: 147-168.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationship of the California Thrasher. *Auk*, 34:427-433.
- Guisan, A. & N. E. Zimmermann, 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135:147–186.
- Guisan, A. & W. Thuiller, 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993–1009.
- Guisan, A.; C. E. Thomas & T. Hastie, 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, 157 (2-3):89–100.
- Guisan, A.; O. Broennimann; R. Engler; M. Vust; N. G. Yoccoz; A. Lehman & N. E. Zimmermann, 2006. Using niche-based models to improve the sampling of rare species. *Conservation Biology*, 20: 501-511.
- Gutiérrez-Illán, J.; D. Gutiérrez & R. W. Wilson, 2010. The contributions of topoclimate and land cover to species distributions and abundance: fine-resolution tests for a mountain butterfly fauna. *Global Ecology and Biogeography*, 19:15–173.
- Hammer, Ø.; D.A.T. Harper; P.D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 9pp.
- Hanley, J. A & B. J. McNeil, 1982. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology*, 143(1):29-36.
- Haro, J.G.; R.M. Torres & M. Bistoni, 2001. Presencia del aguará guazú *Chrysocyon brachyurus* en el Sistema de Humedales Laguna Mar Chiquita – Bañados del Río Dulce. *Facena*, 17:95-98.
- Hirzel, A. H. & G. Le Lay, 2008. Review, Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45:1372–1381.

- Hortal, J.; J. M. Lobo & A. Jiménez-Valverde, 2012. Basic Questions in Biogeography and the (Lack of) Simplicity of Species Distributions: Putting Species Distribution Models in the Right Place. *Natureza & Conservação*, 10(2):108-118.
- Hughes, L., 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2):56-61.
- Hutchinson, G. E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22: 415-457.
- Indrusiak, C. & E. Eizirik, 2003. Carnívoros. En: Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul (eds. Fontana, C.S.; G.A. Bencke & R.E. Reis), pp. 507–533. Editora da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil.
- IPCC, 2000. Informe especial IPCC, Escenarios de emisión. Informe especial de los grupos de trabajo III del IPCC. IPCC, Ginebra, Suiza, 27 pp.
- IPCC, 2001. *Climate Change. The Scientific Basis*. Cambridge University Press.
- IPCC, 2002. Cambio climático y biodiversidad. Documento técnico V del IPCC. Eds. H. Gitay; A. Suárez; R. Watson & D. J. Dokken. 93pp.
- IPCC, 2007. Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Pachauri, R.K. & A. Reisinger, (directores de la publicación). IPCC, Ginebra, Suiza, 104 pp.
- Jácomo, A. T.; L. Silveira & J. A. F. Diniz-Filho, 2004. Niche separation between the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*), the crab eating fox (*Dusicyon thous*) and the hoaryfox (*Dusicyon vetulus*) in central Brazil. *Journal of Zoology (London)*, 262:99–10.
- Jácomo, A. T.; C. K. Kashivakura; C. Ferro; M. Malzoni Furtado; S. Perez Astete; N. Tórres; R. Sollmann & L. Silveira, 2009. Home range and spatial organization of maned wolves in the Brazilian grasslands. *Journal of Mammalogy*, 90(1):150–157
- Jayat, J. P.; R. M. Barquez; M. M. Díaz & P. J. Martínez, 1999. Aportes al conocimiento de la distribución de los carnívoros del Noroeste de Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 6(1):15-30.

- Jones, P. D.; T. J. Osborns & K. R. Briffa, 2001. The evolution of climate over the last millenium. *Science*, 292: 662-667.
- Juárez, K. M. & J. Marinho-Filho, 2002. Diet, habitat use, and home ranges of sympatric canids in central Brazil. *Journal of Mammalogy*, 83(4): 925–933.
- Kamino, L. H. Y.; J. R. Stehmann; S. Amaral; P. De Marco; J. T. F. Rangel; M. F. de Siqueira; R. De Giovanni & J. Hortal, 2012. Challenges and perspectives for species distribution modelling in the neotropics. *Biology Letters*, 8:324-326.
- Kawashima, R. S.; M. Ferreira de Siqueira & J. E. Mantovani, 2007. Dados do monitoramento da cobertura vegetal por NDVI na modelagem da distribuição geográfica potencial do lobo-guará (*Chrysocyon bracyurus*). Anais XIII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto, Florianópolis, Brasil, 3983-3990.
- Kleiman, D. G., 1972. Social behavior of the maned wolf (*Chrysocyon bracyurus*) and Bush dog (*Speothos venaticus*): study in contrast. *Journal of Mammalogy*, 53 (4): 791-806.
- Kozak, J. H. & J. J. Wiens, 2006. Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution*, 60:2604-2621.
- Langguth, A., 1975. Ecology and evolution in the South American Canids. En: *The Wild Canids. Their Systematics, Behavioral Ecology and Evolution* (ed. Fox, M.W.), 192–206 pp. Van Nostrand. Reinhold, New York, USA.
- Lawton, J.H. 1995. Population dynamic principles. En: Lawton, J.H. & R.M. May (eds). 1995. *Extinction rates*. Oxford University Press; Oxford UK, 147-163 pp.
- Liu, C.; P. M. Berry; T. P. Dawson & R. G. Pearson, 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, 28: 385-393.
- Liu, C.; M. White & G. Newell, 2009. Measuring the accuracy of species distribution models: a review. 18th World IMACS / MODSIM Congress, Cairns, Australia.
- Lobo, J. M., 2000. ¿Es posible predecir la distribución geográfica de las especies basándonos en variable ambientales? Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PRIBES. Martín-Piera, F.; J. J. Morrone & A. Melic (eds.). ISBN: m3m : Monografías Tercer Milenio, SEA, Zaragoza,

- Lobo, J. M.; A. Jiménez-Valverde & R. Real, 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2): 145-151.
- Loiselle, B. A.; C. A. Howell; C. H. Graham; J. M. Goerck; T. Brooks; K. G. Smith & P.H. Williams, 2003. Avoiding pitfalls of using species distribution models in conservation planning. *Conservation Biology*, 17: 1591-1600.
- Lomolino, M. V. & R. Channell, 1995. Splendid isolation: patterns of geographic range collapse in endangered mammals. *Journal of Mammalogy*, 76: 335–347.
- Lomolino, M. V.; B. R. Riddle; R. J. Whittaker & J. H. Brown, 2010. *Biogeography*. Sunderland: Sinauer, 878 pp.
- Macfadem, M. K. & J. Marinho-Filho. 2002. Diet, habitat use and home ranges of sympatric Canids in Central, Brazil. *Journal of Mammalogy*, 83(4): 925-933.
- Mann, M. E.; R. S. Bradley & M. K. Hughes, 1998. Global-Scale Temperature Patterns and Climate Forcing over the past six centuries. *Nature*, 392: 779-787.
- Mann, M.E.; R. S. Bradley & M. K. Hughes, 1999. Northern Hemisphere Temperatures During the Past Millennium; Inferences, Uncertainties, and Limitations. *Geophysical Research Letters*, 26 (6): 759-762.
- Manel, S.; H. C. Williams & S. J. Ormerod, 2001. Evaluating presence– absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, 38: 921-931.
- Mannise, N.; M. Cosse; L. Repetto; M. R. Franco Berriel; J. E. Maldonado & S. González, 2012. Análisis genéticos sobre la presencia de Aguará guazú (Carnívora, Mammalia) en Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica de Uruguay (2ª época)*, 21(1-2): 30-38.
- Mantovani, J.E. 2001. Telemetria convencional e via satélite na determinação das áreas de vida de três espécies de carnívoros da região nordeste do estado de São Paulo. Tese de doutorado, Universidade Federal de São Carlos, SP. 118 pp
- Marco Junior, P. & M. Ferreira, 2009. Como determinar a distribuição potencial de espécies sob uma abordagem conservacionista? *Megadiversidade* 5(1-2): 65-76.

- Martínez, N, 2010. Apuntes sobre modelación de nichos ecológicos. Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, del Instituto de Ecología de la UNAM.
- Massara, R.; A. M. de Oliveira Paschoal; A. Hirsch & A. Garcia Chiarello, 2012. Diet and habitat use by maned wolf outside protected areas in eastern Brazil. *Tropical Conservation Science*, 5 (3):284-300.
- Mateo, R. G.; Á. M. Felicísimo & J. Muñoz, 2011. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 217-240.
- Medel, R. G. & F. Jaksic, 1988. Ecología de los cánidos sudamericanos: una revisión. *Revista Chilena de Historia Natural*, 61: 67-79.
- Mercado, N. I. & R. B. Wallace, 2010. Distribución de primates en Bolivia y áreas prioritarias para su conservación. *Journal Tropical Conservation Science*, 3 (2) : 200-217.
- Miatello, R. & V. Cobos, 2008. Nuevos aportes sobre la distribución del aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*) Carnívora: Canidae) en las provincias de Córdoba y Santiago del Estero, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 15(2):209-213.
- Miller, G.T, 1992. *Living in the environment, an introduction to environmental science*. Wadsworth Publishing Co., Belmont, California.
- Mones, A. & J. Olazarri, 1990. Confirmación de la existencia de *Chrysocyon bracyurus* (Illiger) en el Uruguay (Mammalia: Carnívora: Canidae). *Comunicaciones zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 74 (7): 1-6.
- Morrone, J. J., 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T–Manuales & Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza, 148 pp.
- Morrone, J. J, 2009. *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press.
- Motta-Junior, J. C., 2000. Variação temporal e seleção de presas na dieta do lobo-guará, *Chrysocyon brachyurus* (Mammalia: Canidae), na Estação Ecológica de Luiz Antônio, SP. En: Estação Ecológica de Jataí (eds. Santos, J.E. & J.S.R. Pires), Vol. I, pp. 331–346. RIMA Editora, São Carlos, Brazil.

- Motta-Junior, J. C. & K. Martins, 2002. The frugivorous diet of the Maned Wolf, *Chrysocyon brachyurus*, in Brazil: ecology and conservation. (En: Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. Levey, D. J.; W. R. Silva & M. Galetti, eds). CABI Publishing, Wallingford: 291–303.
- Motta-Junior, J. C.; S. A. Talamoni; J. A. Lombardi & K. Simokomaki, 1996. Diet of the maned wolf, *Chrysocyon brachyurus*, in Central Brazil. *Journal of Zoology London*, 240: 277-284.
- Muñoz, A. R & R. Real, 2006. Assessing the potential range expansion of the exotic monk parakeet in Spain. *Diversity and Distributions*, 12:656–665.
- Muñoz, A. R.; R. Real; A. M. Barbosa & J. M. Vargas, 2005. Modelling the distribution of Bonelli's eagle in Spain: implications for conservation planning. *Diversity and Distributions*, 11: 477–486.
- Naoki, K.; M. I. Gómez; R. P. López; R. I. Meneses & J. Vargas, 2006. A comparison of species distribution models to predict wildlife's potential distribution in Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 41(1): 65-78.
- Nicholls, A. O., 1989. How to Make Biological Surveys Go Further with Generalised Linear Models. *Biological Conservation*, 50: 51-75.
- Nielsen, C; P. Hartvig & J. Kollmann, 2008. Predicting the distribution of the invasive alien *Heracleum mantegazzianum* at two different spatial scales. *Diversity and Distributions* 14:307–317.
- Pando, B. B. & J. Peñas de Giles, 2007. Aplicación de modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el sureste de la península Ibérica. *GeoFocus*, 7: 100-119.
- Paula, R.; P. Medici & R. Gonçalves Morato, 2008. Plano de ação para conservação do lobo-guará. Análise de Viabilidade Populacional e Hábitat (PHVA), Brasília, IBAMA.
- Pautasso, A. A, 2009. Estado de conocimiento y conservación del aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*) en la provincia de Santa Fe, Argentina. *Biológica* 11.
- Pearce, J. & D. B. Lindenmayer, 1998. Bioclimatic analysis to enhance reintroduction biology of the endangered helmeted honeyeater (*Lichenostomus melanops cassidix*) in southeastern Australia. *Restoration Ecology*, 6: 238-243.

- Pearson, R. G. 2007. Species Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners. Synthesis. American Museum of Natural History. Disponible en <http://ncep.amnh.org>.
- Pearson, R. G. & T. P. Dawson, 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology y Biogeography*, 12: 361–371.
- Peterson, A. T., 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology*, 78: 419-433.
- Peterson, A. T.; S. L. Egbert; V. Sánchez-Cordero & K. P. Price, 2000. Geographic analysis of conservation priority: endemic birds and mammals in Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 93: 85-94.
- Peterson, A. T.; M. Pape & M. Eaton, 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: A comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, (30): 550-560.
- Peterson, A. T.; J. Soberón; R. G. Pearson; R. P. Anderson; E. Martínez-Meyer; M. Nakamura & M. B. Araújo, 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, Princeton.
- Phillips, S. J.; M. Dudík & R. E. Schapire, 2004. A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling. *Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning*, 655-662 pp.
- Phillips, S. J; R. P. Anderson & R. E. Schapire, 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231–259.
- Pimm, S. L.; H. L Jones & J. Diamond, 1988. On the risk of extinction. *The American Naturalist*, 132(6):757-785.
- Pliscoff, P. & T. Fuentes-Castillo, 2011. Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande*, 48: 61-79.
- Pope, V. D.; M. L. Gallani; P. R Rowntree & R. A. Stratton, 2000. The impact of new physical parametrizations in the Hadley Centre climate model - HadAM3. *Climate Dynamics*, 16: 123-146.

- Prevosti, F. J.; M. Bonomo & E. P. Tonni, 2004. La distribución de *Chrysocyon brachyurus* (Illiger, 1811) (Mammalia: Carnivora: Canidae) durante el Holoceno en la Argentina: implicancias paleoambientales. *Mastozoología Neotropical/Journal of Neotropical Mammalogy*, 11(1):27-43.
- Queirolo, D. & J. C. Motta - Junior, 2007. Prey availability and diet of maned wolf in Serra da Canastra National Park, southeastern Brazil. *Acta Theriologica*, 52 (4): 391–402.
- Queirolo, D.; J. R. Moreira; L. Soler; L. H. Emmons; F. H.G. Rodrigues; A. A. Pautasso; J. L. Cartes & V. Salvatori, 2011. Historical and current range of the Near Threatened maned wolf *Chrysocyon brachyurus* in South America. *Oryx*, 45(2): 296–303.
- R Core Team, 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0}, <http://www.R-project.org>
- Real, R.; A. M. Barbosa; D. Porras; M. S. Kin; A. L. Márquez; J. C. Guerrero; L. J. Palomo; E. R. Justo & J. M. Vargas, 2003. Relative importance of environment, human activity and spatial situation in determining the distribution of terrestrial mammal diversity in Argentina. *Journal of Biogeography*, 30: 939–947.
- Real, R.; A. M. Barbosa & J. M. Vargas, 2006. Obtaining environmental favourability functions from logistic regression. *Environmental and Ecological Statistics*, 13: 237-245.
- Richard, E.; A. Giraudo & C. Abdal, 1999. Confirmación de la presencia del aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*, Mammalia: Canidae) en la provincia de Santiago del Estero, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana*, 45:155–156.
- Richardson, D. M. & R. Whittaker, 2010. Conservation biogeography-foundations, concepts and challenges. *Diversity and Distributions*, 16 (3): 313-320.
- Rodden, M.; F. H. G. Rodrigues & S. Bestelmeyer, 2004. Maned wolf *Chrysocyon brachyurus* (Illiger, 1815). En: *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan* (eds. Sillero-Zubiri, C.; M. Hoffmann & D.W. Macdonald), pp. 38–43. IUCN/Species Survival Commission Canid Specialist Group. Gland, Switzerland, & Cambridge, UK.
- Rodden, M.; F. Rodrigues & S. Bestelmeyer, 2008 *Chrysocyon brachyurus*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org>.

- Rodrigues, F.H.G., 2002. Biologia e Conservação do lobo-guará na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF. Tesis de doctorado. Universidade Estadual de Campinas, SP. ix + 96 pp.
- Rodrigues, F. H. G.; A. Hass; A. C. R. Lacerda; R. L. S. C. Grando; M. A. Bagno; A. M.R. Bezerra & W. R. Silva., 2007. Feeding habits of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) in the Brazilian Cerrado. *Mastozoología Neotropical*, 14(1): 37-51.
- Roeckner, E.; G. Bäuml; L. Bonaventura; R. Brokopf; M. Esch; M. Giorgetta; S. Hagemann; I. Kirchner; L. Kornblueh; E. Manzini; A. Rhodin; U. Schlese; U. Schulzweida & A. Tompkins, 2003. The atmospheric general circulation model ECHAM5, Part I. Max-Planck-Institut für Meteorologie Bundesstrasse, Hamburg, Germany
- Rojas, A. B.; I. Cotilla; R. Real & L. J. Palomo, 2001. Determinación de las áreas probables de distribución de los mamíferos terrestres en la provincia de Málaga. *Galemys*, 13: 217-229.
- Romo, H.; P. Sanabria & E. García-Barros, 2012. Predicción de los impactos del cambio climático en la distribución de lepidópteros del género *Boloria* Moore, 1900 en la Península Ibérica (Lepidoptera: Nymphalidae). *SHILAP Revista de lepidopterología*, 40(158): 1-20.
- Rumiz, D. & L. A. Sainz, 2002. Estimación del hábitat útil y la abundancia potencial del lobo de crin o borochi (*Chrysocyon brachyurus*) en Hunchca, Santa Cruz, Bolivia. *Revista boliviana de Ecología y conservación ambiental*, 11: 3–16.
- Santos, E. F.; E. Z. F. Setz & N. Gobbi, 2003. Diet of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and its role in seed dispersal on a cattle ranch in Brazil. *Journal of Zoology*, 260: 203–208.
- Seoane, J. & J. Bustamante, 2001. Modelos predictivos de la distribución de especies: Una revisión de sus limitaciones. *Ecología*, 15:9-21.
- Silva, J.A.S., 1994. Lobo-guará *Chrysocyon brachyurus*. En: Livro vermelho dos mamíferos brasileiros ameaçados de extinção (eds. Fonseca, G.A.B; A.B. Rylands; C.R.M. Costa; R.B. Machado & Y.L.R. Leite), pp. 281–288. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte, Brazil.

- Silva, J. A. & S. A. Talamoni, 2003. Diet adjustments of maned wolves, *Chrysocyon brachyurus* (Illiger) (Mammalia, Canidae), subjected to supplemental feeding in a private natural reserve, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20:339-345.
- Silveira, L., 1999. Ecologia e conservação dos mamíferos carnívoros do Parque Nacional das Emas, Goiás. Tese de mestrado. Universidade Federal de Goiás, Goiás.
- Silveira, L.; M. Malzoni Furtado; N. Mumdim Tôrres; R. Sollmann; G. Uhl, & A. T. Jácomo, 2009. Maned Wolf Density in a Central Brazilian Grassland Reserve. *Journal of Wildlife Management*, 73(1):68-71.
- Soberón, J. & A. T. Peterson, 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1-10.
- Steffen, W.; A. Sanderson; J. Jäger; P.D. Tyson; I. Moore; P. A. Matson; K. Richardson; F. Oldfield; H. J. Schellnhuber; B. L. Turner & R. J. Wasson, 2004. *Global Change and the Earth System: A Planet under Pressure*. Springer, Heidelberg, Germany.
- Syphard, A. D. & J. Franklin, 2009. Differences in spatial predictions among species distribution modeling methods vary with species traits and environmental predictors. *Ecography*, 32: 907-918.
- Thomas, C. D.; C. A. R. Bulman & R. J Wilson, 2008. Where within a geographical range do species survive best? A matter of scale. *Insect Conservation and Diversity*, 1: 2–8.
- Torres, R.; J. P. Jayat & S. Pacheco, 2013. Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope and conservation of the Maned Wolf (*Chrysocyon brachyurus*). *Mammalian Biology*, 78(1):41-49.
- Towns, D. R. & C. H. Daugherty, 1994. Patterns of range contractions and extinctions in the New Zealand herpetofauna following human colonisation. *New Zealand Journal of Zoology*, 21: 325-339.
- Tracy, C. R. & T. L. George, 1992. On the determinants of extinction. *American Naturalist*, 139: 102–122.

- Trolle, M; A. J. Noss; E. Lima & J. C. Dalponte, 2007. Camera-trap studies of maned wolf density in the Cerrado and the Pantanal of Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 16:1197–1204.
- Vitousek, P.M, 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology*, 75(7): 1861-1876.
- Wang, Y.; B. Xie; F. Wan; Q. Xiao & L. Dai, 2007. The Potential Geographic Distribution of *Radopholus similis* in China. *Agricultural Sciences in China*, 6(12): 1444-1449.
- Zhonglin, X.; Z. Chuanyan & F. Zhaodong, 2009. A study of the impact of climate change on the potential distribution of Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) in Qilian Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, 29: 278–285.
- Zurell, D.; J. Elith & B. Schröder, 2012. Predicting to new environments: tools for visualizing model behaviour and impacts on mapped distributions. *Diversity and Distributions*, 18:628–634.

Anexo I

Tabla 1. Tipo de información, país, fuente de información y organismos gubernamentales de donde fueron obtenidos los datos de números de habitantes, densidad poblacional y superficie cultivada, para la construcción de parte de la información correspondiente al factor antrópico.

Datos	País	Bibliografía	Publicado por
Número de habitantes y densidad poblacional	Uruguay	Uruguay en cifras, 2011	Instituto Nacional de Estadística
Superficie cultivada	Uruguay	Uruguay en cifras, 2011	Instituto Nacional de Estadística
Número de habitantes y densidad poblacional	Brasil	Censo poblacional del 2010	Instituto Brasileiro de Geografía y Estadística
Superficie cultivada	Brasil	Censo agropecuario del 2006	Instituto Brasileiro de Geografía y Estadística
Número de habitantes y densidad poblacional	Argentina	Censo nacional de poblaciones, hogares y viviendas del 2010	Instituto Nacional de Estadística y Censos
Superficie cultivada	Argentina	Censo nacional agropecuario del 2008	Instituto Nacional de Estadística y Censos
Número de habitantes y densidad poblacional	Paraguay	Proyección poblacional por departamento y distrito 2000-2015	Dirección General de Estadística, Encuesta y Censos
Superficie cultivada	Paraguay	Censo agropecuario del 2008	Dirección de censo y estadística agrarias

Tabla 2. Factores, tipo de dato, origen de la información y sus correspondientes páginas web de donde se obtuvieron los datos para la producción de las variables que conforman el factor climático y geográfico, y distancias a rutas del factor antrópico.

Factor	Datos	Programa u organismo	Página web
Antrópico	Rutas	Aeroterra	http://www.aeroterra.com
	Rutas	Geo-Sur	http://www.geosur.info
	Rutas	Diva-Gis	http://www.diva-gis.org/gdata
Climático	19 variables bioclimáticas (1950-2000) y futuras (2050)	Worldclim	http://biogeو.berkeley.edu/worldclim/worldclim.html
Geográfico	Inclinación	Science for a changing world (USGS)	http://www.eros.usgs.gov
	Altitud	Diva-Gis	http://www.diva-gis.org/gdata

Anexo II

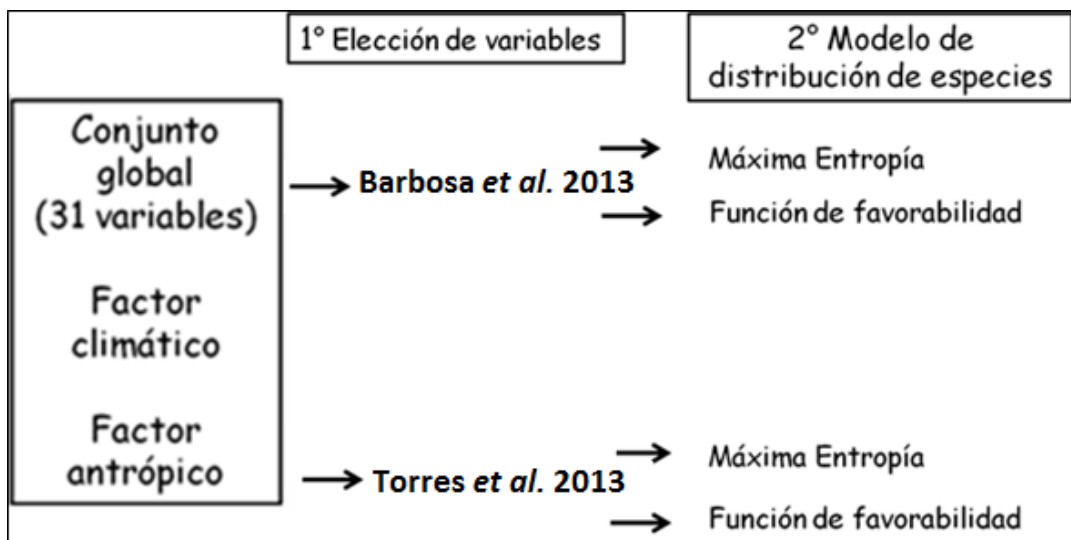


Figura 1. Procedimiento llevado a cabo con tres de los cuatro conjuntos de variables, conjunto global, factor climático y factor antrópico. En primer lugar se efectúa la elección de las variables utilizando ambas metodologías, para luego realizar los modelos de distribución de especies para ambos algoritmos, Máxima Entropía y Función de favorabilidad.

Anexo III

Tabla 1. Variables excluidas siguiendo la metodología propuesta por Barbosa *et al.* (2013) para cada uno de los modelos realizados.

	Modelo Global	Modelo climático	Modelo geográfico	Modelo antrópico
Variable Excluida por FDR	bio_3 d_pob	bio_3		d_pob
Variable no significativa para ANOVA	d_10 bio_14 bio_13 bio_4 bio_2 bio_7	bio_19 bio_16 bio_2 bio_8 bio_7	alt_ran	

Tabla 2. Variables excluidas siguiendo la metodología propuesta por Torres *et al.* (2013). A las variables del factor geográfico, no se le aplicó esta metodología por contar con un bajo número de variables.

	Modelo global	Modelo climático
Bajo porcentaje de contribución en la construcción de los modelos	bio_3	bio_2 bio_14
Variable Excluidas por el índice de Sperman	bio_1 bio_3 bio_6 bio_7 bio_8 bio_11 bio_12 bio_13 bio_14 bio_15 bio_16 bio_17	bio_6 bio_7 bio_8 bio_10 bio_11 bio_12 bio_13 bio_14 bio_15 bio_16 bio_19

Tabla 3. Listado de las variables consideradas y sus códigos, seleccionadas por el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013) y utilizadas para los modelos globales con los algoritmos (Función de Favorabilidad y Máxima Entropía).

Modelo	Variable	Código
Antrópico	Distancia a ruta primaria (m)	r_prim
	Distancia a ruta secundaria (m)	r_sec
	Distancia a ruta terciaria (m)	r_ter
	Distancia a un centro urbano de más de 10.000 habitantes (m)	d_10
	Distancia a un centro urbano de entre 10.000 y 100.000 habitantes (m)	d_100
	Distancia a un centro urbano de más de 100.000 habitantes (m)	d_m_100
	Porcentaje de superficie cultivada (%)	sup_cul
Geográfico	Altitud media (m)	alt_me
	Inclinación media	inc_me
	Rango de inclinación	inc_ran
Climático	Temperatura media anual (°C)	bio_1
	Estacionalidad de temperatura (desvío estándar *100)	bio_4
	Temperatura máxima del mes más cálido (°C)	bio_5
	Temperatura mínima del mes más frío (°C)	bio_6
	Temperatura media del trimestre más seco (°C)	bio_9
	Temperatura media del trimestre más cálido (°C)	bio_10
	Temperatura media del trimestre más frío (°C)	bio_11
	Precipitación anual (mm)	bio_12
	Precipitación del mes más lluvioso (mm)	bio_13
	Precipitación del mes más seco (mm)	bio_14
	Estacionalidad de precipitación	bio_15
	Precipitación del trimestre más seco (mm)	bio_17
	Precipitación del trimestre más cálido (mm)	bio_18

Tabla 4. Listado de las variables consideradas y sus códigos, seleccionadas por el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013) y utilizadas para los modelos globales con los algoritmos (Función de Favorabilidad y Máxima Entropía).

Factor	Variable	Código
Antrópico	Densidad de población (ind/km-2).	den_pob
	Distancia a ruta primaria (m)	r_prim
	Distancia a ruta secundaria (m)	r_sec
	Distancia a ruta terciaria (m)	r_ter
	Distancia a un centro urbano de más de 10.000 habitantes (m)	d_10
	Distancia a un centro urbano de entre 10.000 y 100.000 habitantes (m)	d_100
	Distancia a un centro urbano de más de 100.000 habitantes (m)	d_m_100
	Porcentaje de superficie cultivada (%)	sup_cul
Geográfico	Altitud media (m)	alt_me
	Rango de altitud (m)	alt_ran
	Inclinación media	inc_me
	Rango de inclinación	inc_ran
Climático	Rango medio diario (media mensual (temperatura Max. -temperatura min))	bio_2
	Estacionalidad de temperatura (desvío estándar *100)	bio_4
	Temperatura máxima del mes más cálido (°C)	bio_5
	Temperatura media del trimestre más seco (°C)	bio_9
	Temperatura media del trimestre más cálido (°C)	bio_10
	Precipitación del trimestre más cálido (mm)	bio_18
	Precipitación del trimestre más frío (mm)	bio_19

Tabla 5. Listado de las variables consideradas y sus códigos, seleccionadas por el protocolo propuesto por Barbosa *et al.* (2013) y utilizadas para los modelos climáticos con los algoritmos (Función de Favorabilidad y Máxima Entropía).

Factor	Variable	Código
Climático	Temperatura media anual (°C)	bio_1
	Estacionalidad de temperatura (desvío estándar *100)	bio_4
	Temperatura máxima del mes más cálido (°C)	bio_5
	Temperatura mínima del mes más frío (°C)	bio_6
	Temperatura media del trimestre más seco (°C)	bio_9
	Temperatura media del trimestre más cálido (°C)	bio_10
	Temperatura media del trimestre más frío (°C)	bio_11
	Precipitación anual (mm)	bio_12
	Precipitación del mes más lluvioso (mm)	bio_13
	Precipitación del mes más seco (mm)	bio_14
	Estacionalidad de precipitación	bio_15
	Precipitación del trimestre más seco (mm)	bio_17
	Precipitación del trimestre más cálido (mm)	bio_18

Tabla 6. Listado de las variables consideradas y sus códigos, seleccionadas por el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013) y utilizadas para los modelos climáticos con los algoritmos (Función de Favorabilidad y Máxima Entropía).

Factor	Variable	Código
Climático	Temperatura media anual (°C)	bio_1
	Isotermalidad (bio_2/bio_7) (* 100)	bio_3
	Estacionalidad de temperatura (desvío estándar *100)	bio_4
	Temperatura máxima del mes más cálido (°C)	bio_5
	Temperatura media del trimestre más seco (°C)	bio_9
	Precipitación del trimestre más seco (mm)	bio_17
	Precipitación del trimestre más cálido (mm)	bio_18

Tabla 7. Listado de las variables del modelos globales de circulación ECHAM5 y sus códigos, seleccionadas por el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013) y utilizadas para las proyecciones futuras.

Variable	Código
Altitud	alt
Isotermalidad (bio_2/bio_7) (* 100)	bio_3
Estacionalidad de temperatura (desvío estándar *100)	bio_4
Temperatura media de la zona más húmeda (°C)	bio_8
Temperatura media del trimestre más seco (°C)	bio_9
Temperatura media del trimestre más frío (°C)	bio_11
Estacionalidad de precipitación	bio_15
Precipitación del trimestre más seco (mm)	bio_17
Precipitación del trimestre más cálido (mm)	bio_18

Tabla 8. Listado de las variables del modelos globales de circulación HadCm3 y sus códigos, seleccionadas por el protocolo propuesto por Torres *et al.* (2013) y utilizadas para las proyecciones futuras.

Variable	Código
Altitud	Alt
Isotermalidad (bio_2/bio_7) (* 100)	bio_3
Estacionalidad de temperatura (desvío estándar *100)	bio_4
Temperatura media del trimestre más cálido (°C)	bio_10
Temperatura media del trimestre más frío (°C)	bio_11
Precipitación del trimestre más seco (mm)	bio_17
Precipitación del trimestre más cálido (mm)	bio_18

Anexo IV

Tabla 1. Variables con mayor grado de contribución al modelo global realizado con las variables seleccionadas por la metodología propuesta por Barbosa *et al.* (2013), para el algoritmo de Máxima Entropía las variables se presentan junto a su porcentaje correspondiente y para el algoritmo Función de Favorabilidad, las variables fueron ordenadas de mayor a menor significancia para el ANOVA realizado, con $p > 0,01$.

Función de favorabilidad	Máxima Entropía	
Variable	Variable	% de contribución
sup_cul	bio_18	20.4
inc_me	bio_16	14
bio_11	bio_5	10.5
bio_12	sup_cul	10.5
r_sec	bio_9	9.4
bio_16	bio_6	6.8
bio_1	bio_12	6.1
bio_19	alt	6

Tabla 2. Variables con mayor grado de contribución para el modelo global realizado con las variables seleccionadas por la metodología propuesta por Torres *et al.* (2013), para el algoritmo de Máxima Entropía, las variables se presentan junto a su porcentaje correspondiente y el algoritmo Función de Favorabilidad, las variables fueron ordenadas de mayor a menor significancia para el ANOVA realizado, con $p > 0,01$.

Función de favorabilidad	Máxima Entropía	
Variable	Variable	% de contribución
bio_18	bio_18	33.9
inc_me	bio_9	11.1
den_pob	bio_19	10.7
bio_4	bio_4	10.2
bio_5	altitud	10
bio_9	den_pob	9.3

Tabla 3. Variables con mayor grado de contribución para el modelo climático realizados con las variables seleccionadas por la metodología propuesta por Barbosa *et al.* (2013), para el algoritmo de Máxima Entropía las variables se presentan junto a su porcentaje correspondiente y el algoritmo Función de Favorabilidad, las variables fueron ordenadas de mayor a menor significancia para el ANOVA realizado, con $p > 0,01$.

Función de Favorabilidad	Máxima Entropía	
Variable	Variable	% de contribución
bio_13	bio_18	41.1
bio_1	bio_11	13.5
bio_14	bio_5	11.3
bio_17	bio_12	10.4
bio_11	bio_4	8.7
bio_12	bio_17	5.1

Tabla 4. Variables con mayor grado de contribución para el modelos climáticos realizados con las variables seleccionadas por la metodología propuesta por Torres *et al.* (2013), para el algoritmo de Máxima Entropía las variables se presentan junto a su porcentaje correspondiente y el algoritmo Función de Favorabilidad, las variables fueron ordenadas de mayor a menor significancia para el ANOVA realizado, con $p > 0,01$.

Función de favorabilidad	Máxima Entropía	
Variable	Variable	% de contribución
bio_1	bio_18	46
bio_4	bio_5	13.9
bio_3	bio_17	13.1
bio_18	bio_4	13
bio_9	bio_9	10.7

Tabla 5. Contribución de cada variable, seleccionada por procedimiento propuesto por Barbosa *et al.* (2013), para los modelos globales de circulación HadCm3 y ECHAM5 en las proyecciones climáticas futuras. Para el algoritmo de Máxima Entropía las variables se presentan junto a su porcentaje correspondiente. Para el algoritmo Función de Favorabilidad las variables fueron ordenadas de mayor a menor significancia para el ANOVA realizado, con $p > 0,01$.

ECHAM5			HadCM3		
Función de Favorabilidad	Máxima Entropía		Función de Favorabilidad	Máxima Entropía	
Variable	Variable	% de contribución	Variable	Variable	% de contribución
bio_6	bio_4	43	bio_13	bio18	28.7
bio_12	bio_18	24	bio_19	bio3	24.1
bio_16	bio_11	13.1	bio_12	bio4	23.6
alt	bio_6	8.7	bio_16	bio11	9.3
bio_7	alt	5.2	bio_4	alt	4.5
bio_1	bio17	3.7	bio_17	bio17	2.7
bio_4	bio9	0.8	alt	bio6	2.7
bio_18	bio8	0.6	bio_8	bio9	2.4
bio_10	bio5	0.4	bio_7	bio8	0.5
bio_14	bio13	0.3	bio_1	bio1	0.4
bio_19	bio7	0.1	bio_10	bio12	0.4
bio_17	bio19	0.1	bio_14	bio14	0.3

Tabla 6. Contribución de cada variable, seleccionada por procedimiento propuesto por Torres *et al.* (2013), para los modelos globales de circulación HadCm3 y ECHAM5 en las proyecciones climáticas futuras. Para el algoritmo de Máxima Entropía las variables se presentan junto a su porcentaje correspondiente. Para el algoritmo Función de Favorabilidad las variables fueron ordenadas de mayor a menor significancia para el ANOVA realizado, con $p > 0,01$.

ECHAM5			HadCM3		
Función de favorabilidad	Variable	% de contribución	Función de favorabilidad	Variable	% de contribución
bio_11	bio_4	27.3	bio_11	bio18	31.2
bio_15	bio_18	23.5	bio_10	bio3	29
bio_9	bio_11	19.6	bio_4	bio4	17.7
bio_17	bio_3	18.9	alt	bio11	14.4
bio_18	alt	6.2	bio_17	alt	5.4
alt	bio15	2.6		bio17	2.1
bio_8	bio9	0.9		bio10	0.1
bio_17	bio17	0.8			
	bio8	0.3			

