

¿Son útiles los modelos de distribución realizados a gran escala para determinar la variación en la abundancia local de especies emblemáticas? El caso del Parque Nacional Iguazú

Are distribution models carried out on a large scale useful in determining the variation of local density of emblematic species? The case of Iguazú National Park

Guillermo E. Gil^{1,2}, Jorge M. Lobo¹

Resumen

Objetivo: Examinar si existe una relación entre los valores de favorabilidad ambiental estimados utilizando modelos de distribución y datos de presencia tomados a lo largo de todo el área de distribución de distintas especies de mamíferos y las abundancias locales de las especies. **Metodología:** Se obtuvieron datos de abundancia estandarizados para 9 mamíferos presentes en el Parque Nacional Iguazú y se modelizaron las distribuciones potenciales para relacionar ambas variables, gráficamente y contrastando estadísticamente con un modelo nulo. **Resultados:** El conjunto total de los valores de favorabilidad calculados y las abundancias de todas las especies resultaron estar positivamente correlacionados, aunque muestran una relación triangular. Es decir, valores bajos de favorabilidad se asocian con abundancias bajas, pero valores altos de favorabilidad pueden asociarse con valores altos o bajos de abundancia. **Conclusiones:** El uso de estos modelos permite estimar la abundancia máxima que puede alcanzar una especie en una localidad. Como consecuencia, resulta arriesgado conceder importancia en conservación a las áreas aparentemente más favorables porque estas pueden albergar abundancias poblaciones reducidas. Sin embargo, como no suelen encontrarse abundancias medias y altas en aquellos enclaves con bajos valores de favorabilidad, estos modelos permitirían discriminar los lugares con menores posibilidades de albergar poblaciones importantes. Ello permitiría dotar de cierta utilidad a los resultados de estos modelos, ayudando a dirigir las actividades más impactantes o limitar los esfuerzos especiales de conservación cuando se carece de datos locales fiables.

Palabras clave: Argentina, Bosque atlántico, Conservación, Favorabilidad ambiental, Mamíferos.

Abstract

Objective: This study explores the relationship between local abundances and environmental suitability values estimated using distribution models carried out with occurrence data coming from the complete distributional range of species. **Methodology:** The standardized abundance values of 9 mammals in the National Park Iguazú are calculated by field work and their suitability values for the same localities estimated using climatic variables as predictors, and occurrences obtained across the complete distributional range of each species. The relationship between suitability and abundance values is represented graphically and statistically tested against a null model. **Results:** When the data for all species are pooled together, a positive correlation between suitability and abundance values is detected, although this relationship is triangular. In other words, low suitability values are associated with low abundances, but high suitability values can be obtained for localities with both high and low abundances. **Conclusions:** The use of distribution models allows estimating the maximum abundance reached by a species in a locality. Thus, it is risky in conservation to give importance to the apparently more favorable areas. However, as high abundances are not found in those localities with low favorability values, these models allow identifying those places

¹ Departamento de Biogeografía y Cambio Global, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Madrid, España. e-mail: gilycarbo@yahoo.com.ar

² Delegación Regional de Nordeste Argentino (NEA) y Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales (CIES), Administración de Parques Nacionales, Iguazú, Misiones, Argentina. e-mail: mcnj117@mncn.csic.es

Fecha recepción: Mayo 20, 2017 Fecha aprobación: Julio 11, 2017 Editor Asociado: Mantilla-Meluk H

with a low probability to accommodate large populations. This result would provide some value to the output values of these models helping to focus the most impactful activities or limiting conservation efforts when reliable local data are lacking.

Keywords: Argentina, Atlantic forest, Conservation, Environmental suitability, Mammals.

Introducción

El conocimiento de las áreas de distribución geográfica de las especies es una cuestión central en biología, tanto desde un punto de vista teórico como aplicado (Brown y Lomolino 1998). El incremento en la capacidad de computación, el desarrollo de software capaz de manejar grandes bases de datos georreferenciadas y la creación de redes mundiales de comunicación, ha permitido el surgimiento en los últimos años de diferentes iniciativas destinadas a compilar, visualizar y analizar datos masivos de información sobre la distribución de las especies. Sin embargo, a pesar de estos avances, los datos de distribución disponibles son siempre parciales y sesgados (Isaac y Pocock 2015). Para superar estas limitaciones, en las dos últimas décadas han adquirido un gran auge los denominados modelos de distribución de especies y/o modelos de nicho ecológico (Lobo *et al.* 2010). Se trata, en esencia, de utilizar información georreferenciada sobre los datos de presencia conocidos de las especies, conjuntamente con variables ambientales que actúan como predictores, a fin de elaborar modelos que estimen el grado de adecuación ambiental de las diferentes localidades de un territorio para la presencia potencial o real de las especies (Peterson *et al.* 2011). En este trabajo se referirá a este conjunto de técnicas con la denominación genérica de modelos de distribución.

Es notable la diversidad de métodos existentes para modelizar la distribución y el nicho de las especies (Peterson *et al.* 2011). En muchos casos, estos modelos generan valores continuos que se interpretan como favorabilidad ambiental relativa, es decir: a mayores valores, mejores serían las condiciones ambientales para la presencia de la especie. Sin embargo, para poder hacer esta interpretación es necesaria la existencia de una relación positiva entre esta favorabilidad calculada y medidas independientes que estén directamente relacionadas con la aptitud biológica

(*fitness*) o la abundancia poblacional; la existencia de esta relación dotaría de un mayor valor y utilidad a los modelos de distribución (Jiménez-Valverde 2011). Existen pocos trabajos que hayan explorado esta cuestión y los disponibles no son unánimes en los resultados. Por una parte, Jiménez-Valverde *et al.* (2009), Yañez-Arenas *et al.* (2012) y trabajos citados allí, no encontraron un patrón general de correlación entre la favorabilidad y la abundancia. Estos autores concluyen que los factores que determinan la presencia de las especies podrían ser parcialmente distintos a los que determinan la abundancia y que hay que ser precavidos en el uso de las favorabilidades derivadas de este tipo de modelos. Yañez-Arenas *et al.* (2012), Escalante y Martínez Meyer (2013) y Martínez-Meyer *et al.* (2013) encuentran, sin embargo, que la distancia multidimensional al centroide del nicho ecológico de una especie posee una relación inversa con la densidad o abundancia en varios grupos vertebrados, siendo esta distancia capaz de representar las abundancias siempre y cuando la frecuencia de los puntos de colecta refleje la frecuencia de aparición de la especie (Yañez-Arenas *et al.* 2014). Por otra parte, VanDerWal *et al.* (2009), Tôrres *et al.* (2012) y Gutiérrez *et al.* (2013) también encuentran una relación positiva entre favorabilidad y abundancia; en concreto, estos autores han mostrado que la relación es triangular, es decir, que la favorabilidad ambiental generada por estos modelos determinaría la abundancia máxima que las especies pueden alcanzar en una localidad (Figura 1), existiendo otros muchos factores no considerados que estarían condicionando la variación en la abundancia local. Por último, en un estudio reciente, Carrascal *et al.* (2015) constatan que los modelos producen valores de probabilidad que se relacionan significativamente mejor con las abundancias locales cuando se utilizan datos de presencia y ausencia fiables, pero, que incluso en esas circunstancias, la relación entre los valores predichos y las abundancias sigue siendo triangular.

Como la abundancia local es un parámetro que suele estar positivamente relacionado con la persistencia de las poblaciones (Magurran y Henderson 2003), sería muy útil para los administradores de recursos naturales locales disponer de una herramienta que, usando datos regionales fácilmente accesibles de una especie, pudiera servir para predecir la variación espacial en el tamaño de las poblaciones y, por tanto,

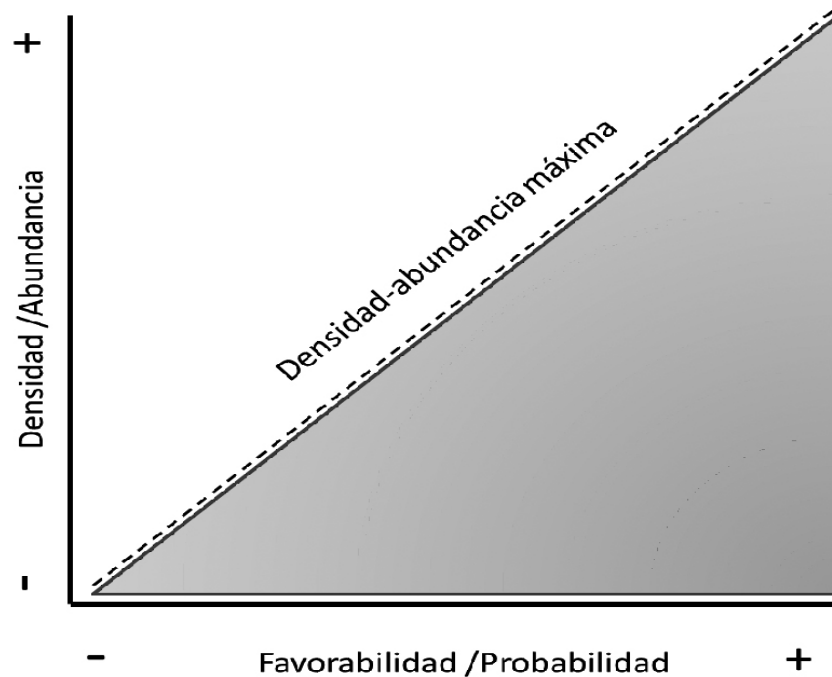


Figura 1. Esquema representando la relación entre los valores de favorabilidad o probabilidad obtenidos generalmente con los modelos de nicho ecológico y la densidad o abundancia locales observadas para una especie dada.

la abundancia relativa existente en su localidad o localidades de interés. No hay que olvidar que para evitar extinciones locales o facilitar el aprovechamiento humano de las especies silvestres, es necesario conocer la variación espacial y temporal de la abundancia en sus poblaciones (Taber y Oliver 1993, Brooks *et al.* 1997, IUCN 2008) y mantener bajo condiciones de protección estricta una o más poblaciones como medida precautoria de conservación (Rodrigues *et al.* 2000, Romo *et al.* 2007, Dudley 2008, Valenzuela-Galván *et al.* 2008).

Los datos analizados en este estudio proceden del Parque Nacional Iguazú (PNI) (Misiones, Argentina), un área protegida de la selva paranaense (o bosque atlántico del alto Paraná) que forma parte del complejo de la ecorregión del bosque atlántico. El PNI fue declarado Patrimonio Mundial de la Humanidad por la UNESCO en 1984 y forma parte de un corredor biótico transnacional junto a otras áreas protegidas de Brasil y Paraguay (Gil y Chebez 2001, Di Bitetti *et al.* 2003). La situación del bosque atlántico se ha clasificado como crítica y de alta prioridad, dentro de las 200 ecorregiones más amenazadas del planeta (Brooks *et al.* 2006). En Argentina, la situación de la selva paranaense también es considerada crítica. En el caso concreto del PNI, la conservación del bosque

atlántico se encuentra ante un nuevo desafío porque, desde el año 2005, este hábitat está sufriendo una gran presión antrópica, debida principalmente al más del millón de turistas que lo visitan cada año, con tendencia creciente, y a los servicios que demandan (Martín 2012). El PNI posee un Plan de Manejo que data de 1988 (Giúdice 1988), actualmente en proceso de actualización (Arias Valdecantos *et al.* 2017). Por el incremento en la presión turística, el aumento del tránsito de vehículos (Dirección Nacional de Vialidad, www.vialidad.gov.ar) y considerando la función clave del parque en la conservación de especies amenazadas y la voluntad de planificación del área, sería muy útil disponer de una herramienta con capacidad para estimar las zonas que potencialmente albergarían mayores abundancias poblacionales de especies de vertebrados emblemáticas para la conservación, a fin de poder evaluar el posible impacto negativo de los usos antes mencionados así como establecer de manera rápida medidas reguladoras. Si bien se trata de uno de los enclaves mejor estudiados de la provincia y la ecorregión, prácticamente no se poseen datos sobre la variación espacial de la abundancia local de la fauna de vertebrados dentro del PNI. Existen estudios que brindan un sólo dato de densidad calculada para todo el parque y únicamente para el tapir (*Tapirus terre-*

tris), el ocelote (*Leopardus pardalis*), el jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) (Di Bitetti *et al.* 2006, Paviolo *et al.* 2008, 2009, Cruz 2012); por tanto, se carece de información fiable sobre la variación en la abundancia poblacional de los mamíferos dentro del PNI. El objetivo principal de este trabajo consiste en dilucidar si existe una relación entre las estimaciones de abundancia local obtenidas en el PNI para 9 especies de mamíferos que están sometidas a algún grado de presión antrópica a escala regional y los valores de favorabilidad estimados mediante la técnica de modelización de las distribuciones más ampliamente utilizada.

Metodología

Área de estudio. El Parque Nacional Iguazú (676 km²) se encuentra ubicado en el extremo noroeste (-25.53°, -25.76° latitud / -54.15°, -54.56° longitud) de la provincia de Misiones (Argentina) (Figura 2).

El PNI no posee una estacionalidad climática muy marcada, no tiene una época de lluvias definida y la temperatura media invernal es sólo 6°C menor a la estival (Servicio Meteorológico Nacional, www.smn.gov.ar). El Parque fue creado en 1934 y posee

categorías de manejo muy restringidas, I y II de la UICN, que no permiten el uso extractivo, la actividad ganadera, ni los asentamientos humanos (Arias Valdecantos *et al.* 2017), condición que se cumple gracias a que este espacio posee un alto grado de vigilancia y control. Debido a estas condiciones, asumimos que las abundancias de la mayoría de los mamíferos en el PNI se encuentran en sus niveles naturales, con muy poca influencia antrópica.

Diseño de muestreo de campo. En el PNI se establecieron 11 unidades de muestreo seleccionadas entre las aproximadamente 36 cuadrículas de 0.04° de lado (alrededor de 19 km²) que existen en él (Figura 2). Las unidades elegidas fueron todas aquellas que geográficamente son capaces de albergar un transecto de 4 km de largo sobre un arroyo y otro de 4 km de largo sobre un camino de tierra. Estos transectos atravesaban, en algún sentido, casi la totalidad de la celda de unos 4.36 km de lado, lo que permitió una buena representación de las abundancias de las especies para cada unidad espacial. Fueron recorridos a pie una vez cada uno, siempre por el primer autor, durante el período que va desde enero de 2008 hasta mayo de 2010, registrando con GPS el recorrido y cada encuentro de un rastro (huella aislada o grupo

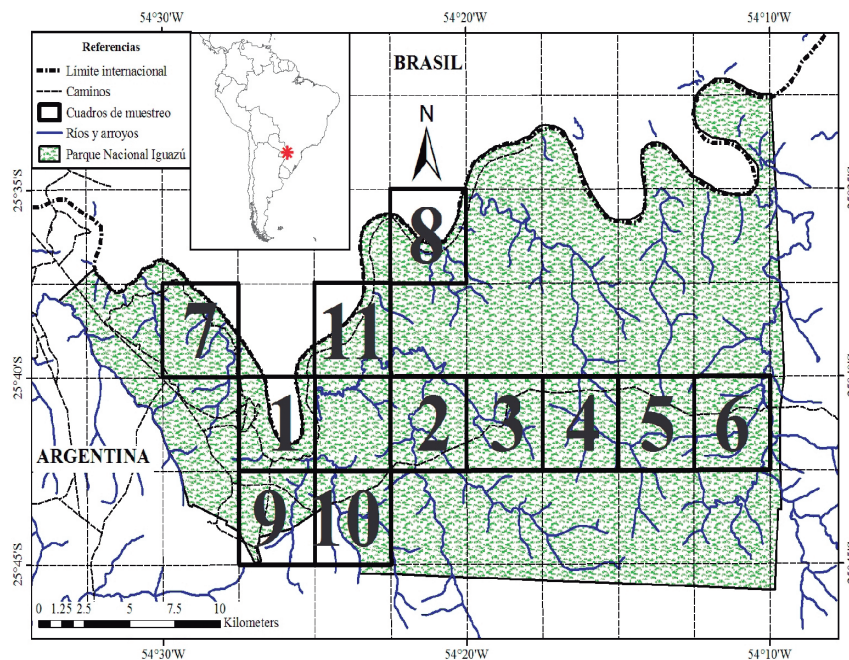


Figura 2. Área de estudio. Parque Nacional Iguazú y alrededores con una grilla de 0.04° de lado (aprox. 19 km²) resaltando los cuadros de los sitios de muestreo con su numeración.

ininterrumpido de huellas). Las huellas se determinaron utilizando bibliografía y por comparación con huellas de animales en cautiverio. Las huellas que ofrecieron dificultad en la determinación en campo fueron medidas y fotografiadas (o dibujadas) para, luego, analizarlas en gabinete; se descartaron las de identidad dudosa. Se procuró que los transectos tuvieran características similares de sustrato y visibilidad y se realizaron siempre, al menos, tres noches después de la última lluvia. La tasa de encuentro (número de encuentros/km) se consideró como una medida de la abundancia relativa de cada una de las especies (Reyna-Hurtado y Tanner 2007) con capacidad para ayudar en el monitoreo a largo plazo y la comparación entre diferentes áreas. Dependiendo de la eficiencia de los transectos para cada especie, se usaron sólo los datos de los caminos, de los arroyos o de ambos. Las especies analizadas fueron aquellas que aparecieron en más de la mitad (≥ 6) de las 11 cuadrículas consideradas y para las cuales se poseían, al menos, dos encuentros en cada cuadrícula. Con este criterio, los mamíferos estudiados fueron: *Dasyus novemcinctus* (armadillo de nueve bandas), *Procyon cancrivorus* (mapache cangrejero), *Mazama americana* (corzuela colorada), *Mazama nana* (corzuela enana), *Tayassu pecari* (pecarí de labios blancos), *Pecari tajacu* (pecarí de collar), *Tapirus terrestris* (tapir), *Dasyprocta azarae* (agutí de Azara) y *Cuniculus paca* (paca). El total de rastros encontrados fue de 1.829, el cual se redujo a 1.542 tras eliminar 7 transectos por ser ineficaces y 61 rastros debido a su identificación dudosa (Tabla 1).

Hay que destacar que las áreas de acción o campo de las especies consideradas (hasta 4.7 km², Keuroghlian *et al.* 2004, Medici 2010) son menores que la superficie de las unidades de muestreo utilizadas (~19 km²); la única excepción es el caso de *T. pecari* cuya área de actividad estimada es ligeramente mayor (unos 20.95 km², Keuroghlian *et al.* 2004). Debido a ello y a que los encuentros de rastros de las especies con mayores áreas de acción (pecaríes y tapir), cercanos a los límites de las unidades adyacentes de muestreo, fueron muy pocos (1% para pecaríes y 5% para tapir), asumimos en este trabajo que las tasas de encuentro estimadas constituyen conjuntos de información independientes y que el efecto borde es despreciable.

Datos de presencia. Los modelos de distribución

Tabla 1. Tasas de encuentro absolutas y abundancias estandarizadas de cada especie considerada para cada una de las 11 unidades de muestreo o cuadrículas de 0.04° estudiadas en el Parque Nacional Iguazú

	D.n		P.c		M.a		M.n		T.p		P.t		T.t		D.a		C.p		$\bar{X}A_E(N)$	
	$\bar{T}_i$	A_E	$\bar{T}_i$	A_E	$\bar{T}_i$	A_E	$\bar{T}_i$	A_E	$\bar{T}_i$	A_E	$\bar{T}_i$	A_E	$\bar{T}_i$	A_E	$\bar{T}_i$	A_E	$\bar{T}_i$	A_E	$\bar{T}_i$	A_E
1	2,25	0,10	0,25	0,03	0,13	0,05	10,75	0,98	2,13	0,94	0,50	0,15	13,75	0,25	1,75	0,70	0,25	0,00	0,36	(136)
2	0,25	0,01	4,75	0,58	0,50	0,18	11,00	1,00	0,50	0,22	3,25	1,00	13,00	0,24	0,25	0,10	2,50	0,23	0,40	(148)
3	0,75	0,03	8,25	1,00	0,00	0,00	8,75	0,78	0,00	0,00	0,25	0,08	23,75	0,46	1,50	0,60	6,00	0,59	0,39	(197)
4	0,25	0,01	0,25	0,03	0,00	0,00	11,00	1,00	0,13	0,06	0,00	0,00	50,50	1,00	0,50	0,20	2,50	0,23	0,28	(261)
5	0,75	0,03	5,00	0,61	0,13	0,05	3,00	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00	8,75	0,15	1,50	0,60	10,00	1,00	0,29	(117)
6	1,50	0,07	1,50	0,18	0,13	0,05	0,90	0,00	0,00	0,00	0,30	0,09	1,20	0,00	0,30	0,12	5,69	0,56	0,12	(40)
7	22,22	1,00	0,00	0,00	0,63	0,23	2,00	0,11	2,25	1,00	1,00	0,31	1,25	0,00	0,50	0,20	1,00	0,08	0,32	(112)
8	0,00	0,00	0,51	0,06	0,38	0,14	3,04	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00	13,43	0,25	0,00	0,00	0,25	0,00	0,07	(71)
9	2,50	0,11	1,50	0,18	0,13	0,05	3,75	0,28	0,00	0,00	0,00	0,00	23,50	0,45	2,50	1,00	1,75	0,15	0,25	(143)
10	1,25	0,06	0,50	0,06	2,75	1,00	1,75	0,08	0,25	0,11	0,50	0,15	30,75	0,60	0,25	0,10	1,25	0,10	0,25	(169)
11	0,50	0,02	3,25	0,39	0,13	0,05	4,75	0,38	0,25	0,11	0,00	0,00	23,25	0,45	2,50	1,00	2,00	0,18	0,29	(148)

$\bar{T}_i$ = número de encuentros de huellas/km recorrido

A_E = abundancias estandarizadas

El orden de las especies sigue el de la Tabla 1, siendo el acrónimo la primera letra del género y la primera del epíteto específico

$\bar{X}A_E$ es la abundancia estandarizada promedio para todas las especies, mientras que N es la cantidad de rastros usados por cuadrícula

se realizaron utilizando datos de presencia obtenidos a lo largo de todo el área de distribución de cada una de las especies analizadas, a fin de maximizar las posibilidades de representar el conjunto de condiciones ambientales en las que las especies poseen poblaciones estables (Sánchez-Fernández *et al.* 2011). Los datos provienen de bases de datos de colecciones disponibles en Internet: AMNH (<http://entheros.amnh.org/db/emuwebamnh/pages/amnh/mammalogy>); Colección de Fotocolectas Biológicas, Instituto de Biología, UNAM (<http://unibio.unam.mx/cfb/main.jsp>); Fauna Paraguay (<http://www.faunaparaquay.com/>); FMNH (<http://emuweb.fieldmuseum.org/mammals/Query.php>); GBIF (<http://data.gbif.org/>); IABIN (<http://ara.inbio.ac.cr/SSTN-IABIN/occurrences/search.htm>); MaNIS (<http://manis.mvz.berkeley.edu>); MVZ (<http://mvzarctos.berkeley.edu/SpecimenSearch.cfm>); REMIB (<http://www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remibnodosdb.html>); SIB-APN (<http://www.sib.gov.ar/registros>) y Species Link (<http://splink.cria.org.br/>). Para *M. nana* y *D. azarae* se compilaron menos de 80 registros; con el fin de lograr un modelado más robusto, se añadió información procedente de regiones sin registros en estas bases de datos, usando datos sobre todo bibliográficos y datos de uno de los autores (GEG) provenientes de otros trabajos de campo con GPS (30 m de error).

Los datos compilados fueron georreferenciados con base en las localidades de colecta, las descripciones originales de las áreas de estudio, mapas físicos y políticos, y mediante el programa Google Earth (www.earth.google.com). Los datos que poseían un error menor a 4.000 m se georreferenciaron siguiendo el sistema geográfico con datum WGS84. Se excluyeron los registros de encuestas, dudosos o fósiles. Así se confeccionó una lista de localidades georreferenciadas que correspondían a celdas con presencias a una resolución de 0.04°, unificándose citas repetidas pertenecientes a la misma celda. El total de celdas con presencia para las 9 especies fue de 2.296. La cantidad de celdas para cada especie y las pertenecientes al PNI, se muestran en la Tabla 2.

Modelos de distribución. Utilizando la información sobre la presencia de cada una de las especies en su área de distribución completa se realizaron modelos de distribución utilizando como predictores variables climáticas con capacidad para representar los limitantes fisiológicos y ecológicos de las especies

Tabla 2. Para cada especie, cantidad total de celdas con presencias en el área de distribución geográfica completa que fueron utilizadas en la construcción de los modelos

Especies	Nº CELDAS	(Nº PNI)	AUC
<i>D. novemcinctus</i>	360	4	0,882
<i>P. cancrivorus</i>	403	6	0,954
<i>M. americana</i>	249	11	0,936
<i>M. nana</i>	82	15	0,999
<i>T. pecari</i>	153	6	0,926
<i>P. tajacu</i>	398	9	0,884
<i>T. terrestris</i>	310	17	0,950
<i>D. azarae</i>	99	12	0,986
<i>C. paca</i>	239	7	0,929

(Nº CELDAS), número de celdas incluidas dentro del Parque Nacional Iguazú (Nº PNI) y valores de AUC (area under the ROC curve)

(Elith *et al.* 2006). La elección de un conjunto mínimo de variables poco correlacionadas entre sí es un factor clave en el éxito de estas predicciones (Lobo *et al.* 2010). En este trabajo se utilizaron como predictores 11 de las 19 variables bioclimáticas de la base de datos Worldclim 1.4 (www.worldclim.org) con una resolución original de 0.04° de lado. Estas variables seleccionadas muestran valores de intercorrelación menores de 0.8 (coeficiente de correlación de Pearson) dentro del territorio geográfico que abarca la distribución de todas las especies (43°, -36° latitud/-34°, -125° longitud). Las variables seleccionadas fueron: rango de temperatura media diaria, isothermalidad, estacionalidad de la temperatura, temperatura media del trimestre más húmedo, temperatura media del trimestre más cálido, temperatura media del trimestre más frío, estacionalidad de las precipitaciones, precipitación del trimestre más húmedo, precipitación del trimestre más seco, precipitación del trimestre más cálido y precipitación del trimestre más frío.

La modelización de estas distribuciones se realizó con MaxEnt v. 2.3 (Phillips *et al.* 2006). Este programa de computación emplea un algoritmo que implementa el principio de máxima entropía para buscar una distribución lo más cercana posible a la uniformidad, pero teniendo en cuenta las restricciones de los valores proporcionados por los predictores utilizados. Se trata de la técnica de modelización más ampliamente utilizada en la actualidad (Ahmed *et al.* 2015) que además, ha sido usada para estimar

la abundancia local máxima que pueden alcanzar las poblaciones (VanDerWal *et al.* 2009; Tôrres *et al.* 2012) y, en análisis comparados, se la considera una de las que mejores resultados ofrece (Elith *et al.* 2006). Para construir los modelos se usaron las opciones por defecto del programa, una resolución de datos y variables de 0.04°, un umbral de convergencia de 1.0e-5 con 500 iteraciones como máximo y un formato de salida acumulativo. El área de calibración fue el continente americano, exceptuando los extremos norte y sur (43°, -36° latitud/-34°, -125° longitud, ver mapas extensos en Anexo 1).

Análisis de la relación entre favorabilidad ambiental y abundancia. Para explorar los datos en conjunto, los valores de las tasas de encuentro de cada especie se estandarizaron entre 0 y 1. Así obtuvimos una abundancia estandarizada (A_E) (Tabla 2). Tanto los valores de A_E obtenidos en campo como los de favorabilidad obtenidos con MaxEnt no estaban normalmente distribuidos, por lo que se utilizaron correlaciones de Spearman (r_s) para explorar la relación entre ambas variables.

Para examinar gráficamente si la distribución bidimensional de los puntos definidos por los valores de favorabilidad ambiental (F_A) y A_E se ajustan a una relación triangular (es decir, valores bajos de F_A se asocian con valores bajos de A_E , pero valores altos de F_A pueden asociarse tanto con valores altos como bajos de A_E), se calculó el punto central de cada una de las dos variables como [(valor máximo-valor mínimo)/2 + valor mínimo], definiendo desde ese punto cuatro cuadrantes (F_A alta- A_E alta, F_A alta- A_E baja, F_A baja- A_E alta y F_A baja- A_E baja; Figura 3) y estimando la proporción de puntos que aparecen en cada uno de ellos.

Para estudiar estadísticamente la relación triangular entre ambas variables se utilizó el software libre EcoSim (versión 7.71; ver <http://garyentsminger.com/ecosim/>). Este programa construye un modelo nulo para comparar los datos obtenidos. Lo hace utilizando la matriz original de los valores observados de ambas variables, construyendo matrices simuladas ($n=1000$) y reordenando y emparejando los datos al azar, pero manteniendo tanto la variabilidad como la distribución de las variables originales. Las opciones usadas fueron: índice “C-score of co-occurrence”, suma fija en las filas y columnas y retención de matrices degeneradas. El programa define una superficie triangular

en el espacio bidimensional estimando la mediana de los valores de ambas variables (el valor situado en la posición central de los datos ordenados), comparando el número de puntos observados y simulados que caen dentro y fuera de ese espacio. En ambos casos se utilizó el conjunto de datos de todas las especies.

Resultados

Los modelos de MaxEnt otorgan valores más altos de favorabilidad ambiental a las celdas con presencias que al conjunto de todas las celdas consideradas, y los valores de AUC fueron relativamente altos (Tabla 1), siempre mayores de 0.880. AUC es una medida de discriminación cuyo máximo valor es 1, que permite estimar la probabilidad de clasificación correcta de los datos utilizados, tanto presencias como ausencias. Aunque se usa corrientemente para evaluar las predicciones de los modelos de distribución, está cuestionada su utilización cuando no existen datos de ausencia fiables (Jiménez-Valverde 2012). Cuando se analizan en conjunto todos los valores de favorabilidad ambiental generados (Anexo 1) y los valores de las abundancias estandarizadas de todas las especies, ambas variables están positiva pero escasamente correlacionadas ($r_s=0.20$, $p=0.04$, $n=99$; 9 especies por 11 cuadrículas). Ello se debe a la escasa capacidad predictiva que poseen los valores continuos generados por los modelos predictivos de distribución a la hora de explicar las variaciones en las abundancias. De hecho, ambas variables muestran una clara relación triangular (Figura 3). La relación entre F_A y A_E para todo el conjunto de los datos indica que los modelos de distribución ofrecen valores altos de favorabilidad en localidades en las que, por muestreos de campo, se han obtenido abundancias estandarizadas muy dispares (Figura 3). Del total de datos estudiados (abundancias estandarizadas por celda para cada especie), 69% poseen favorabilidades altas pero abundancias estandarizadas bajas, mientras que 21% de los datos poseen valores altos de F_A y A_E . Sin embargo, en ningún caso se han observado valores de A_E altos cuando las favorabilidades obtenidas son menores de 70. El modelo nulo utilizado validó estadísticamente esta observación; sólo en 87 de las 1000 simulaciones realizadas, el número de puntos observados en el triángulo superior izquierdo, delimitado por la mediana de los valores de ambas variables,

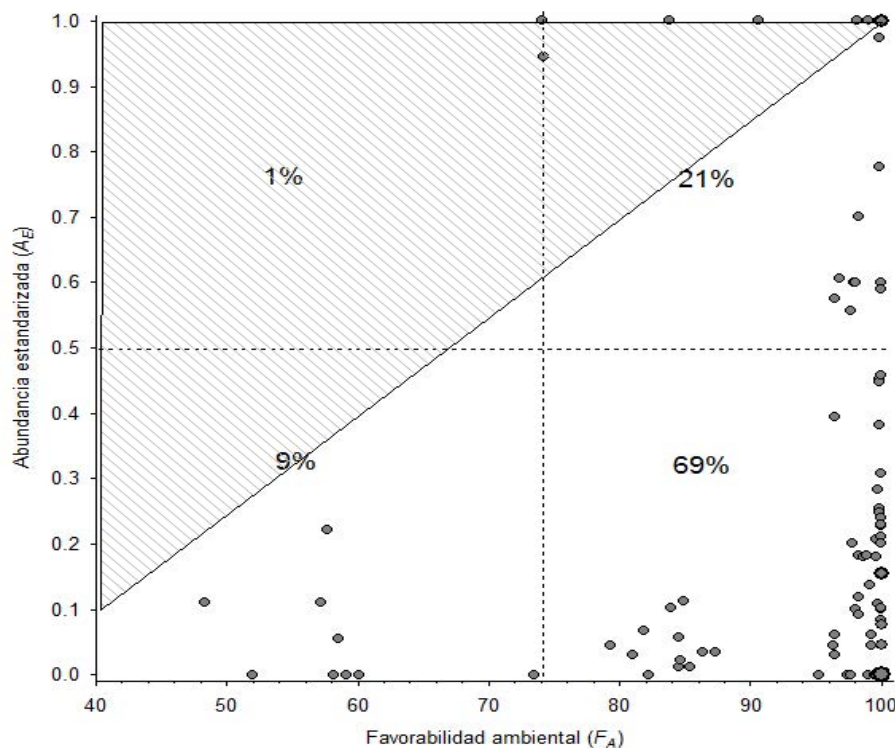


Figura 3. Relación entre la abundancia estandarizada estimada mediante trabajo de campo en 11 cuadrículas de 0.04° de lado, ubicadas en el Parque Nacional Iguazú, para las nueve especies consideradas y la favorabilidad estimada mediante MaxEnt para estas mismas especies y cuadrículas, teniendo en cuenta los datos de presencia en el área de distribución completa de estas especies.

El tamaño de los puntos está logarítmicamente relacionado con el número de observaciones que representan. Las líneas discontinuas reproducen los valores centrales de cada variable [(valor máximo – valor mínimo)/2 + valor mínimo] y los porcentajes representan la distribución de las observaciones en los cuatro cuadrantes delimitados por esos valores centrales. El triángulo rayado superior izquierdo es el delimitado por la mediana de los valores de ambas variables.

es mayor que el observado (Figura 3).

Existen resultados similares si se examina la relación entre los valores medios de F_A y A_E de cada una de las especies en las cuadrículas consideradas del PNI, aunque en este caso la correlación entre ambas variables solo es marginalmente significativa ($r_s=0.65$; $p=0.06$; $n=9$ especies). Sin embargo, cuando se analiza la relación entre F_A y A_E específicamente para cada una de las especies ($n=11$ cuadrículas), en la mayoría hay poca variabilidad de F_A y los valores de correlación no son estadísticamente significativos (Figura 4). De este modo, las cuadrículas del PNI que presentan valores altos de favorabilidad mediante los modelos de distribución, pueden corresponder a abundancias estandarizadas muy diferentes. En el caso concreto del PNI, y para la mayoría de las especies analizadas, los sitios de baja favorabilidad se ubican en el extremo sudeste del Parque (Anexo 1).

Discusión

En este trabajo se utilizó información climática de las localidades de presencia de algunas especies de mamíferos sudamericanos a lo largo de su área de distribución completa y el método de modelización de las distribuciones más comúnmente utilizado hoy en día, para obtener valores de favorabilidad en toda el área de distribución de estas especies. ¿Se pueden utilizar los valores continuos de favorabilidad así obtenidos como estimaciones relativamente fiables del tamaño de las poblaciones en una localidad cuando estos datos no existen? Como en otros estudios previos, los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que una alta favorabilidad ambiental puede estar asociada con un tamaño poblacional reducido y que los modelos de distribución sólo permitirían determinar la abundancia máxima que puede alcanzar

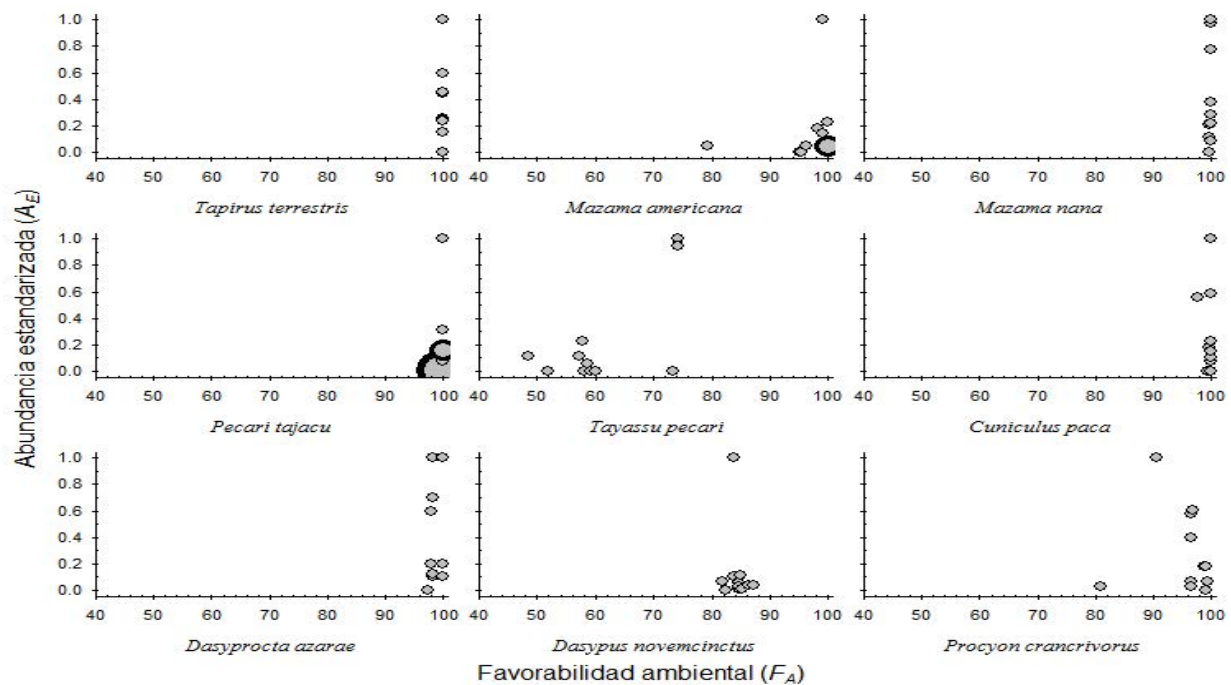


Figura 4. Relación entre la abundancia estandarizada estimada en 11 cuadrículas de 0.04° de lado ubicadas en el Parque Nacional Iguazú para cada una de las nueve especies consideradas y la favorabilidad estimada mediante MaxEnt para estas mismas especies y cuadrículas. El tamaño de los puntos es proporcional a la cantidad de datos repetidos en cada coordenada gráfica.

una localidad (VanDerWal *et al.* 2009, Tôrres *et al.* 2012). Presumiblemente, otros factores abióticos no considerados (microclima), las interacciones bióticas (competidores, predadores, enfermedades, etc.) o las limitaciones de dispersión, podrían estar deprimiendo la abundancia en algunas áreas adecuadas (Soberón y Peterson 2005). Por tanto, resulta arriesgado conceder importancia especial en conservación a las áreas aparentemente más favorables para la presencia de las especies utilizando modelos de distribución realizados a escala regional o global. Al operar únicamente con datos de presencia, los modelos de distribución utilizan una fuente de información simplificada que impide dar cuenta de las variaciones en la abundancia poblacional (Fithian y Hastie 2012). A esta dificultad se suma la incapacidad de estas técnicas para reconocer las variables relevantes cuando se produce un cambio de escala, resolución o extensión geográfica (Bellehumeur y Legendre 1998), o sea, variables que pueden ser relevantes en una escala continental (millones de km²), podrían no tener tanta importancia dentro de unos pocos cientos de km². La mayor variabilidad ambiental existente en el área de distribución completa de una especie (decenas de milímetros de

lluvia y varios grados de temperatura) respecto a la existente en nuestra región de estudio (escasos milímetros de lluvia o décimas de grado) impediría además que, en el caso de existir un control ambiental de las abundancias poblacionales, estas pudieran predecirse correctamente. El corolario final es que los resultados de los modelos de distribución alimentados con datos provenientes de toda el área de distribución de una especie, no parecen útiles como subrogados de las abundancias locales de esas mismas especies, ni siquiera en sitios con altos niveles de protección. Se ha reiterado que los modelos de distribución necesitan datos a lo largo de todo el área de distribución de las especies para proporcionar medidas de favorabilidad fiables (Sánchez-Fernández *et al.* 2011). Sin embargo, paradójicamente, la inclusión de observaciones dispersas a lo largo de distintas condiciones ambientales puede propiciar que los valores de favorabilidad carezcan de variabilidad cuando se observan sobre una extensión geográfica reducida. Ello puede ser así, porque la mayoría de los distintos ambientes de una región relativamente pequeña, tienen más posibilidades de estar representados ambientalmente, cuando se utiliza un gran número de localidades que proceden

del área de distribución completa.

Sin embargo, resulta interesante el hecho de que, incluso utilizando datos del área de distribución completa de las especies, no parece posible encontrar abundancias poblacionales altas en aquellos enclaves locales con bajos valores de favorabilidad (VanDerWal *et al.* 2009, Tôrres *et al.* 2012, Gutiérrez *et al.* 2013). De este modo, los modelos de distribución podrían ser una herramienta de utilidad a la hora de definir los lugares en los que será difícil encontrar poblaciones relevantes y, por tanto, de cara al manejo de determinadas especies, permitirían realizar una primera discriminación de aquellas localidades en las que no se deberían realizar esfuerzos especiales de conservación. Los modelos de distribución podrían así estar ofreciendo una medida de favorabilidad ambiental no relacionada linealmente con la abundancia de las poblaciones, pero que permitiría discriminar los lugares con menores posibilidades de albergar poblaciones importantes. Con base en nuestros resultados, para el caso particular del PNI, si fuera necesario reforzar alguna población de las especies analizadas, no sería recomendable trasladar nuevos animales al sector sudeste del parque, dados los bajos valores de favorabilidad encontrados en esta área para la mayoría de las especies, exceptuando *T. terrestris* y *M. nana* (Anexo 1).

Conclusión

Si se tiene en cuenta lo antes mencionado y siguiendo un criterio de precaución, los gestores y administradores de la fauna y de los espacios protegidos concretos podrían discriminar aquellas áreas de su territorio con favorabilidades ambientales bajas, utilizando para ello modelos de distribución realizados con datos de presencia que abarquen el rango completo de distribución de la especie. Conseguir información precisa sobre la distribución de las especies a pequeña escala (una unidad de manejo, predio, pequeña cuenca o paisaje) es difícil e incluso imposible para la mayoría de las regiones del planeta, y lo mismo ocurre para la información ambiental. Sin embargo, gracias al desarrollo de las grandes bases de datos digitales, hay mucha información disponible que, aunque debe ser sometida a un control de calidad, se podría usar para generar predicciones a gran escala (toda su área de distribución). Así, las regiones de baja

favorabilidad ambiental delimitadas con estos modelos y definidas individualmente para cada especie, no serían recomendables para realizar translocaciones, reintroducciones o conservación estricta, pero sí adecuadas para la planificación territorial de las actividades más impactantes. En la creación de áreas protegidas, si el objetivo principal es la protección de una o pocas especies, este procedimiento podría permitir una selección más adecuada de los límites o las áreas núcleo.

Con base en nuestros resultados y habiendo utilizado el método más generalizado y fácil de usar para modelizar distribuciones de especies, junto con las bases de datos más accesibles de registros biológicos y variables bioclimáticas, se concluye que el uso conjunto de los datos de distribución existentes en toda su área de distribución y este tipo de técnicas de modelización, poseen una utilidad parcial para tomar decisiones de conservación a la escala de las áreas naturales protegidas, pudiéndose usar para discriminar aquellas zonas que tienen una baja probabilidad de albergar poblaciones. Resulta un recurso válido para grupos biológicos y regiones donde la relación entre la favorabilidad ambiental y la abundancia haya sido verificada previamente, aunque su fiabilidad esté por detrás de mejores métodos, aunque más complejos, como son i) las medidas directas de abundancia y/o ii) los modelos de nicho ecológico que incluyan ausencias verdaderas, uso del suelo y datos de hábitat a la escala adecuada.

Agradecimientos

Agradecemos a la Lic. P. Cichero, al Dr. A. Jiménez-Valverde y al Dr. M. Morales Prieto por el apoyo brindado a uno de los autores (GEG) en la ejecución del presente trabajo. Al personal de la DR-NEA-APN porque su esfuerzo permitió la dedicación de GEG a este trabajo. Al apoyo fundamental en los muestreos de campo de los Gpques. A G. Garzón, L. Giménez, J. Cieslik, H. García Paz, J. Mackoviak, S. Muñoz, R. Castillo, E. Militello, C. Belloni, J. Calo, O. Cañete, las Biól. S. Fabri y N. Hilgert. A J. Anfuso y S. Elsegood por el acceso a huellas de animales de cautiverio. A R. Wallace por el envío de la Base de Datos Nacional de Mamíferos Medianos y Grandes de Bolivia, en imprenta. Este estudio se realizó con el apoyo del Programa Alban de Alto

Nivel de la Unión Europea para América Latina, beca N° E07D400298AR (GEG). *In memoriam* a J. C. Chebez y A. Johnson.

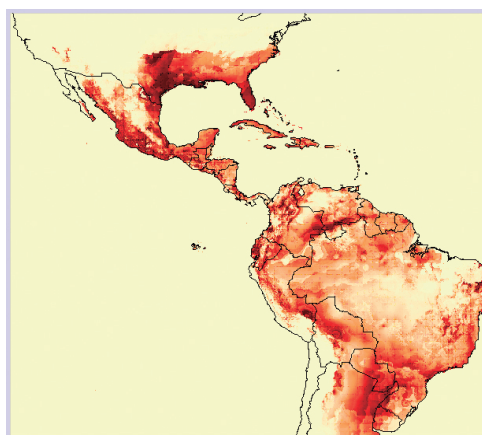
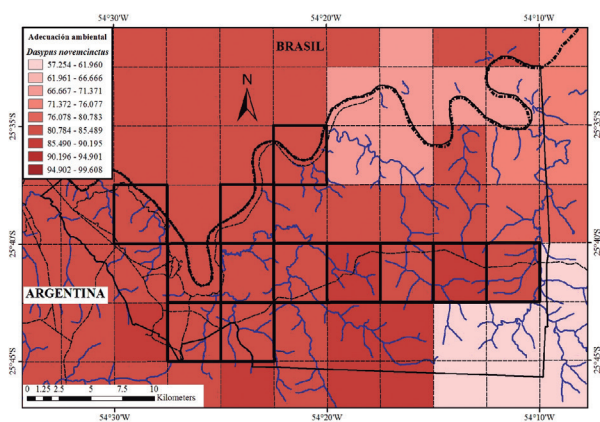
Literatura citada

- Ahmed SE, McInerney G, O'Hara K, Harper R, Salido L, Emmott S, *et al.* 2015. Scientists and software - surveying the species distribution modelling community. *Diversity Distrib.* 21 (3): 258-67. URL disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ddi.12305/abstract>
- Arias Valdecantos S, Bosso A, Fabri S, Casertano S, Daniele C (Coord.) 2017. Plan de gestión del Parque Nacional Iguazú. Período 2017-2023. Versión Borrador. URL disponible en: <https://www.dropbox.com/s/60q4rzbmkitydy/Plan%20de%20Gesti%C3%B3n%20PNT%20%202017-2023%20%28Versi%C3%B3n%20final%29.pdf?dl=0>
- Bellehumeur C, Legendre P. 1998. Multiscale sources of variation in ecological variables: modeling spatial dispersion, elaborating sampling designs. *Landscape Ecol.* 13 (1): 15-25. URL disponible en: <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1007903325977>
- Brooks TM, Pimm SL, Collar NJ. 1997. Deforestation predicts the number of threatened birds in insular Southeast Asia. *Conservation Biology.* 11 (2): 383-94. URL disponible en: https://www.jstor.org/stable/2387613?seq=1#page_scan_tab_contents
- Brown JH, Lomolino MV. 1998. *Biogeography*. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates Inc; 691 pp.
- Brooks TM, Mittermeier RA, da Fonseca GA, Gerlach J, Hoffmann M, Lamoreux JF, *et al.* 2006. Global biodiversity conservation priorities. *Science.* 313 (5783): 58-61. URL disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16825561>
- Carrascal LM, Aragón P, Palomino D, Lobo JM. 2015. Predicting regional densities from bird occurrence data: validation and effects of species traits in a Macaronesian Island. *Diversity Distrib.* 21 (11): 1284-94. URL disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ddi.12368/pdf>
- Cruz MP. 2012. Densidad, uso del hábitat y patrones de actividad diaria del tapir (*Tapirus terrestris*) en el Corredor Verde de Misiones, Argentina. *Mastozool Neotrop.* 19 (1): 179-95. URL disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=45723408022>
- Di Bitetti MS, Placci G, Dietz LA. 2003. *Una visión de biodiversidad para la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná: Diseño de un paisaje para la conservación de la biodiversidad y prioridades para las acciones de conservación*. Washington, DC: World Wild Life Foundation; 156 pp. URL disponible en: https://d2qv5f444n933g.cloudfront.net/downloads/vision_completa_espanol.pdf
- Di Bitetti MS, Paviolo A, De Angelo C. 2006. Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *J Zool.* 270 (1): 153-63. URL disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-7998.2006.00102.x/abstract>
- Dudley N (Ed.). 2008. *Directrices para la aplicación de las categorías de gestión de áreas protegidas*. Gland: UICN; 96 p. URL disponible en: <https://portals.iucn.org/library/efiles/documents/paps-016-es.pdf>
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, *et al.* 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography.* 29: 129-51. URL disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x/epdf>
- Escalante T, Martínez-Meyer E. 2013. Ecological niche modeling and Wildlife management units (UMAs) in Mexico: An application to deer in Campeche. *Trop Subtrop Agroecosyst.* 16: 183-91. URL disponible en: <http://www.revista.ceba.uady.mx/ojs/index.php/TSA/article/view/1537/816>
- Fithian W, Hastie T. 2012. Statistical models for presence-only data: Finite-sample equivalence and addressing observer bias. (Revista en línea). *arXiv:1207.6950v2 [stat.AP]*. pp. 1-30. URL disponible en: <http://arxiv.org/pdf/1207.6950v2.pdf>
- Gil G, Chebez JC. 2001. Iguazú, el corazón del Corredor Verde. La gran selva que une tres naciones. *Nat'l Geogr Español.* 8 (3): viii-xiii. URL disponible en: <http://www.scribd.com/doc/3287606/Iguazu-el-corazon-del-Corredor-Verde-La-gran-selva-que-une-a-tres-naciones>
- Giúdice LA (Dir.). 1988. *Plan de Manejo del Parque Nacional Iguazú*. Buenos Aires: Proyecto Planificación y Gestión de los Parques Nacionales (APN-FAO); 231 pp.
- Gutiérrez D, Harcourt J, Díez SB, Gutiérrez Illán J, Wilson RJ. 2013. Models of presence-absence estimate abundance as well as (or even better than) models of abundance: the case of the butterfly *Parnassius apollo*. *Landscape Ecol.* 28 (3): 401-13. URL disponible en: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10980-013-9847-3>
- Isaac NJB, Pocock MJO. 2015. Bias and information in biological records. *Biol J Linnean Soc.* 115 (3): 522-31. URL disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/bij.12532/full>
- IUCN. *Indicadores de seguimiento de la Biodiversidad: ¿Qué nos dice la Información sobre las especies?* Comisión de Supervivencia de Especies, La Lista Roja de la UICN de Especies Amenazadas. URL disponible en: http://cmsdata.iucn.org/downloads/indicator_factsheet_sp_final.pdf
- Jiménez-Valverde A, Diniz F, de Azevedo EB, Borges PAV. 2009. Species distribution models do not account for abundance: the case of arthropods on Terceira Island. *Ann Zool Fennici.* 46 (6): 451-64. URL disponible en: https://www.jstor.org/stable/23736948?seq=1#page_scan_tab_contents
- Jiménez-Valverde A. 2011. Relationship between local population density and environmental suitability estimated from occurrence data. *Front Biogeogr.* 3 (2): 59-61. URL disponible en: <https://cloudfront.escholarship.org/dist/prd/content/qt9xg7v2mn/qt9xg7v2mn.pdf>
- Jiménez-Valverde A. 2012. Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Global Ecol Biogeogr.* 21 (4): 498-507. URL disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1466-8238.2011.00683.x/abstract>
- Keuroghlian A, Eaton DP, Longland WS. 2004. Area use by

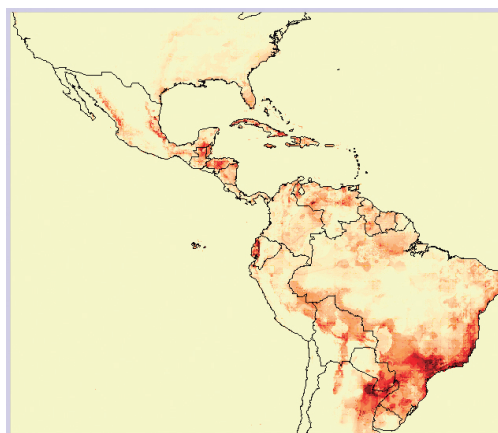
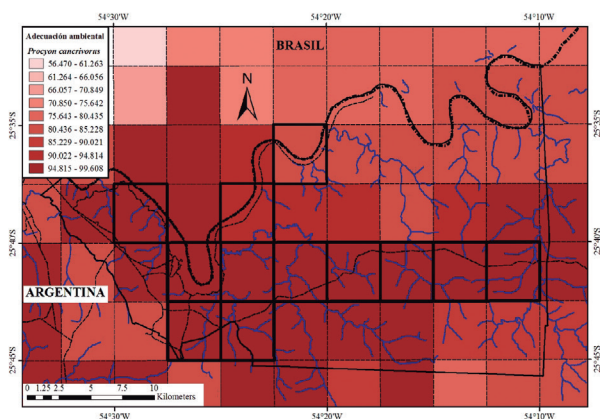
- white-lipped and collared peccaries (*Tayassu pecari* and *Tayassu tajacu*) in a tropical forest fragment. *Biological Conservation*. 120 (3): 411-25. URL disponible en: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320704001326>
- Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Hortal J. 2010. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography*. 33 (1): 103-14. URL disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1600-0587.2009.06039.x/abstract>
- Magurran, AE, Henderson PA. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*. 422: 714-6. URL disponible en: <https://www.nature.com/articles/nature01547>
- Martín G. 2012. *Informe estadístico sobre la actividad turística en las áreas protegidas (2003-2011)*. Buenos Aires: Administración de Parques Nacionales, Dirección de Aprovechamiento de Recursos; 8 pp. URL disponible en: <https://es.scribd.com/document/96998290/Informe-estadístico-sobre-la-actividad-turística-en-las-áreas-protegidas>
- Martínez-Meyer E, Díaz-Porras D, Townsend Peterson AT, Yañez-Arenas C. 2013. Ecological niche structure and rangewide abundance patterns of species. *Biol Letters*. 9 (1): 1-5. URL disponible en: <http://rsbl.royalsocietypublishing.org/content/roybiolett/9/1/20120637.full.pdf>
- Medici EP. 2010. *Assessing the viability of Lowland Tapir populations in a fragmented landscape*. (PhD thesis). Canterbury: University of Kent; 276 pp. URL disponible en: http://www.ipe.org.br/docs/projetos/pantanal/premios/medici_phd_%202010.pdf
- Paviolo A, De Angelo CD, Di Blanco YE, Di Bitetti MS. 2008. Jaguar population decline in the Uper Paraná Atlantic Forest of Argentina and Brazil. *Oryx*. 42 (4): 554-61. URL disponible en: https://www.researchgate.net/publication/231786475_Jaguar_population_decline_in_the_Upper_Paran_Atlantic_Forest_of_Argentina_and_Brazil
- Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E, Nakamura M, et al. 2011. *Ecological niches and geographical distributions*. Princeton: Princeton University Press; 328 pp. URL disponible en: https://www.researchgate.net/profile/Andrew_Peterson10/publication/230709994_Ecological_Niches_and_Geographic_Distributions/links/5860be4408ae8fce4903bc00.pdf
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 190 (3-4): 231-59. URL disponible en: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380011002195>
- Reyna-Hurtado R, Tanner GW. 2007. Ungulate relative abundance in hunted and non-hunted sites in Calakmul Forest (Southern Mexico). *Biodivers Conservat*. 16 (3): 743-56. URL disponible en: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10531-005-6198-7>
- Rodrigues AS, Gregory RD, Gaston KJ. 2000. Robustness of reserve selection procedures under temporal species turnover. *Proc Biol Sci*. 267 (1438): 49-55. URL disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10670952>
- Romo H, Munguira ML, García-Barros E. 2007. Area selection for the conservation of butterflies in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *An Biodivers Conservat*. 30 (1): 7-27. URL disponible en: <http://www.raco.cat/index.php/ABC/article/view/71555/81791>
- Sánchez-Fernández D, Lobo JM, Hernández-Manrique OL. 2011. Species distribution models that do not incorporate global data misrepresent potential distributions: a case study using Iberian diving beetles. *Divers Distrib*. 17 (1): 163-71. URL disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1472-4642.2010.00716.x/abstract>
- Soberón J, Peterson AT. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*. 2: 1-10. URL disponible en: <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.584.8988&rep=rep1&type=pdf>
- Taber AB, Oliver WLR. 1993. Review of priorities for conservation action and future research on Neotropical peccaries. Chapter 2.6. En: Oliver WLR (Ed.). *Pigs, peccaries, and hipos. Status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Pigs and Peccaries Specialist Group, IUCN/SSC Hipo Specialist Group. pp. 37-40. URL disponible en: <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/1993-055.pdf>
- Tórres NM, De Marco Jr. P, Santos T, Silveira L, de Almeida Jácomo AT, Diniz-Filho JAF. 2012. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. *Divers Distribut*. 18 (6): 615-27. URL disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1472-4642.2012.00892.x/abstract>
- Valenzuela-Galván D, Arita HT, MacDonald DW. 2008. Conservation priorities for carnivores considering protected natural areas and human population density. *Biodivers Conservat* 17 (3): 539-58. URL disponible en: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10531-007-9269-0>
- VanDerWal J, Shoo LP, Johnson CN, Williams SE. 2009. Abundance and the environmental niche: environmental suitability estimated from niche models predicts the upper limit of local abundance. *Am Nat*. 174 (2): 282-91. URL disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19519279>
- Yañez-Arenas C, Martínez-Meyer E, Mandujano S, Rojas-Soto O. 2012. Modelling geographic patterns of population density of the white-tailed deer in central México by implementing ecological niche theory. *Oikos*. 121 (12): 2081-9. URL disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1600-0706.2012.20350.x/abstract>
- Yañez-Arenas C, Guevara R, Martínez-Meyer E, Mandujano S, Lobo JM. 2014. Predicting species' abundances from occurrence data: Effects of sample size and bias. *Ecol Model*. 294: 36-41. URL disponible en: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380014004293>

Anexo 1

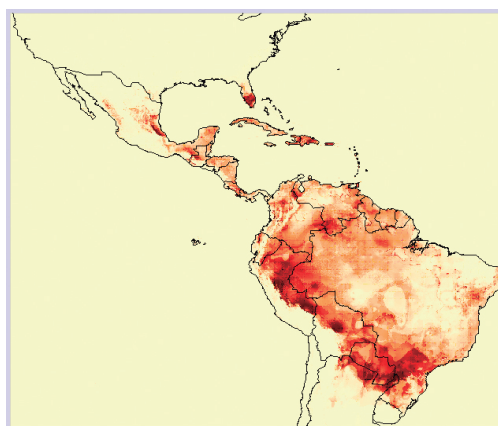
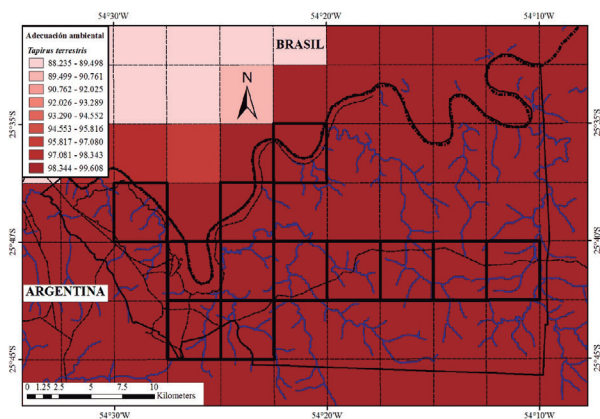
Mapas de favorabilidad ambiental



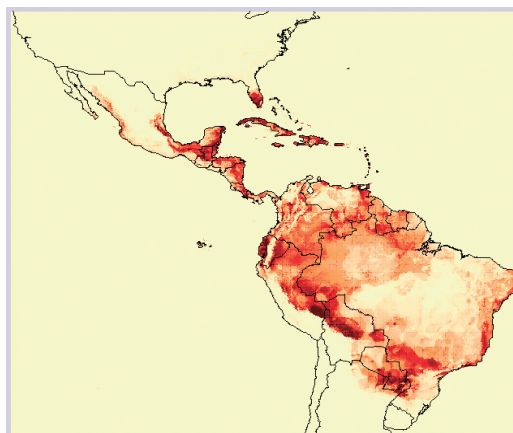
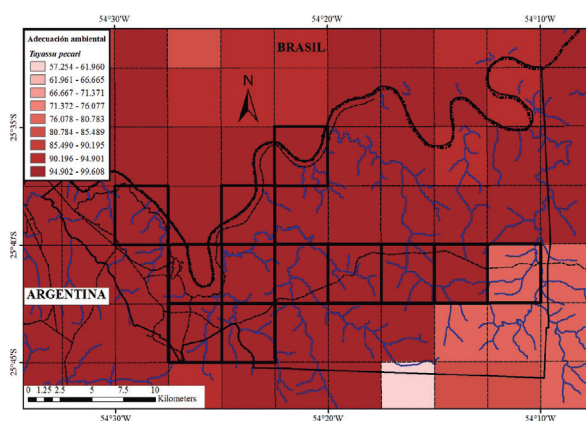
Mapas de favorabilidad ambiental de *Dasypus novemcinctus*, en el PN Iguazú y en toda su área de distribución.



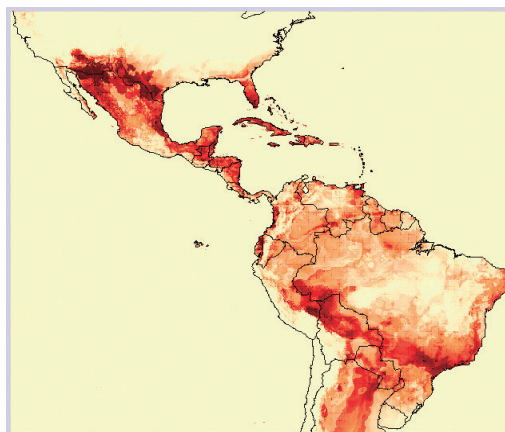
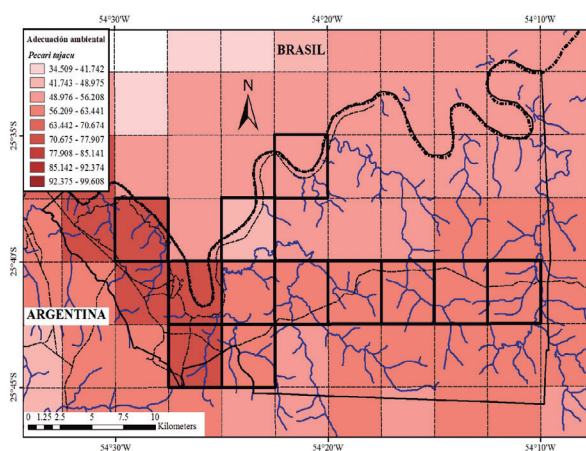
Mapas de favorabilidad ambiental de *Procyon cancrivorus*, en el PN Iguazú y en toda su área de distribución.



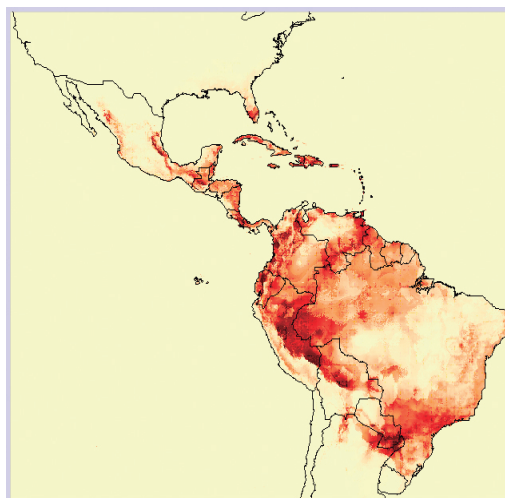
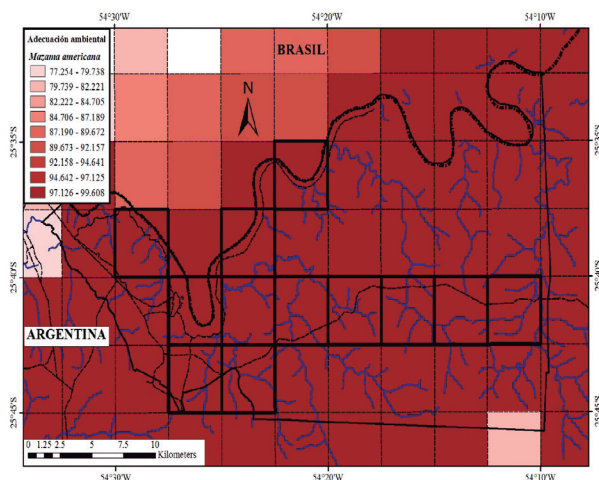
Mapas de favorabilidad ambiental de *Tapirus terrestris*, en el PN Iguazú y en toda su área de distribución.



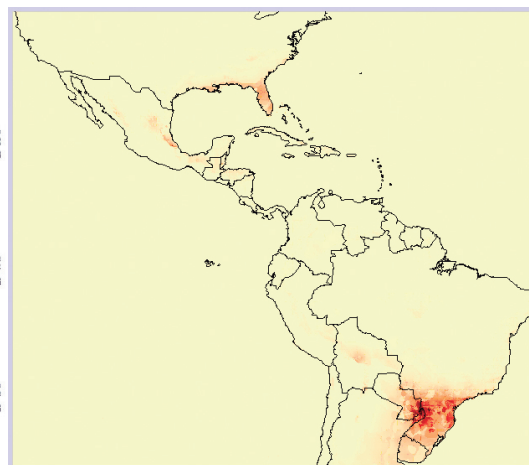
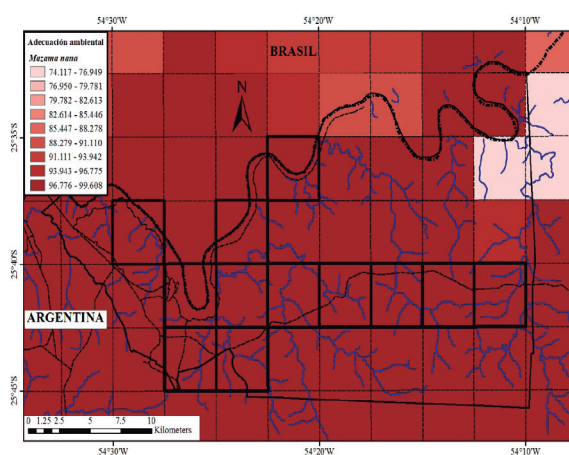
Mapas de favorabilidad ambiental de *Tayassu pecari*, en el PN Iguazú y en toda su área de distribución.



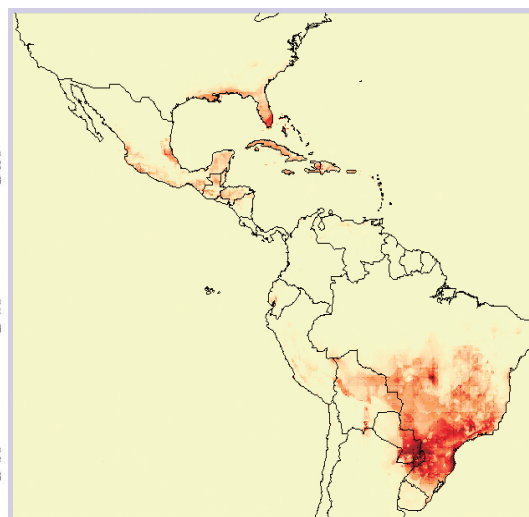
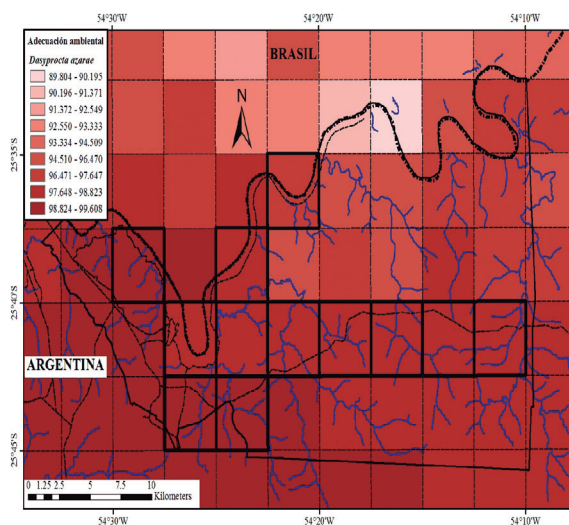
Mapas de favorabilidad ambiental de *Pecari tajacu*, en el PN Iguazú y en toda su área de distribución.



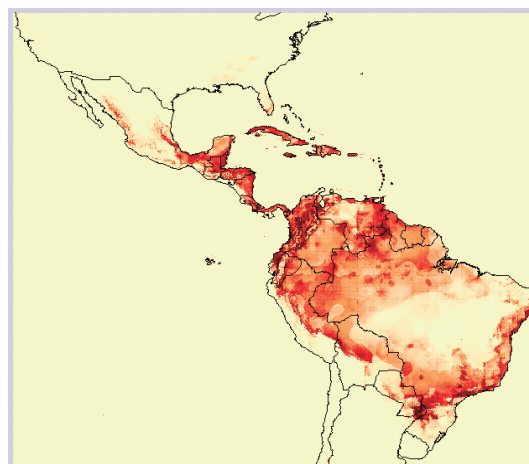
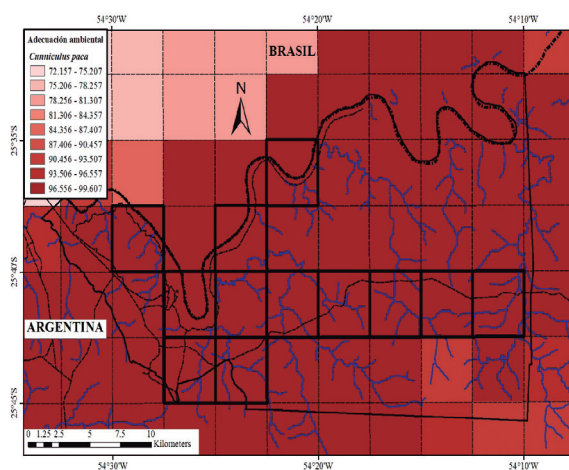
Mapas de favorabilidad ambiental de *Mazama americana*, en el PN Iguazú y en toda su área de distribución.



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



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



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