

MODELOS PREDICTIVOS DE DISTRIBUCIÓN PARA CUATRO ESPECIES DE MAMÍFEROS (CINGULATA, ARTIODACTYLA Y RODENTIA) TÍPICAS DEL CHACO EN ARGENTINA

Ricardo Torres^{1,2} y J. Pablo Jayat^{2,3}

¹ Museo de Zoología, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba (UNC), Av. Vélez Sarsfield 299, 5000 Córdoba, Argentina. ² Instituto de Ecología Regional - Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas (IER- LIEY), Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, CC 34, 4107 Yerba Buena, Tucumán, Argentina. ³ Cátedra de Biogeografía, Departamento de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Chilecito (UNdeC), Campus Los Sarmientos, Ruta Los Peregrinos s/n, Los Sarmientos, Chilecito, La Rioja [Correspondencia: Pablo Jayat <eljayat@gmail.com>].

RESUMEN: Los acelerados cambios ambientales producidos por el hombre hacen necesario el estudio detallado del rango geográfico de las especies. En la actualidad, el Chaco argentino constituye una de las ecorregiones con las tasas de transformación más altas, lo que ha colocado a sus mamíferos en una posición delicada desde el punto de vista de la conservación. Mediante técnicas de modelado de la distribución potencial y utilizando el software Maxent, en este trabajo estudiamos el conjunto de variables climático-ambientales más importantes en la predicción de la distribución actual de *Catagonus wagneri*, *Pediolagus salinicola*, *Priodontes maximus* y *Tolypeutes matacus*. Reportamos además las hipótesis de distribución potencial obtenidas sobre la base de dos umbrales de corte. Estas hipótesis se discuten con el objeto de obtener una aproximación a la distribución real y evaluar sus implicancias en un contexto de conservación. El número de variables explicativas que intervinieron en el ajuste de los modelos no fue superior a siete, siendo la pendiente y la precipitación del mes más seco las más frecuentemente seleccionadas. Los modelos tuvieron un buen desempeño, con valores de AUC superiores a 0.79. Para ninguna de las especies modeladas se obtuvo un porcentaje de área de distribución superior al 30% respecto del total del área de estudio y en todos los casos menos del 3% está incluida dentro de áreas protegidas. *C. wagneri* es la especie con la menor área geográfica predicha, presentando una distribución disyunta con cuatro parches principales ubicados en la región del chaco semiárido.

ABSTRACT: Predictive distribution models to four species of mammals (Cingulata, Artiodactyla and Rodentia) typical of the Argentinean Chaco. The rapid environmental changes caused by man make necessary the detailed study of the geographic range of species. At present, the Argentine Chaco is one of the ecoregions with the highest conversion rates, which has placed its mammals in a difficult position from a conservation point of view. By modeling the potential distribution using the Maxent software, in this paper we study the set of environmental variables most relevant in predicting the current distribution of *Catagonus wagneri*, *Pediolagus salinicola*, *Priodontes maximus* and *Tolypeutes matacus*. We also report potential distribution obtained on the basis of two cutoff thresholds. These assumptions are discussed in order to approximate the actual distribution and evaluate its implications in a conservation context. The number of explanatory variables involved in the adjustment of the models did not exceed seven, slope and precipitation of driest month

being the most frequently selected. Models performed well, with AUC values greater than 0.79. None of the modeled species showed a percentage of range greater than 30% of the total study area and in all cases less than 3% is included within protected areas. *C. wagneri* is the species with the smallest predicted range, showing a disjunct distribution with four main patches located in the arid Chaco region.

Palabras clave. *Catagonus*. *Maxent*. *Pediolagus*. *Priodontes*. *Tolypeutes*.

Key words. *Catagonus*. *Maxent*. *Pediolagus*. *Priodontes*. *Tolypeutes*.

INTRODUCCIÓN

El rango geográfico de las especies constituye la unidad básica de la biogeografía y un elemento clave para el entendimiento de su biología (Rosenzweig, 1995; Brown y Lomolino, 1998). Numerosas decisiones taxonómicas dependen, también, de un conocimiento sólido de la geonemia de los taxones (Fitzpatrick y Turelli, 2006). La respuesta de las distintas especies a las condiciones climático-ambientales y por lo tanto su capacidad para adaptarse a los cambios en su ambiente natural son además importantes para su conservación (Alsos et al., 2009).

Diversos desarrollos tecnológicos de las últimas décadas han brindado herramientas para el estudio de la geonemia de las especies. Entre ellos, el desarrollo de modelos diseñados para hipotetizar rangos de distribución potencial (Stockwell y Noble, 1992) constituye un área del conocimiento en franco desarrollo (e.g., Hijmans y Graham, 2006; Waltari et al., 2007) y un elemento importante desde el punto de vista de la conservación (Hannah et al., 2002). Estas técnicas tienen la capacidad de predecir áreas de distribución potencial de las especies a partir de información puntual, en muchos casos escasa, aportando así información para la planificación y manejo de las especies en un contexto de conservación.

A pesar de la utilidad de estos avances, nuestro conocimiento de la distribución (y de las variables ambientales que influyen en las mismas) para la mayoría de los mamíferos de Argentina es preliminar, y los estudios en esta temática que incluyen modelado del nicho

ecológico son escasos y mayormente restringidos a micromamíferos (e.g., Porcasi et al., 2005; Jayat y Pacheco, 2006; Carbajo y Pardiñas, 2007; Jayat et al., 2009b).

Un incremento de nuestro conocimiento de la geonemia de las especies es imprescindible, además, a la luz de los cambios ambientales producidos por el hombre. La transformación y pérdida del hábitat, por ejemplo, son considerados en la actualidad los factores causales más importante en la extinción de los mamíferos (Schipper et al., 2008), debido a su capacidad de erosionar el rango de distribución.

La ecorregión del Chaco en Argentina (sensu Burkart et al., 1999) es una de las unidades ambientales con las tasas más altas de transformación de los ambientes naturales en los últimos años (Grau et al., 2005 a, b; Torrella y Adámoli, 2006; Gasparri et al., 2008; Gasparri y Grau, 2009). Esta situación ha colocado en una posición central, desde el punto de vista de la conservación, a los mamíferos de esta ecorregión, para la que existen además numerosas especies exclusivas o estrechamente ligadas a la misma (Torrella y Adámoli, 2006, Barquez et al., 2006).

En este trabajo estudiamos el conjunto de variables climático-ambientales más importantes en la predicción de la distribución de cuatro especies de mamíferos —*Catagonus wagneri*, *Pediolagus salinicola*, *Priodontes maximus* y *Tolypeutes matacus*— estrechamente vinculadas al Chaco en Argentina. Dos de éstas (*Catagonus wagneri* y *Priodontes maximus*), además, han sido categorizadas como en riesgo de extinción a nivel global (Lista Roja de la IUCN, <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/search>, acce-

dido el 16 de marzo de 2010) y local (Díaz y Ojeda, 2000). Se discute la importancia de estas variables a la luz del cambio climático global sugerido para los próximos años. Reportamos también las hipótesis de distribución potencial obtenidas para las especies mencionadas. Estas hipótesis se discuten con el objeto de obtener una aproximación a la distribución real y evaluar sus implicancias en un contexto de conservación.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio comprende prácticamente toda la ecorregión del Chaco (Burkart et al., 1999) y zonas limítrofes en Argentina ubicadas por debajo de los 500 m de altitud. Abarca una superficie total de 728 584 km² e incluye sectores de Chaco Húmedo, Chaco Serrano, Chaco Árido y Chaco Semiárido presentes en las provincias de Catamarca, Córdoba, Corrientes, Chaco, Formosa, La Rioja, Salta, San Luis, Santa Fe, Santiago del Estero y Tucumán (**Fig. 1**). Los pequeños parches de chaco presentes en Jujuy no fueron incluidos por su escasa superficie y por encontrarse en su mayor parte por encima de 500 m.

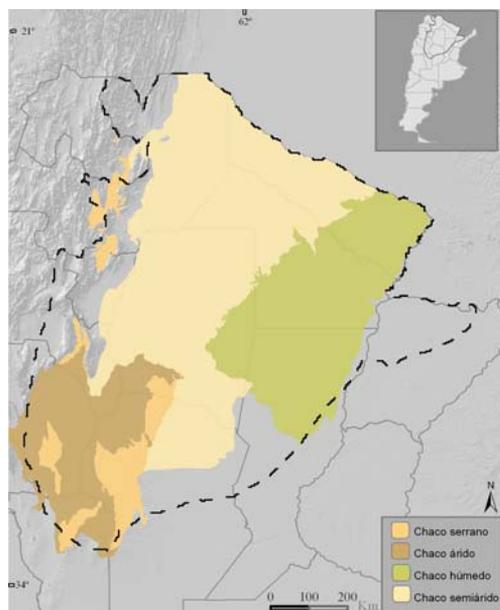


Fig. 1. Mapa de la ecorregión del Chaco en Argentina (sensu Burkart et al., 1999) y del área de estudio considerada para este trabajo (en línea de puntos)

Los registros de ocurrencia para las especies se obtuvieron de relevamientos de campo, estudio de materiales de colecciones y revisión de la literatura. Las colecciones mastozoológicas consultadas incluyen las pertenecientes a la Fundación Miguel Lillo (FML), San Miguel de Tucumán; al Museo Municipal de Ciencias Naturales “Lorenzo Scaglia” (MMPMa), Mar del Plata; al Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), Buenos Aires; al Museo de la Plata (MLP), Buenos Aires; a la Fundación Félix de Azara (CFA), Buenos Aires; al Museo de Ciencias Naturales de Salta (MCNS), Salta; al Museo Florentino Ameghino (MFA), Santa Fe; al United States National Museum of Natural History (USNM), Washington D.C., EE.UU.; y al Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History (OMNH), Oklahoma, EE.UU. El trabajo en estos museos se limitó a la revisión de catálogos y bases de datos. Los datos procedentes del National Museum of Natural History (NMNH) y del Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History (OMNH) fueron obtenidos a través del portal GBIF (<http://data.gbif.org>; accedido el 23 de marzo de 2009). Los especímenes examinados, registros adicionales y las localidades de registro se refieren en el **Apéndice**. Debido a la escasa cantidad de registros obtenidos se optó por utilizar la totalidad de los mismos, incluyendo datos históricos (anteriores a 1950). En cuanto a los registros provenientes de publicaciones y datos personales de los autores, sólo fueron considerados aquellos producto de avistajes directos de especímenes o sus rastros.

Para este estudio se tuvieron en cuenta las 19 variables bioclimáticas disponibles en WorldClim (<http://bioge.berkeley.edu/worldclim>; Hijmans et al., 2005) con una resolución espacial original de 2.5 minutos, más una variable, la evapotranspiración potencial, derivada de este set. Esta variable fue calculada como la biotemperatura media anual dividida por la precipitación anual y multiplicada por una constante de 60 (Holdridge et al. 1971, Anderson et al., 2002). La biotemperatura es similar a la temperatura pero con todos los valores por debajo de 0°C o por encima de 30°C sustituidos por 0 (Holdridge et al., 1971). Además de las variables bioclimáticas, también se utilizaron dos variables topográficas; el modelo de elevación digital producido por la NASA (<http://glcfapp.umiacs.umd.edu:8080/esdi/index.jsp>), con una resolución espacial original de 90 m, más la pendiente, derivada de este último. Adicionalmente, para el modelado de las especies íntimamente ligadas a las condiciones del suelo (*P. maximus* y

T. matacus), incluimos siete variables relacionadas con la textura y constitución química del mismo. Estas últimas fueron obtenidas de la base global de ISRIC-Global Soil Information Foundation (Batjes, 2006) y del Atlas de Suelos de la República Argentina. Todas las variables utilizadas fueron interpoladas a una resolución espacial de dos minutos.

La selección del conjunto de variables más importantes como determinantes de la distribución y la confección de los modelos de distribución se realizó con el programa Maxent v3.0 (Phillips et al., 2006). Este software implementa un algoritmo de máxima entropía que genera la distribución de probabilidad sobre los píxeles presentes en el área de estudio. El principio de máxima entropía considera que en la estimación de una distribución de probabilidad desconocida, la solución menos sesgada es aquella que maximiza su entropía, sujeto a algunas limitantes (la asociación entre las localidades de presencia y las variables ambientales). La probabilidad se expresa en términos de "ganancia", la cual se calcula como el logaritmo del número de celdas en la grilla, menos el promedio de las probabilidades logarítmicas negativas de las localidades utilizadas para ajustar el modelo. Para más detalles sobre los fundamentos técnicos de Maxent referimos al lector a los trabajos de Phillips et al. (2006) y Phillips y Dudík (2008).

Inicialmente se obtuvo un conjunto de diez modelos para cada especie, seleccionando en cada uno, aleatoriamente, el 75% de las localidades de ocurrencia para el entrenamiento del modelo y el 25% restante para su validación. Sobre la base de este conjunto y, utilizando el test de jackknife implementado por Maxent (Yost et al., 2008), se identificaron las variables con una contribución mínima o nula al modelo general. Esto se llevó a cabo observando la ganancia de entrenamiento para cada variable por separado y la reducción en la ganancia de entrenamiento general cuando dicha variable es omitida. Aquellas variables que no produjeron un decrecimiento mayor de 0.01 en la ganancia de entrenamiento promedio fueron eliminadas. Se estudió además la correlación entre las variables no eliminadas mediante el test de jackknife. Para esto se utilizó el coeficiente de Spearman considerando solo las celdas con datos de presencia. Se consideraron como significativamente correlacionados aquellos pares de variables con un valor de $R > 0.80$. Para la elección de una de las variables, entre pares de variables correlacionadas, se examinaron nuevamente los valores promedio de ganancia de entrenamiento, eliminándose aque-

llas, que al ser omitidas del modelo, mostraron la menor disminución en la ganancia general.

Con este subconjunto reducido de variables, se realizaron 100 nuevas réplicas del modelo para cada especie, una vez más, seleccionando aleatoriamente el 75% de las ocurrencias para entrenamiento y el 25% para validación en cada corrida. De los 100 modelos resultantes se escogieron aquellos diez con los valores más altos del "Área Bajo la Curva" (AUC según sus siglas en inglés) de la "Característica Operada por el Receptor" (ROC según sus siglas en inglés). La curva ROC se construye planteando la "sensibilidad" del modelo (celdas correctamente clasificadas como positivas sobre el total de celdas clasificadas como positivas), versus la tasa de falsos positivos (negativos incorrectamente clasificados sobre el total de negativos), a lo largo de todo el rango posible de umbrales de corte. Un modelo ideal sería aquel en donde la sensibilidad alcance el valor de 1 y la tasa de falsos negativos sea cero, y por lo tanto con un $AUC = 1$. Por lo general, se considera que un valor de AUC por encima de 0.7 señala un buen ajuste; un valor de 0.5, por otro lado, indica que la capacidad de predicción del modelo no es mejor que al azar (Hanley y McNeil, 1982). Estos diez modelos fueron promediados para obtener el modelo final, minimizando así los errores de omisión y comisión en forma análoga a Anderson et al. (2003) y Peterson y Nyári (2008).

Con el fin de evitar autocorrelación espacial entre los registros de presencia (Guisan y Thuiller, 2005, Dormann et al., 2007) se incorporó un archivo de sesgo para cada especie utilizando Maxent. Este archivo expresa la inversa de la distancia euclidiana a los registros de presencia, por lo que muestra valores altos en los registros de presencia y sus cercanías, y valores decrecientes a medida que aumenta la distancia a los mismos.

Finalmente, para generar una predicción binaria se definió un umbral de corte. La elección de este umbral es determinante de la distribución potencial obtenida y en algunos casos un mismo modelo puede presentar predicciones diferentes con distintos umbrales de corte. La selección de este umbral en el modelado del nicho es una tarea difícil y en la actualidad no existe un procedimiento que no incluya algún grado de arbitrariedad, aunque algunos métodos han sido propuestos como las mejores opciones (e.g., Liu et al., 2005). En este trabajo hemos contrastado las predicciones obtenidas con dos umbrales de corte diferentes, en primer lugar aquel que maximiza sensibilidad y especificidad de los puntos de validación de la salida logística de Maxent (umbral 1 de aquí en

adelante), y en segundo lugar aquel que promedia los valores de todos los píxeles de la predicción (umbral 2; Liu et al., 2005).

Para el cálculo de la superficie de la distribución de cada especie contenida dentro de áreas protegidas se tuvieron en cuenta todas aquellas áreas nacionales, provinciales e internacionales ubicadas dentro del área de estudio.

RESULTADOS

En términos generales, todos los modelos tuvieron un muy buen desempeño con valores de AUC superiores a 0.79, siendo *C. wagneri* la especie con el mejor ajuste. El número de variables explicativas que intervinieron en el ajuste de los modelos finales no fue superior a siete, siendo la pendiente (en todas las especies) y la precipitación del mes más seco (para tres de las cuatro especies) las variables más frecuentemente seleccionadas (Fig. 2).

***Catagonus wagneri* Rusconi.** Se obtuvieron 15 localidades de presencia para esta especie; un registro (Ea. San Miguel, ver Apéndice) no fue considerado en el desarrollo del modelo por su carácter marcadamente extralimital (más de 300 km hacia el este del punto de presencia más cercano), encontrándose en un sector de Chaco Húmedo, ambiente desconocido para la especie.

El promedio de AUC para esta especie fue de 0.97 ± 0.01 . Considerando el umbral 1, que indica ausencia por debajo de una probabilidad de presencia de 0.63, la predicción proyectada muestra una distribución potencial disyunta con cuatro parches principales ubicados íntegramente en la región del chaco semiárido, que en conjunto ocupan una superficie muy pequeña del área de estudio (Tabla 1). Estos parches están mayormente dispuestos en las provincias de Salta, Santia-

go del Estero y Chaco (Fig. 3a). El modelo predice también parches muy pequeños y aislados de áreas habitables para la especie en Tucumán, Formosa, Catamarca, Córdoba y San Luis. Al evaluar la predicción aplicando el umbral 2 (ausencia por debajo de una probabilidad de 0.29), se observó una predicción más aceptable hacia el norte (Fig. 4a), en términos de conectividad entre los parches de máxima probabilidad de presencia. Sin embargo, este modelo sobreestima enormemente la distribución en las áreas ubicadas más al

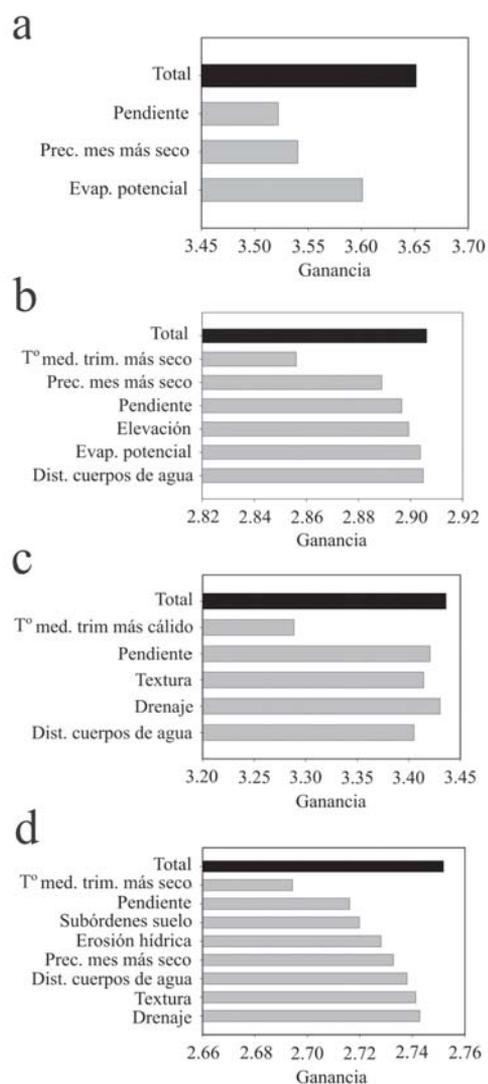


Fig. 2. Variables explicativas seleccionadas en función de su mayor poder explicativo en el ajuste de los modelos de acuerdo al test de jackknife y el análisis de correlación para: *Catagonus wagneri* (a), *Pediolagus salinicola* (b), *Priodontes maximus* (c), *Tolypeutes matacus* (d). Las barras expresan la reducción en la ganancia de entrenamiento del modelo general cuando cada una de las variables es omitida del mismo.

Tabla 1

Superficie de ambientes aptos respecto a la totalidad del Chaco argentino, y proporción de la misma incluida en áreas protegidas de acuerdo a las predicciones obtenidas a partir de los modelos de nicho para cada especie. Con la excepción de *Pediolagus salinicola* (umbral II), todos los cálculos fueron realizados sobre la base del umbral I.

	Superficie (km ²)	% del Chaco	Superficie en áreas protegidas (km ²)	% protegido
<i>Catagonus wagneri</i>	38 744	5.3	1 004	2.59
<i>Pediolagus salinicola</i>	397 929	21.5	11 163	2.80
<i>Priodontes maximus</i>	161 196	22.1	4 116	2.55
<i>Tolypeutes matacus</i>	209 747	28.8	4 893	2.33

sur, prediciendo presencia en amplias superficies de Córdoba y Catamarca (en donde no se conoce la presencia de la especie) en forma continua con áreas de Santiago del Estero. Por esta razón, seleccionamos el modelo obtenido con el umbral 1 como el más aproximado a la distribución real de la especie.

Sólo tres (pendiente, precipitación del mes más seco y evapotranspiración potencial) de las 22 variables ambientales consideradas fueron relevantes de acuerdo al test de jackknife y el análisis de correlación (Fig. 2a). El modelo predice máxima probabilidad de presencia en áreas totalmente llanas, con precipitaciones de 5 mm durante el mes más seco y una evapotranspiración potencial de 1.89 mm, y según el umbral de corte seleccionado, predice ausencia con pendientes mayores a 0.31%, más de 8 mm de precipitación durante el mes más seco, y más de 2 mm de evapotranspiración potencial (Figs. 5a-5c).

***Pediolagus salinicola* (Burmeister).** Se recopilieron 46 puntos de presencia para esta especie, de los cuales uno (El Colorado; ver Apéndice) no fue utilizado en la construcción del modelo por considerarse extralimital (más de 240 km al E del punto más cercano) y por hallarse en un área de Chaco Húmedo (ambiente atípico para la especie).

El AUC promedio para la especie fue de 0.89 ± 0.03 . Según el umbral 1 (ausencia con una probabilidad ubicada por debajo de 0.56), las áreas proyectadas como habitables por esta especie se ajustan al sector septentrional del Chaco Semiárido en nuestro país (este de Salta,

oeste de Formosa y Chaco, y noreste de Santiago del Estero), y muestran un alto grado de omisión, al observarse una gran cantidad de puntos fuera de la predicción (Fig. 3b). Creemos por lo tanto que el modelo proporcionado aplicando el umbral 2 (ausencia con una probabilidad inferior a 0.36), menos restrictivo, se ajusta más a la distribución real de la especie, a pesar de cierta sobrepredicción en áreas en el centro-este de Formosa y Chaco (Fig. 4b).

Seis variables fueron relevantes en la distribución de *P. salinicola*, pero la temperatura media del trimestre más seco y la precipitación durante el mes más seco fueron las más importantes (Fig. 2b). El modelo predice máxima probabilidad de presencia a partir de los 19.8 °C de temperatura media durante el trimestre más seco, y con 1.1 mm de precipitación durante el mes más seco. Según el umbral 2, la especie estaría ausente con una media de menos de 13.4 °C durante el trimestre más seco, y con más de 18.1 mm de precipitación durante el mes más seco (Figs. 5d y 5e).

***Priodontes maximus* Kerr.** Para esta especie se obtuvieron 24 localidades de presencia distribuidas en las provincias de Formosa, Chaco y Santiago del Estero, mayormente sobre ambientes de chaco semiárido pero con unas pocas localidades en chaco húmedo.

El AUC promedio para *P. maximus* fue de 0.89 ± 0.03 . Según el umbral 1 (ausencia con una probabilidad menor a 0.47), la predicción para esta especie se ajusta bien a los puntos

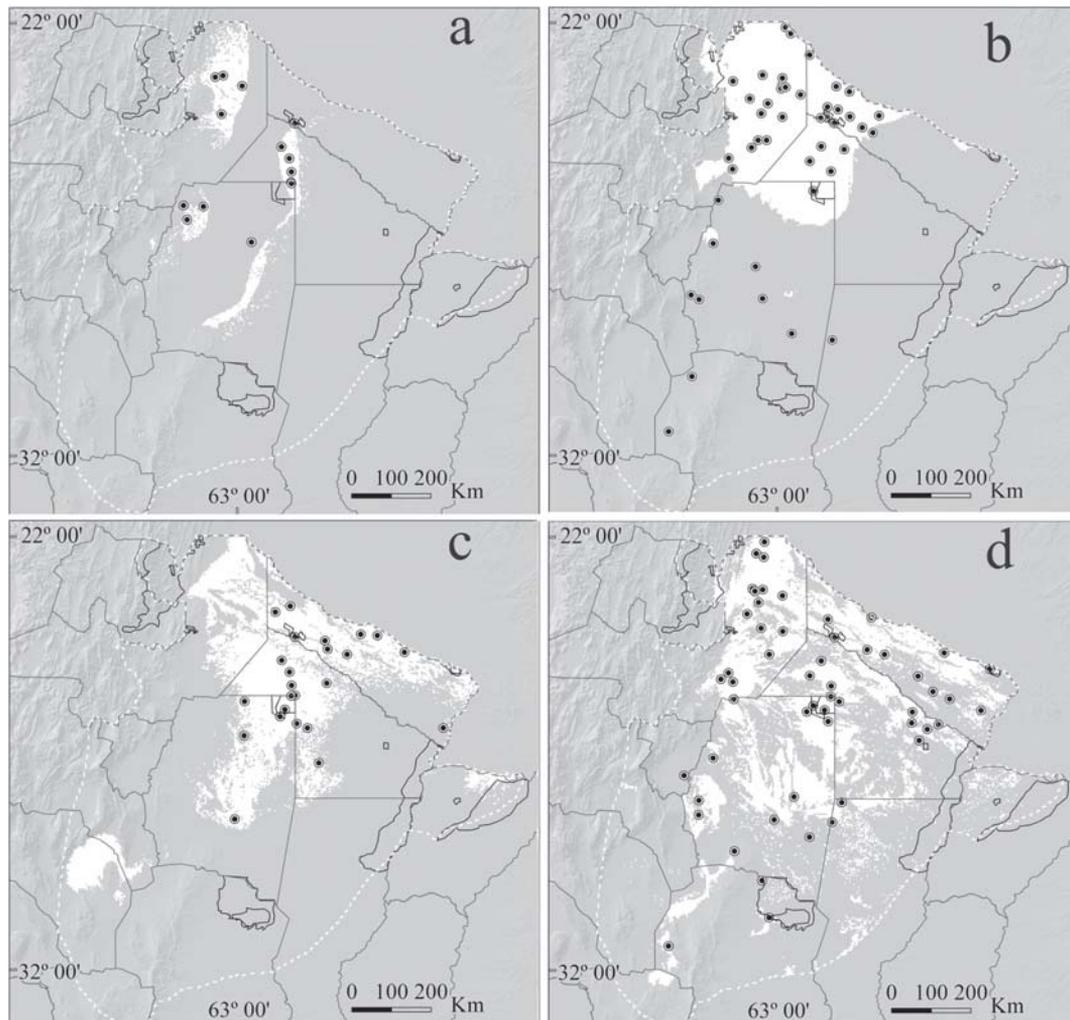


Fig. 3. Modelos de distribución potencial para *Catagomys wagneri* (a), *Pediolagus salinicola* (b), *Priodontes maximus* (c), y *Tolypeutes matacus* (d) de acuerdo al umbral I (maximiza la relación sensibilidad/especificidad de los puntos de contrastación). Los puntos indican las localidades de registro de las especies; los polígonos en línea negra continua, las áreas protegidas presentes en el área de estudio (las más pequeñas de las cuales no se grafican); y el polígono en línea blanca discontinua, el área de estudio.

de presencia obtenidos pero se extiende también hacia amplios sectores del este de Salta, y parches disyuntos en el sur de Catamarca y norte de La Rioja. Estas últimas áreas, aunque representan hábitats óptimos, no se encuentran habitadas por la especie, y al estar aislados del área principal pueden no haber sido alcanzados por razones históricas. El modelo también predice presencia en parches aislados del norte de la provincia de Corrientes, aun-

que en este último caso podría existir continuidad con el área de Formosa a través de sectores no modelados de Paraguay (**Fig. 3c**). La aplicación del umbral 2 (ausencia para una probabilidad menor a 0.23) proporcionó un modelo menos restrictivo, en donde las áreas disyuntas de Catamarca, La Rioja y Corrientes aparecen conectadas al área de distribución principal (**Fig 4c**). Debido a que no existen registros de la especie para Catamarca

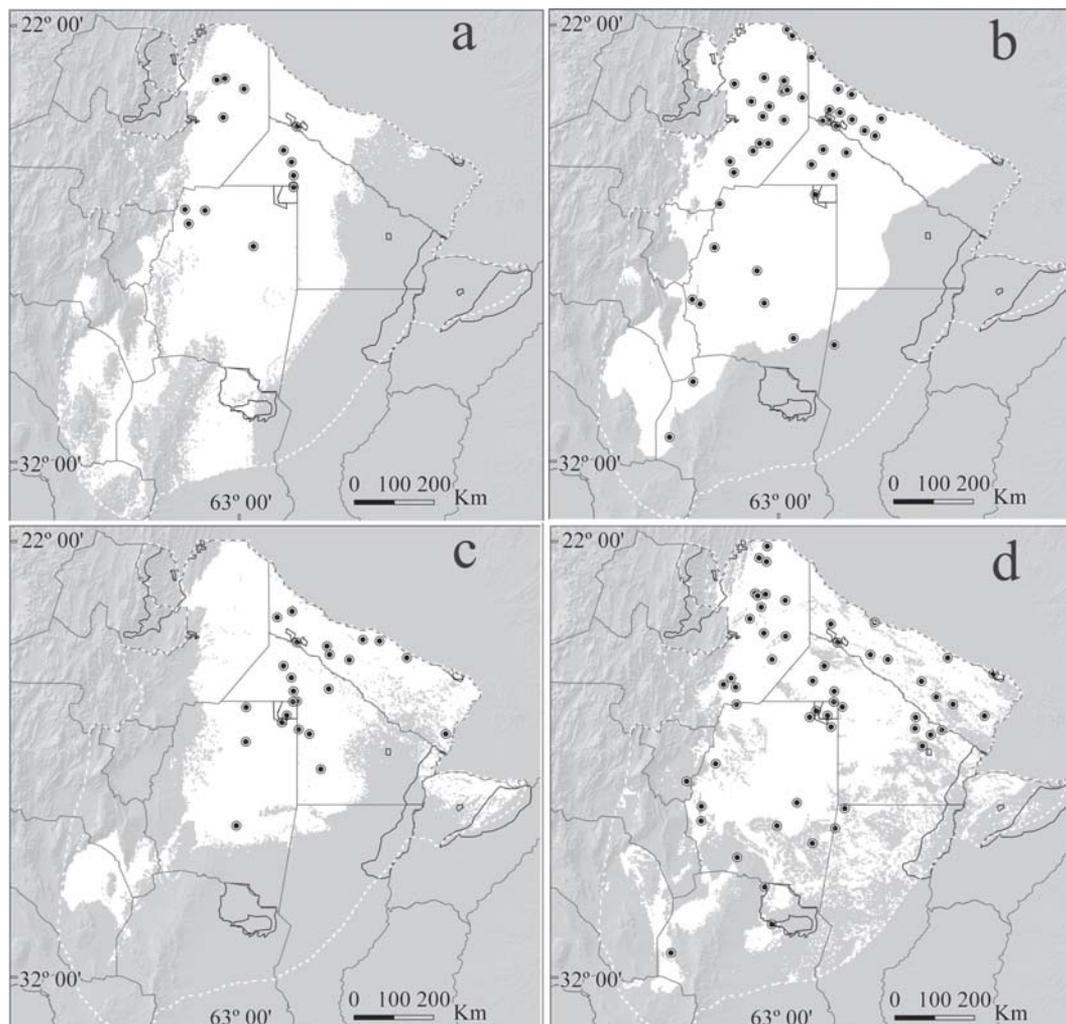


Fig. 4. Modelos de distribución potencial para *Catagonus wagneri* (a), *Pediolagus salinicola* (b), *Priodontes maximus* (c), y *Tolypeutes matacus* (d) de acuerdo al umbral II (promedio de los valores de todos los píxeles de la predicción). Los puntos indican las localidades de registro de las especies; los polígonos en línea negra continua, las áreas protegidas presentes en el área de estudio (las más pequeñas de las cuales no se grafican); y el polígono en línea blanca discontinua, el área de estudio.

y La Rioja, consideramos que el modelo más aproximado a la distribución real es el proporcionado por el umbral 1, previa eliminación de los parches aislados en las ciudades provincianas.

Cinco de las 22 variables consideradas resultaron relevantes en la construcción del modelo. La temperatura media del trimestre más cálido fue la más importante de todas ellas, con un decrecimiento en la ganancia de entre-

namiento de 0.15 al ser omitida del modelo general (Fig. 2c). Para esta variable, el modelo predice máxima probabilidad de presencia a partir de los 27.9 °C, y según el umbral 1, ausencia de la especie para valores inferiores a 27 °C (Fig. 5f). Aunque relevantes en la construcción del modelo, las cuatro variables restantes no produjeron un decrecimiento mayor de 0.03 al ser omitidas del modelo general.

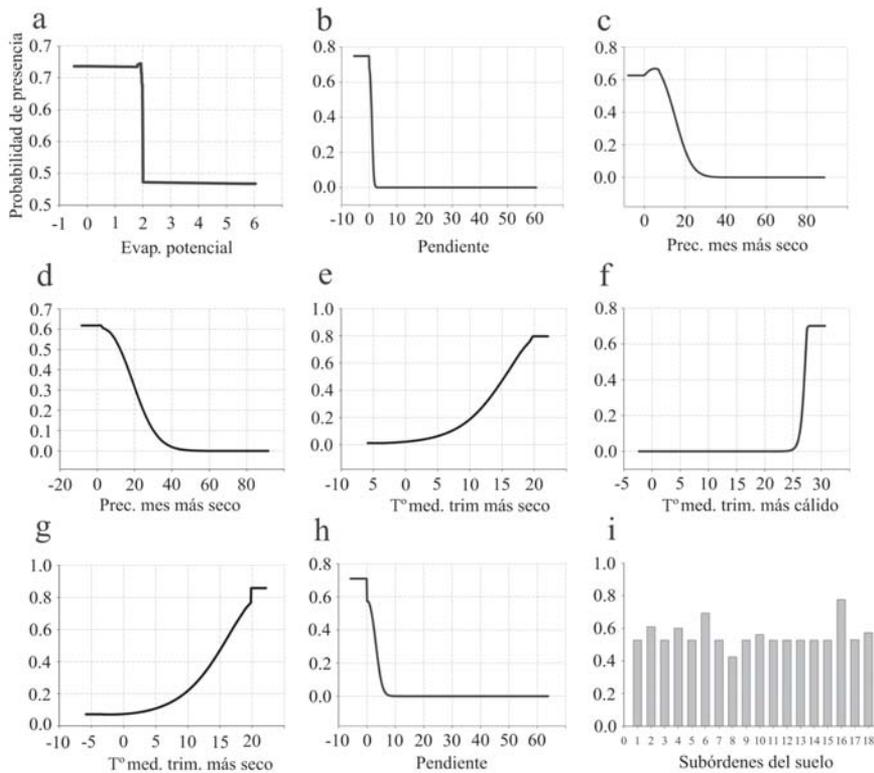


Fig. 5. Gráfica de respuesta de la probabilidad de presencia según las variables explicativas que intervinieron en el ajuste de los modelos para: *Catagonus wagneri* (A, B, C), *Pediolagus salinicola* (D, E), *Priodontes maximus* (F), *Tolypeutes matacus* (G, H, I). La evapotranspiración potencial y la precipitación se expresan en mm, la pendiente en porcentaje, y la temperatura en grados centígrados. Subórdenes del suelo: Cuencas y valles aluviales (1), Alfisol Acualf (2), Alfisol Udalf (3), Alfisol Ustalf (4), Aridisol Argids (5), Aridisol Ortid (6), Entisol Acuent (7), Entisol Fluvent (8), Entisol Ortent (9), Entisol Psament (10), Histosol Saprist (11), Inceptisol Acuept (12), Inceptisol Ocrept (13), Inceptisol Umbrept (14), Molisol Acuol (15), Molisol Albol (16), Molisol Udol (17), Molisol Ustol (18).

***Tolypeutes matacus* Desmarest.** Esta es la especie para la cual se ha obtenido el mayor número de registros de presencia, con 53 localidades distribuidas por toda el área de estudio (con la excepción de Corrientes, Catamarca, La Rioja y la mayor parte de Santa Fe).

Esta especie presentó el valor más bajo de AUC obtenido como resultado del promedio de los diez mejores modelos (0.80 ± 0.05). La distribución proyectada para esta especie según el umbral 1 (ausencia con una probabilidad inferior a 0.46) abarca la mayor superficie de todas las especies modeladas (Tabla 1), extendiéndose por la mayor parte del área de

estudio, pero con una configuración de numerosas discontinuidades (Fig. 3d). Aunque la distribución generada a partir de la aplicación del umbral 2 (ausencia con una probabilidad ubicada por debajo de 0.36) es más continua, el mismo sobrepredice y conecta áreas de ausencia conocida, como Corrientes, Catamarca y La Rioja, con el área de distribución principal (Fig. 4d). Aunque el modelo correspondiente al umbral 1 también presenta pequeños parches en estas provincias, los mismos están aislados y pueden representar sitios óptimos no alcanzados por razones históricas. En este trabajo se considera a este último umbral, con la eliminación de estos

parches aislados, como la mejor aproximación a la distribución real de la especie.

Siete variables fueron relevantes en el desarrollo del modelo de *T. matacus*. La temperatura media del trimestre más seco, la pendiente y los subórdenes del suelo fueron las más importantes entre ellas (**Fig. 2d**). El modelo predice máxima probabilidad de presencia a partir de los 19.8 °C de temperatura media durante el trimestre más seco, en áreas totalmente llanas, y en suelos correspondientes a los subórdenes Molisol Albol (caracterizados por un alto contenido orgánico aunque parte de su horizonte se pierde por lavado estacional del agua) y Aridisol Ortid (suelos áridos con muy poca agua y materia orgánica, y sin arcillas). Según el umbral de corte seleccionado, la especie estaría ausente con menos de 14.9 °C durante el trimestre más seco, en sectores con pendientes mayores a 2.1%, y en suelos de tipo Entisol Fluvent (sin horizontes definidos y desarrollados en planicies de inundación) (**Figs. 5g-5i**).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Entre los distintos modelos desarrollados para el estudio de la geonemia de las especies, Maxent ha demostrado ser una herramienta robusta para modelar sólo con datos de presencia, mejorando el desempeño de numerosas técnicas tradicionales (Elith et al., 2006). En la actualidad, la aproximación al modelado con Maxent se extiende a numerosos grupos taxonómicos, distintas áreas geográficas y diversos objetivos específicos (e.g., Ferrer et al., 2007; Guisan et al., 2007; Giovanelli et al., 2008; Rodríguez-Sánchez y Arroyo, 2008; Alsos et al., 2009; Jayat et al., 2009b).

Los mamíferos de mediano y gran porte de zonas áridas y semiáridas del extremo sur de Sudamérica constituyen un grupo que ha sufrido retracciones históricas notables (Roig, 1991; Mares et al., 1996, 1997; Chebez, 2008). Aunque en la mayoría de los casos no tengamos evidencias directas (o registros detallados), los ritmos actuales de transformación de los ambientes naturales sugieren además que el proceso de fragmentación y reducción de

sus distribuciones se agrava progresivamente. Sin embargo, nuestro conocimiento de la distribución de la mayoría de las especies del grupo es tan exiguo y esquemático que una evaluación cuantitativa y confiable de este proceso es prácticamente imposible. Dentro de los ambientes semiáridos de Argentina el chaco es, y seguramente será en años venideros, uno de los más transformados, sobre todo por la notable expansión del cultivo de soja (Grau et al., 2005 a, b). En este sentido, los esfuerzos realizados para cuantificar las distribuciones potenciales y reales de los mamíferos serán de apreciable importancia para el grupo.

En este trabajo hemos elegido modelar la distribución de cuatro especies de mamíferos de mediano y gran porte, siendo los motivos principales de nuestra elección su afinidad marcada en Argentina por ambientes de tipo chaqueño, los problemas de conservación que presentan algunas de ellas en esta región (*C. wagneri* y *P. maximus*), la dependencia de las condiciones del suelo (*P. maximus* y *T. matacus*) y por representar a más de un grupo taxonómico. Además, y debido a que casi la totalidad de los registros en la Argentina para las especies consideradas pertenecen a la región del Chaco (con la única excepción de *T. matacus*), al modelarlas, también se modeló su distribución para todo el país. Aunque consideramos que una aproximación al modelado que tenga en cuenta la distribución completa de las especies hubiera mejorado la predicción, evitando la omisión de sectores potencialmente habitables por las especies, hemos optado por modelar sólo en la Argentina debido a que ésta es un área para la cual contamos con abundantes evidencias confiables en cuanto a las localidades de presencia (y ausencia) y que además conocemos mejor desde el punto de vista ambiental. Esto representó una ventaja en la tarea de elección del umbral que mejor representa la distribución real de las especies.

De nuestro análisis surge claramente que las especies modeladas se encuentran preferentemente en áreas planas y, en general, con ausencia de lluvias durante el mes más seco, lo que sugiere una notable adaptación a los

ambientes áridos. En el caso específico de *T. matacus*, su distribución se encuentra además relacionada a suelos con bajo contenido orgánico y de agua. La excepción la constituye *P. maximus*, cuya distribución total abarca gran parte de Sudamérica incluyendo ambientes selváticos, y como tal, en la Argentina se ve favorecida por las altas temperaturas durante el verano.

La influencia del cambio climático global sobre la diversidad biológica es un tópico sobre el que se están realizando importantes avances en distintas partes del mundo (e.g., Berry et al., 2002; Duncan et al., 2009; Fyllas y Troumbis, 2009). Sin embargo, en la región chaqueña de la Argentina este aspecto aún está inexplorado para la biota en general. Para los mamíferos, simplemente no existen contribuciones orientadas a evaluar los posibles cambios en sus rangos de distribución a partir de las modificaciones esperadas en las condiciones físicas de la región en las próximas décadas. Modelos de cambio climático desarrollados en la actualidad predicen que las condiciones actuales se modificarán hacia mayores temperaturas y precipitaciones en la zona central de la Argentina (Nuñez et al., 2008). Estos cambios seguramente influirán sobre la distribución de la biota chaqueña, pero nuestro conocimiento del alcance de los mismos es prácticamente nulo. Dada la asociación de tres de las especies foco de este estudio con ambientes áridos y semiáridos, es esperable que los aumentos en precipitaciones influyan disminuyendo sus áreas potencialmente habitables. En el caso de *P. maximus*, sin embargo, y sin considerar la acción antrópica negativa, un aumento en la temperatura hipotéticamente podría favorecer su expansión. Algunas de las variables detectadas en el trabajo como importantes para predecir la distribución de *T. matacus* y *P. maximus* (e.g., textura del suelo, subórdenes de suelo, drenaje) exceden aquellas tradicionalmente estudiadas para cambio climático (típicamente precipitación, temperatura y sus derivadas). Existe además la posibilidad de que factores asociados con el cambio en el uso del suelo tengan efectos que excedan aquellos produci-

dos por el cambio climático. Sin embargo, en la actualidad no existe información cuantitativa sobre el cambio del uso de suelo (y su influencia sobre las características del mismo) para el área de estudio, por lo que resulta difícil elaborar una discusión profunda sobre cómo esto puede influir en las distribuciones a futuro. Podemos destacar, no obstante, que dentro del conjunto de variables importantes para estas dos especies, las variables relacionadas al suelo no estuvieron entre las más relevantes.

La aproximación “correlativa” empleada en el modelado de las especies focales de este estudio permite identificar, dentro del área de estudio, sectores ecológicamente similares a aquellos donde se sabe que la especie está presente. De este modo, el modelo resultante constituye una representación geográfica del nicho fundamental de la especie y no el área de distribución real de las mismas (Soberón y Peterson, 2005). Esta última depende no sólo de factores físico-climáticos, sino también de factores bióticos e históricos en un contexto especial complejo. Sin embargo, al seleccionar un umbral de corte determinado y utilizar nuestro conocimiento de las regiones donde las especies están fehacientemente ausentes, en este trabajo intentamos aproximarnos a sus distribuciones reales.

C. wagneri fue la especie para la que se obtuvo el mejor ajuste en la predicción. Aunque la distribución fragmentada obtenida al umbral de corte seleccionado (umbral 1) es llamativa, la predicción observada con el segundo umbral sobreestima enormemente la distribución hacia el sur. Además, este tipo de distribución, disyunta, no sería rara en una especie que posiblemente constituya un relictos de una fauna anterior. Considerando el primer umbral de corte, un último acercamiento a la distribución real (y actual) de esta especie debiera considerar eliminar de la proyección aquellos pequeños parches aislados dispuestos en Catamarca, Córdoba y San Luis (**Fig. 3a**) donde la especie estaría actualmente ausente (Mayer y Wetzel, 1986; Mares et al., 1997; Gasparini et al., 2006). El chancho quimilero ha sido citado para Tucumán (Gasparini et al.,

2006), probablemente sobre la base de los “signos” de su presencia reportados para el nordeste de la provincia, y debido a la cercanía de registros confiables en Santiago del Estero (Mares et al., 1996 y referencias allí). El modelo aquí desarrollado predice un parche de hábitat propicio, en el extremo este de esta provincia, en el límite con Santiago del Estero. Sin embargo, no hemos podido documentar a esta especie mediante registros concretos y algunos autores sólo la consideran probable en esta provincia (Chebez, 2008). Aunque Gasparini et al. (2006) también la mencionan para Jujuy, *C. wagneri* no ha sido citada por autores que revisaron recientemente la fauna de mamíferos de esta provincia (e.g., Díaz y Barquez, 2007).

De acuerdo a Chebez (2008), en la Argentina esta especie está protegida en el Parque Nacional Copo, las reservas provinciales Loro Habrador y Fuerte Esperanza, y la Reserva Natural Formosa, existiendo también hábitats apropiados en las proyectadas reservas Pozo del Cimarrón y Pirámide del Triunfo. De acuerdo a nuestro modelo la especie cuenta también con áreas potencialmente habitables en la Reserva de la Biósfera Riacho Teuquito y en pequeños sectores ubicados en el extremo oriental de la Reserva de la Biósfera de Yungas. No obstante esto, de la superficie total de distribución considerada como área real de ocupación en este trabajo, menos del 3% se encuentra actualmente protegida (**Tabla 1**). Este porcentaje es claramente insuficiente para una correcta protección de la especie si consideramos la escasa proporción del área de estudio potencialmente habitada por la misma y el patrón de distribución en parches disyuntos que probablemente tiene en la actualidad.

La distribución potencial obtenida para *P. salinicola* está claramente subestimada mediante el primer umbral de corte. El segundo umbral ofrece, desde nuestro punto de vista, una predicción más realista, quedando incluidas zonas favorables al menos en casi toda la provincia de Santiago del Estero, además del oeste de la provincia de Córdoba para las que existen registros confirmados (**Fig. 4b**). Sin embargo, este umbral extiende la distribución

potencial a Tucumán, provincia para la que no fue mencionada en la última revisión de los mamíferos argentinos (Ojeda, 2006), y hacia áreas ubicadas muy cerca del pedemonte de Yungas en Salta y en el centro-oeste de Formosa y Chaco, en las que no existen actualmente registros confiables (Mares et al., 1981; Ojeda y Mares, 1989; Jayat et al., 2009a; este estudio). *P. salinicola* tiene su localidad tipo (entre Totoralejos y Recreo) en Catamarca, sin embargo ha sido mencionada como poco común en esta provincia (Mares et al., 1997). La presencia en la provincia de La Rioja, predicha por el modelo es esperable dada la cercanía de registros limítrofes en Córdoba. Esta es la especie mejor representada en el área de estudio y se encuentra presente en numerosas áreas protegidas (e.g. Parque Nacional Copo, Reserva Natural Formosa, Parque Provincial Copo, etc.), no obstante el porcentaje de su distribución estimada en estas áreas es inferior al 3% (**Tabla 1**).

Para *P. maximus*, la exclusión del parche de hábitat considerado favorable por el modelo en Catamarca y La Rioja seguramente producirá una aproximación más confiable a su distribución real (y actual), debido a que no existen menciones concretas de la misma para estas provincias (Mares et al., 1997; Vizcaíno et al., 2006). De acuerdo a Chebez (2008) la presencia histórica de esta especie en la Provincia de Corrientes, para la que el modelo predice un área de presencia potencial en la región norte, no ha sido debidamente probada. El modelo aquí desarrollado no apoya observaciones sobre su presencia probable para las provincias de Córdoba y Tucumán (Aprile y Massoia, 1989; Mares et al., 1996; Vizcaíno et al., 2006). Según Chebez (2008), esta especie se encontraría actualmente protegida en la Reserva Natural Formosa y en la Reserva Provincial Copo, aunque durante el transcurso de los trabajos de campo de este trabajo pudo constatar que en la actualidad se halla extinta en el primero de los lugares citados. De acuerdo a nuestro modelo contaría además con áreas de hábitats propicios en el Parque Nacional Copo, en la Reserva de la Biósfera Riacho Teuquito y en el Parque Nacional Río

Pilcomayo. Sin embargo, del área total de hábitats óptimos estimada en este trabajo, menos del 3% se encuentra actualmente protegida.

Con respecto a *T. matacus*, las áreas de chaco húmedo en Santa Fe y Corrientes probablemente constituyan un error de comisión (área de sobrepredicción) del modelo potencial de distribución obtenido, por lo que su substracción reflejaría una distribución más real dentro del chaco. Aunque esta especie tiene una distribución amplia en la Argentina y ha sido recientemente mencionada para el Chaco Húmedo y la provincia de Santa Fe (Vizcaíno et al., 2006), de acuerdo a Pautasso (2008) la especie no cuenta con registros para Corrientes y su presencia en Santa Fe requiere confirmación mediante registros actuales. Si bien es considerada potencialmente vulnerable, es una de las especies estudiadas que mayor superficie ocupa, con casi un 29% del área de estudio de acuerdo al modelo considerado como el más apropiado. La especie se encontraría además representada en numerosas áreas protegidas del chaco, incluyendo el Parque Nacional Copo, la Reserva Natural Formosa, el Parque Nacional Pilcomayo, el Parque Provincial Copo, el Parque Provincial Loro Hablador, la Reserva de Uso Múltiple Bañados del Río Dulce y Laguna Mar Chiquita, etc. A pesar de ello, menos del 3% de su área estimada de ocupación se encontraría protegida (**Tabla 1**).

A pesar de la larga tradición mastozoológica en la Argentina, nuestro conocimiento sobre la distribución de la mayoría de las especies del grupo es insuficiente. Esta situación constituye un escollo importante a la hora de tomar decisiones en conservación y para los procesos de planificación territorial. Si consideramos el ritmo actual de transformación de nuestros ecosistemas naturales y los cambios potenciales que puedan producirse a mediano y largo plazo a partir de los cambios climáticos globales, la obtención de buenas hipótesis de distribución para las especies parece un requisito fundamental. Aunque esta contribución seguramente puede mejorarse mediante datos adicionales de distribución de las especies y con la adición de otras variables físico-am-

bientales, esperamos que constituya un punto de partida para la discusión de rasgos cuantitativos de la distribución de las especies estudiadas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a O. Osinaga, P. Zelaya, S. Marinero, L. Macchi, M. López, S. Villalba y P. Blendinger que participaron en las tareas de campo. Mónica Díaz, D. Flores, I. Olivares, D. Verzi, Y. Davies y J. Samaniego gentilmente permitieron el acceso a los catálogos de las colecciones mastozoológicas a su cargo. Este trabajo fue principalmente solventado mediante fondos aportados por el proyecto "Cambio y eficiencia de uso del territorio en el Chaco argentino" (PICT N° 1693-2006; director H. R. Grau) y se llevó a cabo con el apoyo institucional del Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas del Instituto de Ecología Regional (IER-LIEY), la Cátedra de Biogeografía de la Universidad Nacional de Chilecito (UNdeC) y del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba (UNC).

LITERATURA CITADA

- ALSOS IG, T ALM, S NORMAND y C BROCHMANN. 2009. Past and future range shifts and loss of diversity in dwarf willow (*Salix herbacea* L.) inferred from genetics, fossils and modeling. *Global Ecology and Biogeography* 18:223-239.
- ÁLVAREZ BB, A HERNANDO, ME TEDESCO, J CÉSPEDEZ, M CHATELLANAZ y L PASZCO. 2005. Proyecto PIARFON, Informe Final: Biodiversidad de Vertebrados. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, Buenos Aires, Argentina.
- ANDERSON RP, AT PETERSON y M GÓMEZ-LAVERDE. 2002. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98:3-16.
- ANDERSON RP, D LEW y AT PETERSON. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162:211-232.
- APRILE G y E MASSOIA. 1989. Proyecto Tatú carreta -3- aportes sobre la distribución geográfica de *Priodontes maximus*, con un nuevo registro en el norte de la Provincia de Córdoba. Asociación para la Protección de la Naturaleza (APRONA), Boletín Científico 14:2-5.
- BARQUEZ RM, MM DÍAZ y RA OJEDA (eds.). 2006. Mamíferos de Argentina, sistemática y distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Tucumán.
- BATJES NH. 2006. ISRIC-WISE derived soil properties on a 5 by 5 arc-minutes global grid. Report 2006/

- 02 (available through: <http://www.isric.org>). ISRIC – World Soil Information, Wageningen, Netherlands.
- BERRY PM, TP DAWSON, PA HARRISON y RG PEARSON. 2002. Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. *Global Ecology & Biogeography* 11:453-462.
- BROWN J y M LOMOLINO. 1998. *Biogeography*. Sinauer. New York.
- BURKART R, N BARBARO, RO SANCHEZ y DA GÓMEZ. 1999. Eco-regiones de la Argentina. Administración de Parques Nacionales, PRODIA.
- CARBAJO AE y UFJ PARDIÑAS. 2007. Spatial distribution model of a Hanta Virus reservoir, the long-tailed colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*), in Argentina *Journal of Mammalogy* 88:1555-1568.
- CAZIANI S et al. 2003. Línea de base y programa de monitoreo de biodiversidad del Parque Nacional Copo. Informe Final. Administración de Parques Nacionales, Argentina, 238 pp.
- CHEBEZ JC. 2008. Los que se van. Fauna argentina amenazada. Tomo 3. Albatros, Buenos Aires, Argentina.
- CHEBEZ JC, A NIGRO y OH BRAVSLASKY. 2008. Tatú Carreta. Pp. 52-59, en: Los que se van. Fauna argentina amenazada. (JC Chebez, ed.). Tomo 3. Albatros, Buenos Aires, Argentina.
- CHEBEZ JC, J PEREIRA, E MASSOIA, AG DI GIÁCOMO y S HEINONEN FORTABAT. 2005. Mamíferos de la Reserva El Bagual. Pp. 467-499, en: Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área del Chaco Húmedo (AG Di Giacomo y SF Krapovickas, eds.). *Temas de Naturaleza y Conservación* 4:1-592. Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- DIAZ GB y RA OJEDA. 2000. Libro Rojo de Mamíferos Amenazados de la Argentina. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos.
- DÍAZ MM, JK BRAUN, MA MARES y RM BARQUEZ. 2000. An update of the taxonomy, systematics, and distribution of the mammals of Salta province, Argentina. *Occasional Papers, Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History* 10:1-52.
- DÍAZ MM y RM BARQUEZ. 2007. The wild mammals of Jujuy province, Argentina: Systematics and distribution. Pp. 417-578, en: The quintessential naturalist: Honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson (DA Kelt, EP Lessa, J Salazar-Bravo y JL Patton, eds.). University of California Publications in Zoology, California.
- DORMANN CF et al. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30:609-628.
- DUNCAN RP, P CASSEY y TM BLACKBURN. 2009. Do climate envelope models transfer? A manipulative test using dung beetle introductions. *Proceedings of the Royal Society B* 267:1449-1457.
- ELITH J et al. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129-151.
- FERRER MS, AE MARVALDI y MF TOGNETTI. 2007. First records of three species of *Oxycraspedus* Kuschel (Coleoptera: Belidae) in Argentina and use of a predictive model to compare their potential distribution with the range of their host-plant, *Araucaria araucana*. *Revista Chilena de Historia Natural* 80:327-333.
- FITZPATRICK BM y M TURELLI. 2006. The geography of mammalian speciation: mixed signals from phylogenies and range maps. *Evolution* 60:601-615.
- FYLLAS NM y AY TROUMBIS. 2009. Simulating vegetation shifts in northeastern Mediterranean mountain forests under climatic change scenarios. *Global Ecology and Biogeography* 18:64-77.
- GASPARINI GM, E ORTIZ-JAUREGUIZAR y AA CARLINI. 2006. Subfamilia Tayassuinae Palmer, 1897. Pp. 114-115, en: Mamíferos de Argentina, sistemática y distribución (RM Barquez, MM Díaz y RA Ojeda, eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos. Tucumán, Argentina.
- GASPARRI NI y HR GRAU. 2009. Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972-2007). *Forest ecology and Management* 258:913-921.
- GASPARRI NI, HR GRAU y E MANGHI. 2008. Carbon pools and emissions from deforestation in extra-tropical forest of Northern Argentina between 1900 and 2005. *Ecosystem* 11:1247-1261.
- GIOVANELLI JGR, CFB HADDAD y J ALEXANDRINO. 2008. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil. *Biological Invasions* 10:585-590.
- GRAU HR, TM AIDE y NI GASPARRI. 2005a. Globalization and Soybean Expansion into Semi-arid Ecosystems of Argentina. *Ambio* 34:267-268.
- GRAU HR, NI GASPARRI y TM AIDE. 2005b. Agriculture expansion and deforestation in seasonally dry forests of north-west Argentina. *Environmental Conservation* 32:140-148.
- GUISAN A, CH GRAHAM, J ELITH y F HUETTMANN. 2007. Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size. *Diversity and Distributions* 13:332-340.
- GUISAN A y W THUILLER. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993-1009.
- HANLEY JA y BJ McNEIL. 1982. The meaning and use of the area under a Receiver Operating Characteristic (ROC) curve. *Radiology* 143:29-36.
- HANNAH L, GF MIDGLEY y D MILLAR. 2002. Climate change-integrated conservation strategies. *Global Ecology & Biogeography* 11:485-495.
- HEINONEN FORTABAT S y JC CHEBEZ. 1997. Los Mamíferos de los Parques Nacionales de la Argentina. L.O.L.A. Monografía N° 14, 76 pp.

- HIJMANS RJ, SE CAMERON, JL PARRA, PG JONES y A JARVIS. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- HIJMANS RJ y CH GRAHAM. 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology* 12:2272-2281.
- HOLDRIDGE LR, WC GRENKE, WH HATHEWAY, T LIANG y JA TOSI. 1971. *Forest Environments in Tropical Life Zones: A Pilot Study*, Oxford Pergamon Press, 747 pp.
- JAYAT JP y S PACHECO. 2006. Distribución de *Necromys lactens* y *Phyllotis osilae* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) en el noroeste argentino: modelos predictivos basados en el concepto de nicho ecológico. *Mastozoología Neotropical* 13:69-88.
- JAYAT JP, PE ORTIZ y MD MIOTTI. 2009a. Mamíferos de la selva pedemontana del noroeste argentino. Pp. 273-316, *en: Ecología, historia natural y conservación de la selva pedemontana de las yungas australes* (AD Brown, PG Blendinger, T Lomáscolo y P García Bes, eds.). Ediciones del Subtrópico, Tucumán.
- JAYAT JP, SE PACHECO y PE ORTIZ. 2009b. A predictive distribution model for *Andinomys edax* (Rodentia: Cricetidae) in Argentina. *Mastozoología Neotropical* 16:321-332.
- KUFNER M, D TAMBURINI, L GIRAUDO y V BRIGUERA. 2005. Conservación de mastofauna en fragmentos de bosque chaqueño en la región de Mar Chiquita (Córdoba, Argentina). *Ecología Aplicada* (Lima, Perú) 4:54-58.
- LIU C, PM BERRY, TP DAWSON y RG PEARSON. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28:385-393.
- MARES MA, RM BARQUEZ, JK BRAUN y RA OJEDA. 1996. Observations on the mammals of Tucumán province, Argentina. I. Systematics, distribution, and ecology of the Didelphimorphia, Xenarthra, Chiroptera, Primates, Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla, and Lagomorpha. *Annals of Carnegie Museum* 69:89-152.
- MARES MA, RA OJEDA, JK BRAUN y RM BARQUEZ. 1997. Systematics, distribution, and ecology of the mammals of Catamarca Province, Argentina. Pp. 89-141, *en: Life among the muses: papers in honor of James S. Findley* (TL Yates, WL Gannon y DE Wilson, eds.). The Museum of Southwestern Biology, The University of New Mexico, Albuquerque.
- MARES MA, RA OJEDA y MP KOSCO. 1981. Observations on the distribution and ecology of the mammals of Salta Province, Argentina. *Annals of the Carnegie Museum* 50:151-206.
- MAYER JJ y RM WETZEL. 1986. *Catagonus wagneri*. *Mammalian Species* 259:1-5.
- MOSCHIONE F y L BISHELS. 2004. Listado de los vertebrados del Parque Provincial Loro Hablador, provincia del Chaco. Informe técnico Proyecto Elé/DFS. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, Buenos Aires, Argentina, 10 pp.
- NUÑEZ MN, SA SOLMAN y MF CABRÉ. 2008. Regional climate change experiments over southern South America. II: Climate change scenarios in the late twenty-first century. *Climate Dynamic* 32:1081-1095.
- OJEDA RA. 2006. Familia Caviidae Waterhouse, 1839. Pp. 206-210, *en: Mamíferos de Argentina, sistemática y distribución* (RM Barquez, MM Diaz y RA Ojeda, eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos. Tucumán, Argentina.
- OJEDA RA y MA MARES. 1989. A biogeographic analysis of the mammals of Salta Province, Argentina. *Special Publication 27*, The Museum, Lubbock, Texas Tech University Press.
- PAUTASSO AA. 2008. Mamíferos de la provincia de Santa Fe, Argentina. *Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino"* 13(2):1-248.
- PETERSON AT y AS NYÁRI. 2008. Ecological niche conservatism and Pleistocene refugia in the Thrush-like Mourner, *Schiffornis* sp., in the Neotropics. *Evolution* 62:173-183.
- PHILLIPS SJ, RP ANDERSON y RE SCHAPIRE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling* 190:231-259.
- PHILLIPS SJ y M DUDÍK. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161-175.
- PORCASI X, GE CALDERÓN, M LAMFRI, M SCAVUZZO, MS SABATINI y JJ POLOP. Predictive distribution maps of rodent reservoir species of zoonoses in southern America. *Mastozoología Neotropical* 12:199-216.
- PORINI G. 2001. Tatú Carreta (*Priodontes maximus*) en Argentina. *Edentata* 4, UICN Conservation International.
- QUIROGA V y G BOAGLIO. 2006. Proyecto de evaluación poblacional y monitoreo de mamíferos en El Impenetrable chaqueño. Informe general. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, Buenos Aires, Argentina, 26 pp.
- RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ F y J ARROYO. 2008. Reconstructing the demise of Tethyan plants: climate-driven range dynamics of *Laurus* since the Pliocene. *Global Ecology and Biogeography* 17:685-695.
- ROIG VG. 1991. Desertification and distribution of mammals in the Southern Cone of South America. Pp. 239-279, *en: Latin American mammals: their conservation, ecology, and evolution* (MA Mares y DJ Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press.
- ROSENZWEIG M. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.
- SCHIPPER J, JS CHANSON, F CHIOZZA et al., 2008. The status of the world's land and marine mammals: Diversity, threat, and knowledge. *Science* 5899:225-230.

- SOBERÓN J y AT PETERSON. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10.
- STOCKWELL D y I NOBLE. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* 33:385-390.
- TORRELLA SA y J ADÁMOLI. 2006. Situación ambiental de la ecorregión del Chaco Seco. Pp. 75-82, en: *La situación ambiental Argentina 2005* (A Brown, U Martínez Ortiz, M Acerbi y J Corcuera, eds.). Fundación Vida Silvestre Argentina.
- VIZCAÍNO SF, AM ABBA y CM GARCÍA ESPONDA. 2006. *Magnaorden Xenarthra* Cope, 1889. Pp. 46-56, en: *Mamíferos de Argentina, sistemática y distribución* (RM Barquez, MM Díaz y RA Ojeda, eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Tucumán, Argentina.
- WALTARI E, RJ HIJMANS, A TOWNSEND PETERSON, AS NYÁRI, SL PERKINS y RP GURALNICK. 2007. Locating Pleistocene Refugia: comparing phylogeographic and ecological niche model predictions. *Plos One* 7:1-11.
- YOST AC, SL PETERSEN, M GREGG y R MILLER. 2008. Predictive modeling and mapping Sage Grouse (*Centrocercus urophasianus*) nesting habitat using Maximum Entropy and a long-term dataset from Southern Oregon. *Ecological Informatics* 3:375-386

APÉNDICE

Registros de presencia para las cuatro especies de mamíferos consideradas en este estudio. M = muestreos de campo. Explicación de los acrónimos en el texto principal.

Catagonus wagneri. Chaco: Estancia San Miguel, ruta 90 a 15 km del cruce con la ruta 11, -26.96 S, -59.03 W (OMNH 23596); Parque Provincial Fuerte Esperanza, -25.116947 S, -61.835945 W (Chebez 2008); Reserva Aborigen, -24.850431 S, -62.014353 W (Quiroga y Boaglio 2006); Reserva Provincial Loro Hablador, -25.423928 S, -61.788688 W (Moschione y Bishels 2004). FORMOSA: Reserva Nacional Formosa, -24.316667 S, -61.716667 W (Heinonen Fortabat y Chebez 1997). Salta: Agua Linda, -23.258421 S, -63.51316 W (MACN 36.695); Dragones, -23.223655 S, -63.337796 W (MACN 36.719); Morillo (= Juan Solá), -23.458136 S, -62.90414 W (MCNS 22); Palma Chueca, Bañados del Quirquincho, -24.103719 S, -63.374414 W (MCNS 14, 19 y 25). Santiago del Estero: Agua Azul, -26.517444 S, -64.152581 W (com. pers., L. Macchi); Nueva Esperanza, -26.194106 S, -64.234125 W (FML 1923, 4831, 4832 y 4833); Parque Nacional Copo (sector norte), -25.663028 S, -61.797667 W; Parque Nacional Copo (sector sur), -25.688833 S, -61.788861 W (Caziani et al. 2003); Santo Domingo, -26.2166667 S, -63.7833333 W (OMNH 23595).

Priodontes maximus. Chaco: 4 bocas (entre Miraflores y Nueva Pompeya), -25.372765 S, -60.992658 W (Chebez et al. 2008); Charata, -27.196037 S, -61.172909 W (Pautasso 2008); La Pirámide, -25.651613 S, -61.711124 W; Los Frentones, -26.395651 S, -61.429662 W (Chebez et al. 2008); Parque Nacional Chaco, -26.666667 S, -59.8 W (Heinonen Fortabat y Chebez 1997; registro histórico); Parque Provincial Fuerte Esperanza, -25.116947 S, -61.835945 W (Chebez et al. 2008); Reserva Aborigen, -24.850431 S, -62.014353 W (Quiroga y Boaglio 2006); Río Muerto, -26.295476 S, -61.673517 W (Porini 2001); Reserva Provincial Loro Hablador, -25.423928 S, -61.788688 W (Chebez et al. 2008). Formosa: Pozo del Sargento, -23.6125011 S, -61.8208351 W (M); ruta provincial 28, a 5 km de Posta Cambio Zalazar, -24.256062 S, -60.222023 W (Chebez et al. 2008); Estancia Fortín Quebracho, -24.666667 S, -59.233333 W (Álvarez et al. 2005); Fortín Lugones, -24.2827 S, -59.845643 W (MACN 39.2); Fraga, -23.746598 S, -62.155228 W (CFA 10556); Lote 27 cerca de Las Lomitas, -24.59366 S, -60.97425 W; Muñiz, -24.71414 S, -60.52862 W (com. pers. C. R. Spagarino); Pozo del Mortero, -24.401503 S, -61.033186 W (Porini 2001); Reserva Natural Formosa, -24.316667 S, -61.716667 W (Heinonen Fortabat y Chebez 1997, registro histórico); Tatané, -26.394005 S, -58.35218 W (Chebez et al. 2008). Salta: Cerrillos, -24.916 S, -65.483 W (Díaz et al., 2000). Santiago del Estero: Campo Gallo, -26.570796 S, -62.864376 W (Chebez et al. 2008); Herrera, -28.477752 S, -63.075993 W (MACN 13.22); Los Pirpintos, -26.13521 S, -62.047804 W (Chebez et al. 2008); Monte Quemado, -25.789474 S, -62.853976 W (Roig 1955 en Chebez et al. 2008); Parque Nacional Copo, sector norte, -25.663028 S, -61.797667 W; Parque Nacional Copo, sector norte, -25.688833 S, -61.788861 W, no utilizado en el modelo debido a su cercanía al anterior); Parque Nacional Copo, sector sur, -25.973129 S, -61.939181 W (Caziani et al. 2003).

Tolypeutes matacus. Chaco: 6 leguas al S de Presidencia Roca, -26.413682 S, -59.614002 W (MACN 29.908, 29.909 y 29.910); Estancia Juramento, -25.780361 S, -61.605869 W (Caziani et al. 2003); Pampa del Indio, -26.015028 S, -59.954041 W (MACN 30.14); Paraje Luján, -25.190029 S, -62.274188 W (Quiroga y Boaglio 2006); Parque Nacional

Chaco (Heinonen Fortabat y Chebez 1997); Parque Provincial Pampa del Indio, -26.266667 S, -59.966667 W (Álvarez et al. 2005); Reserva Aborigen, -24.850431 S, -62.014353 W (Quiroga y Boaglio 2006); Reserva Provincial Loro Hablador, -25.423928 S, -61.788688 W (Moschione y Bishels 2004). Córdoba: Las Saladas, -30.710706 S, -63.193911 W (MFA ZV-M.355); Reserva Provincial Chancaní, -31.358653 S, -65.470615 W (obs. pers., R. Torres); Villa Candelaria, -29.864355 S, -63.355626 W (Kufner et al. 2005). Formosa: 15 km al W de Palo Santo, -25.551735 S, -59.488352 W (CFA 05170); Estancia Fortín Quebracho, -24.666667 S, -59.233333 W (Álvarez et al. 2005); Reserva Ecológica El Bagual, -25.983333 S, -58.400000 W (Chebez et al. 2005); El Colorado, -26.303475 S, -59.365384 W (CFA 03819); Fortín Nuevo Pilcomayo, -23.861983 S, -60.876036 W (MACN 50.41 y 50.42); Ibarreta, -25.198101 S, -59.822497 W (CFA 06344); Ingeniero Juárez, -23.897612 S, -61.864205 W (MACN 47.123, 47.124, y del 54.162 al 54.164); Las Lomitas, -24.702232 S, -60.581360 W (MACN 36.981, 37.46, 37.47, 37.49 y 37.50); Lote 27 cerca de Las Lomitas, -24.59366 S, -60.97425 W (M); Pirané, -25.719007 S, -59.109145 W (FML 456 y 457); Parque Nacional Río Pilcomayo, -25.033333 S, -58.200000 W; Reserva Nacional Formosa, -24.316667 S, -61.716667 W (Heinonen Fortabat y Chebez 1997). SALTA: 31 km al SSW de Dragones, Río Bermejo, -23.51538 S, -63.43241 W; 5 km al W de Jollin, -22.133 S, -63.3 W (Díaz et al., 2000); Agua Linda, -23.258421S, -63.513160 W (MACN 36.596 al 36.607); Dragones, -23.223655 S, -63.337796 W (MACN 36.259 al 36.261, 36.587 al 36.595, 36.609 al 36.612, 36.797 y 36.801); Hickmann, -23.202277 S, -63.571192 W (FML 33); Joaquín V. González, -25.121721 S, -64.114440 W (FML 6208); Las Colmenas, -23.77891 S, -63.69133 W (M); La Matanza, -23.3 S, -63.366 W (FML 454); La Represa, -25.270360 S, -64.285242 W (MACN 30.394 y 30.395); Las Piedritas, 12 km al norte de Morillo (= Juan Solá), -23.362577 S, -62.891680 W (CFA 04423 y 04424); Los Colorados, -24.703267 S, -63.190523 W (FML 4131, 4132 y 4134); Luna Muerta, -23.216 S, -63.566 W (Díaz et al., 2000; no considerado en el modelo dada su cercanía a otros); Palma Chueca, Bañados del Quirquincho, -24.103719 S, -63.374414 W (MCNS 27, 28 y 97); Quebrachal, -25.333040 S, -64.011542 W (FML 136); Rivadavia, -24.183 S, -62.883 W; Tonono, -22.397541 S, -63.484039 W (USNM 291935.7302205); Yacimiento Tonono, -22.483 S, -63.316 W (Díaz et al., 2000). Santa Fe: Estancia Urunday, -28.532361 S, -61.769297 W (Pautasso, 2008); Km 442, -28.083333 S, -61.550000 W (MFA-ZV-M.150). Santiago del Estero: Algarrobal Viejo, -25.723724 S, -63.996499 W (MCNS 115); Monte Pampa de Villa La Punta, -28.349987 S, -64.783352 W (CFA 10434, no considerado en el modelo dada su cercanía a otros); Bandera, -28.873089 S, -62.279759 W (FML 4848); Breitas, -28.017363 S, -64.766366 W (CFA 08894, no considerado en el modelo dada su cercanía a otros); El Caburé, -26.012058 S, -62.341699 W (MACN 42.98, 42.102 y 42.103); Girardot, -27.618981 S, -62.168114 W (MLP 851); Guampacha, -28.032730 S, -64.783306 W (CFA 10257 y 10381); Herrera, -28.476057 S, -63.078850 W (MACN 36.798, 36.799 y 40.211); Pampa de los Guanacos, -26.233899 S, -61.859124 W (MLP 1217); Parque Nacional Copo, sector norte, -25.663028 S, -61.797667 W; Parque Nacional Copo, sector sur, -25.973129 S, -61.939181 W (Caziani et al., 2003); Retiro, -27.068546 S, -64.462443 W (CFA s/ número); Reserva Provincial Copo, -25.870083 S, -62.194361 W (Caziani et al., 2003); Santa Rosa, -29.195156 S, -63.977217 W (CFA 10428); Vilelas, -27.951632 S, -62.629243 W (GBIF-Sweden, NRM 600181, 603409 al 603412 y 622726 al 622728); Villa La Punta, -28.367578 S, -64.787930 W (CFA 10821, 10822, 10849 al 10853, 11037, 11038 y 11059). Tucumán: Chicligasta, -27.466 S, -65.116 W (Mares et al., 1996).

Pediolagus salinicola. Chaco: Nueva Pompeya, -24.921664 S, -61.493348 W (CFA 04243); Paraje Luján, -25.190029 S, -62.274188 W; Reserva Aborigen, -24.850431 S, -62.014353 W (Quiroga y Boaglio, 2006); Reserva Provincial Loro Hablador, -25.423928 S, -61.788688 W (Moschione y Bishels, 2004). CÓRDOBA: Chancaní, -31.36911 S, -65.470537 W; Córdoba, Monte de las Barrancas, -30.110401 S, -64.936218 W (obs. pers. R. Torres). Formosa: 8 km al E de Morillo, -23.503226 S, -62.82426 W (CFA 04436); 10 km al W de Page, -23.671902 S, -62.479037 W (CFA 04435); El Colorado, -26.304033 S, -59.365232 W (CFA 06350); El Trébol, -23.94583 S, -61.87083 W (M); Florencia, -24.201054 S, -62.017006 W (MACN 54.165 y 54.166); Ingeniero Juárez, Laguna Vaca Perdida, -23.4833333 S, -61.6666667 W (FML 32); Bazán, -24.537319 S, -60.835535 W (CFA 03935, 04134 y 04135); La Soledad, -24.146372 S, -60.701004 W (CFA 03934); María Cristina, -22.7625008 S, -62.2708321 W (M); Palma Sola, -23.603712 S, -61.371857 W (FML 797 y 798); Pozo de las Niñas, -24.18333 S, -61.91667 W (MACN 47.122); Reserva Natural Formosa, -24.316667 S, -61.716667 W (Heinonen Fortabat y Chebez, 1997, y M); Ruta 81, 15 km al N de Laguna Yema, -24.173557 S, -61.358683 W (CFA 04433); Formosa, Ruta 81, 20 km al W de Los Chiriguano, -24.006267 S, -61.631263 W (CFA 04434); Tichá, -24.42013 S, -61.08198 W (M). SALTA: 4 km al NE de Santa Victoria, -22.266 S, -62.7 W; 5 km al SE de Santa María, -22.133 S, -62.816 W (Mares et al., 1981); ca. La Unión, -23.86767 S, -63.21625 W (M); ca. Pichanal, -23.36362 S, -64.00784 W (M); Campo Grande, 17 km al E de Sto. Domingo, -24.709299 S, -63.443333 W (FML 5202); Dragones, -23.223655 S, -63.337796 W (MACN 36.57); El Palmar, 7 km al sur de Morillo (= Juan Solá), -23.525285 S, -62.921168 W (CFA 04428); Gavilán Pozo, 60 km al NE de J. V. González, -24.875344 S, -63.594902 W (FML 1140 y 1434); Joaquín V. González, -25.122274 S, -64.114792 W (FML 1129); Las Colmenas, -23.75521 S, -63.63073 W (M); Las Moras, 21 km al norte de Morillo (= Juan Solá), -23.286321 S, -62.886051 W (CFA 04427); Los Colorados (obs. pers., R. Torres); Macapillo, -25.367187 S, -64.016744 W (FML 202, MACN del 10.388 al 10.391, y 32.28); Morillo (= Juan Solá), -23.460211 S, -62.898251 W (CFA 04421); Palma Chueca, Bañados del Quirquincho, -24.103719 S, -63.374414 W (MCNS 74, 80 y 101); Rivadavia, -24.180742 S, -62.888891 W (MACN 33.166). SANTA FE: 6 km al S de Tostado, -29.279959 S, -61.757256 W (Contreras, 1966 en

Pautasso, 2008). Santiago del Estero: Monte Pampa de Villa La Punta, -28.349987 S, -64.783352 W (CFA 10435); La Fragua, -26.0845 S, -64.343865 W (MACN 17363 y 17364); Lugones, -28.331113 S, -63.335178 W (MACN 39.519 y 39.520); Pinto, -29.132371 S, -62.677118 W (FML 790, 791, 792 y 793); Retiro, -27.068546 S, -64.462443 W (CFA10540 y 10541); Reserva Provincial Copo, -25.871417 S, -62.188167 W (Caziani et al., 2003); Tres Cerros, -28.247758 S, -64.964357 W (CFA 10363); Tusca Pozo, -27.599978 S, -63.500015 W (MACN 17367).