

Aumento de los efectos sinérgicos de la destrucción de hábitat y la caza en mamíferos durante tres décadas en el Gran Chaco



Resumen: La destrucción de hábitat y la sobreexplotación son las principales amenazas para la biodiversidad y, cuando coexisten, su impacto combinado es generalmente mayor que el individual. Sin embargo, falta un conocimiento detallado de las huellas espaciales de estas amenazas, incluido dónde se superponen y cómo cambian con el tiempo. Aquí, desarrollamos un enfoque novedoso para reconstruir las huellas individuales y combinadas de ambas amenazas a lo largo del tiempo. Combinamos mapas satelitales de cambio de cobertura terrestre, modelos de idoneidad del hábitat y modelos de presión de caza para demostrar nuestro enfoque para la comunidad de mamíferos más grandes en la región del Gran Chaco, un foco global de deforestación que cubre partes de Argentina, Bolivia y Paraguay. Primero, encontramos que las huellas de la destrucción de hábitat y la presión de caza se expandieron considerablemente entre 1985 y 2015, a través de ~40% de todo el Chaco, el doble del área afectada por la deforestación. En segundo lugar, ambas amenazas actuaron cada vez más juntas dentro de los rangos de los mamíferos más grandes en el Chaco (aumento del 17% en promedio, $\pm 20\%$ DE, aumento acumulativo de amenazas concurrentes en 465,000 km²), lo que sugiere grandes efectos sinérgicos. Por el contrario, las áreas núcleo de hábitats de alta calidad disminuyeron en promedio en un 38%. En tercer lugar, identificamos las áreas prioritarias restantes para la conservación en el norte y centro del Chaco, muchas de las cuales están fuera de la red de áreas protegidas. También identificamos focos de impactos de alta amenaza en el centro de Paraguay y el norte de Argentina, proporcionando una plantilla espacial para acciones de conservación específicas de amenazas.

Citar siempre como | Please always cite as:

Alfredo Romero-Muñoz, Ana Benítez-López, Damaris Zurell, Matthias Baumann, Micaela Camino, Julieta Decarre, Hugo Castillo del, Anthony J. Giordano, Bibiana Gómez-Valencia, Christian Levers, Andrew J. Noss, Verónica Quiroga, J. Jeffrey Thompson, Ricardo Torres, Marianela Velilla, Andrea Weiler, Tobias Kuemmerle (2020). *Increasing synergistic effects of habitat destruction and hunting on mammals over three decades in the Gran Chaco*. *Ecography*, 43(7), 954-966.

Enlace al artículo original | Link to the original paper:

<https://doi.org/10.1111/ecog.05053>

¡Hola!

Somos un equipo de científicos del Departamento de Geografía de la Universidad Humboldt de Berlín interesados en la conservación y el uso de la tierra. Estudiamos los vínculos entre cambios de uso de la tierra, pérdida de biodiversidad y acciones de conservación en varias regiones del mundo, entre ellas, el bosque seco de Sudamérica. Aquí proporcionamos una traducción al español de los resultados de nuestra investigación, para hacerla accesible a aquellos interesados hispano-hablantes. Si cita nuestro trabajo por favor utilice la cita original proporcionada en esta página.

Aumento de los efectos sinérgicos de la destrucción de hábitat y la caza en mamíferos durante tres décadas en el Gran Chaco

Alfredo Romero-Muñoz, Ana Benítez-López, Damaris Zurell, Matthias Baumann, Micaela Camino, Julieta Decarre, Hugo Castillo del, Anthony J. Giordano, Bibiana Gómez-Valencia, Christian Levers, Andrew J. Noss, Verónica Quiroga, J. Jeffrey Thompson, Ricardo Torres, Marianela Velilla, Andrea Weiler, Tobias Kuemmerle

Resumen

La destrucción de hábitat y la sobreexplotación son las principales amenazas para la biodiversidad y, cuando coexisten, su impacto combinado es generalmente mayor que el individual. Sin embargo, falta un conocimiento detallado de las huellas espaciales de estas amenazas, incluido dónde se superponen y cómo cambian con el tiempo. Estas brechas de conocimiento son barreras reales para una planificación efectiva de la conservación. Aquí, desarrollamos un enfoque novedoso para reconstruir las huellas individuales y combinadas de ambas amenazas a lo largo del tiempo. Combinamos mapas satelitales de cambio de cobertura terrestre, modelos de idoneidad del hábitat y modelos de presión de caza para demostrar nuestro enfoque para la comunidad de mamíferos más grandes (48 especies >1 kg) en la región del Gran Chaco de 1,1 millones de km², un foco global de deforestación que cubre partes de Argentina, Bolivia y Paraguay. Esto aporta tres hallazgos clave. Primero, encontramos que las huellas de la destrucción de hábitat y la presión de caza se expandieron considerablemente entre 1985 y 2015, a través de ~40% de todo el Chaco, el doble del área afectada por la deforestación. En segundo lugar, ambas amenazas actuaron cada vez más juntas dentro de los rangos de los mamíferos más grandes en el Chaco (aumento del 17% en promedio, $\pm 20\%$ DE, aumento acumulativo de amenazas concurrentes en 465,000 km²), lo que sugiere grandes efectos sinérgicos. Por el contrario, las áreas núcleo de hábitats de alta calidad disminuyeron en promedio en un 38%. En tercer lugar, identificamos las áreas prioritarias restantes para la conservación en el norte y centro del Chaco, muchas de las cuales están fuera de la red de áreas protegidas. También identificamos focos de impactos de alta amenaza en el centro de Paraguay y el norte de Argentina, proporcionando una plantilla espacial para acciones de conservación específicas de amenazas. En general, nuestros hallazgos sugieren un aumento de los efectos sinérgicos entre la destrucción de hábitat y la presión de caza en el Chaco, una situación probablemente común en muchas fronteras tropicales de deforestación. Nuestro trabajo destaca cómo las amenazas pueden rastrearse en el espacio y el tiempo para comprender su impacto individual y combinado, incluso en situaciones donde los datos son escasos.

Palabras clave: Planificación de la conservación, defaunación, deforestación, pérdida de hábitat, cambio de uso de la tierra, sobreexplotación

INTRODUCCIÓN

La destrucción de hábitat y la sobreexplotación son los dos principales impulsores de la sexta extinción masiva, y ambas amenazas continúan expandiéndose (IPBES 2019). Por un lado, la creciente demanda de alimentos, piensos para ganado y biocombustibles desencadena cambios generalizados en el uso de la tierra, incluida la expansión agrícola hacia los hábitats naturales restantes en el Sur Global (Kehoe et al. 2017). Por otro lado, la sobreexplotación (es decir, la caza insostenible, la recolección de animales y plantas, la tala o la pesca) (IPBES 2019), se expande rápidamente a medida que crece la población humana mundial, aumenta la riqueza y aumenta la demanda de animales y plantas silvestres (por ejemplo, carne, especímenes vivos) (Benítez-López et al. 2017; Benítez-López et al. 2019). Por lo tanto, comprender el alcance de estas amenazas y cómo cambian con el tiempo es de vital importancia para informar las acciones de conservación (Pressey et al. 2007; Wilson et al. 2005).

La destrucción de hábitat y la sobreexplotación pueden sinergizarse cuando actúan simultáneamente, exacerbando sus impactos individuales sobre la biodiversidad (Brook et al. 2008). Por ejemplo, la deforestación aumenta el acceso de los cazadores a la reducción del hábitat y a áreas anteriormente remotas (Peres 2001), al igual que el desarrollo de infraestructura vial relacionada con la expansión de la agricultura (Laurance et al. 2014). Sin embargo, a pesar de estos efectos sinérgicos, las interacciones entre la destrucción de hábitat y la sobreexplotación siguen siendo débilmente comprendidas, y la mayoría de los estudios en conservación y ecología continúan estudiando las amenazas de forma aislada (Brook et al. 2008; Dirzo et al. 2014), porque faltan enfoques y conjuntos de datos para estudiar conjuntamente múltiples amenazas (Joppa et al. 2016; Pressey y otros 2007; Wilson et al. 2005).

Evaluar la huella espacial de las amenazas a la biodiversidad, cómo se superponen estas huellas, dónde permanecen ausentes y cómo cambian con el tiempo, a lo que aquí nos referimos colectivamente como la "geografía de las amenazas", puede ayudar a comprender los efectos individuales y combinados de esas amenazas. Comprender la geografía de las amenazas también es imprescindible para guiar la planificación de la conservación mediante la identificación de dónde deben llevarse a cabo acciones de conservación específicas de la amenaza (Pressey et al. 2007; Wilson y otros 2005; Wilson et al. 2007). Sin embargo, mapear la geografía de las amenazas es un desafío. Pocos estudios han mapeado múltiples amenazas a gran escala; típicamente dentro del alcance de estudios de una sola especie (Bleyhl et al. 2015; Romero-Muñoz et al. 2019b), que tiene un valor limitado para la planificación de la conservación que se dirige a facetas más amplias de la biodiversidad (Nicholson y Possingham 2006). Por otro lado, los estudios que evalúan grupos más amplios de especies generalmente se basan en las categorizaciones de amenazas y los mapas de distribución basados en expertos de la UICN, asumiendo así que las amenazas afectan a múltiples especies de manera uniforme (por ejemplo, Allan et al. 2019; Gallego-Zamorano et al. 2020; Symes et al. 2018), que es demasiado simplista. Además, los mapas de rango basados en expertos contienen presencias falsas y varían enormemente en calidad, dependiendo de las regiones y los taxones, y su uso se limita a resoluciones muy gruesas (Di Marco et al. 2017; Ficetola et al. 2014). En consecuencia, estos enfoques son insuficientes para informar las acciones de

gestión específicas de amenazas sobre el terreno (Tulloch et al. 2015; Wilson et al. 2005). Se necesitan urgentemente nuevos enfoques para mapear las respuestas específicas de la especie a las amenazas para múltiples especies simultáneamente y en resoluciones útiles para los profesionales (Pressey et al. 2007; Tulloch et al. 2015; Wilson et al. 2005).

Los avances recientes en teledetección permiten ahora la reconstrucción de historias detalladas de cambio de tierra a lo largo de varias décadas y grandes áreas (Baumann et al. 2017; Hansen et al. 2013; Song et al. 2018). Esto proporciona oportunidades para evaluar el cambio de hábitat dinámicamente, pero pocos estudios hasta la fecha han hecho uso de estas oportunidades (Maguire et al. 2015; Oeser et al. 2019; Romero-Muñoz et al. 2019b). Asimismo, se están desarrollando nuevos enfoques para evaluar el impacto de la caza en el espacio (Benítez-López et al. 2017). Tales modelos de presión de caza sintetizan el conocimiento a través de estudios locales, para describir cómo las respuestas específicas de la especie a la caza varían a través de los paisajes (Benítez-López et al. 2019). Aquí, proponemos combinar la idoneidad del hábitat y los modelos de presión de caza para caracterizar las huellas de la destrucción de hábitat y la caza, y cómo se superponen.

La comprensión de la interacción de las huellas de la destrucción de hábitat y la caza es particularmente pobre en las fronteras tropicales de deforestación, donde la rápida destrucción de hábitat a menudo se combina con una alta presión de caza (Benítez-López et al. 2019; Peres 2001). Esta situación es particularmente grave en los bosques secos tropicales, que están desapareciendo rápidamente en todo el mundo (Curtis et al. 2018; Hoekstra et al. 2005). Sin embargo, estos sistemas siguen estando débilmente protegidos (Miles et al. 2006) y poco investigados (Blackie et al. 2014). Los impactos individuales y combinados de la destrucción de hábitat y la caza en la biodiversidad en estos bosques son muy poco claros, lo que se traduce en una barrera real para la implementación de la planificación y la acción de conservación.

Con 1,1 millones de km², la región del Gran Chaco (en adelante Chaco) en Sudamérica, que se extiende a partes de Argentina, Paraguay y Bolivia, es el bosque seco tropical y subtropical continuo más grande del mundo, pero recientemente se ha convertido en un foco global de deforestación debido a la rápida expansión agrícola a través de las diversas fronteras de deforestación que abarca (Baumann et al. 2017; Curtis et al. 2018; Le Polain de Waroux et al. 2018). Al mismo tiempo, la caza está muy extendida allí, causando una defaunación masiva (Altrichter 2006; Noss y otros 2005; Periago et al. 2014). Juntas, estas amenazas hacen del Chaco una prioridad de conservación global (Kuemmerle et al. 2017; WWF 2015). La creciente evidencia sugiere interacciones importantes entre la destrucción de hábitat y la caza en esta región. Por ejemplo, los grandes mamíferos desaparecen de los parches de bosque restantes poco después de que las áreas circundantes son deforestadas porque son fácilmente cazados (Núñez-Regueiro et al. 2015; Semper-Pascual et al. 2019). Del mismo modo, los ganaderos en áreas donde los pastizales se expanden a menudo persiguen a los grandes depredadores por temor a los ataques al ganado (Quiroga et al. 2016; Romero-Muñoz et al. 2019b). Sin embargo, nuestra comprensión de cómo estas amenazas se desarrollan e interactúan en el espacio es muy limitada.

Aquí, reconstruimos las huellas espaciales individuales y combinadas de la destrucción de hábitat y la presión de caza para mamíferos más grandes (>1 kg de peso corporal) en todo el Chaco entre 1985 y 2015. Combinamos reconstrucciones satelitales del uso de la tierra con modelos de idoneidad de hábitats calibrados en el tiempo y específicos de la especie y modelos de presión de caza. Esto permite evaluar las huellas de la destrucción de hábitat y la caza e identificar los focos de amenaza, así como la forma en que cambian con el tiempo. Específicamente, nuestro objetivo fue responder a las siguientes preguntas:

1. ¿Cómo han cambiado las huellas de destrucción de hábitat y la presión de caza sobre los mamíferos más grandes en el Chaco desde 1985?
2. ¿Cuál es la importancia relativa, en términos de la proporción de áreas de distribución de las especies afectadas y sus huellas generales, de estas dos amenazas que actúan solas frente a juntas, y cómo esto ha cambiado con el tiempo?
3. ¿Cómo ha cambiado la distribución de las áreas núcleo, donde las amenazas están ausentes, desde 1985, y dónde están los focos actuales de amenazas y las áreas prioritarias para la conservación?

MÉTODOS

Región de estudio

La región del Chaco es una región altamente biodiversa que abarca partes de Bolivia, Paraguay y Argentina (Olson et al. 2001; TNC y otros 2005). El clima varía de tropical (norte) a subtropical (sur). La precipitación es estacional y oscila entre >1.200 mm/año (este) y <400 mm/año (oeste y sur). Los bosques xerófilos son la dominación de la vegetación, intercalados con bosques de galería y sabanas (Prado 1993). El Chaco tiene una larga historia de uso de la tierra, con pueblos indígenas que usan el área durante milenios y criollos que practican la ganadería de subsistencia por hasta 200 años (Camino et al. 2018). La reciente expansión de la agricultura intensificada, impulsada principalmente por la agroindustria a gran escala y orientada al mercado, ha reducido más de 142,000 km² de bosques (>20% de los bosques del Chaco) a pastizales y tierras de cultivo entre 1985 y 2015 (Baumann et al. 2017). La caza también está muy extendida (ver Extended Methods en Información Suplementaria), con muchos actores que cazan por razones de subsistencia, comerciales, culturales y de represalia, produciendo en conjunto una defaunación generalizada en todo el Chaco. (Periago et al. 2014; Semper-Pascual et al. 2018; Torres et al. 2014). Solo el 9,1% del Chaco está actualmente protegido (Nori et al. 2016)

Preparación de datos

Reunimos 27.408 lugares de presencia de encuestas locales y observaciones oportunistas para 56 mamíferos terrestres más grandes. Estos registros fueron recopilados desde 1978 hasta 2018, en parte por los autores, y de bases de datos públicas (por ejemplo, GBIF) y de organizaciones

gubernamentales y no gubernamentales (ver Tabla S1 para más detalles). Para reducir el sesgo de muestreo, filtramos espacialmente las ubicaciones de presencia aplicando una distancia mínima de 10 km entre las ubicaciones de presencia (Kramer-Schadt et al. 2013). Solo incluimos especies con más de 10 puntos después de aplicar el filtrado espacial, lo que resultó en una lista final de 48 especies, para las cuales conservamos un total de 4,611 ubicaciones de presencia.

Como predictores potenciales para nuestros modelos de idoneidad de hábitat y presión de caza, generamos 11 variables a una resolución de 1 km² (Tabla S2). Todas las variables cubrieron todo el Chaco más un amortiguador de 30 km para tener en cuenta los posibles efectos fronterizos (Piquer-Rodríguez et al. 2015). Para el modelo de hábitat, incluimos cuatro variables que caracterizan la cobertura de la tierra (%bosque, %tierras de cultivo, %pastizales, %pastizales), tres variables que describen la estructura del hábitat (%borde del bosque, distancia al agua) y dos variables climáticas (temperatura media anual, precipitación media anual); Cuadro S2). Para evaluar la colinealidad entre predictores, calculamos los coeficientes de correlación de Pearson para cada par de variables y mantuvimos la variable con mayor poder explicativo para pares con $r > 0.7$ (Dormann et al. 2013) (Figura S1).

Para el modelo de presión de caza, seguimos a Benítez-López et al. (2019) y utilizamos tres predictores: Distancia a los puntos de acceso de los cazadores, Densidad de población humana (ambos indicadores de riesgo de caza) y Masa corporal de la especie (un indicador de la vulnerabilidad intrínseca de una especie a la disminución de la población como resultado de la caza) (Cuadro S2). Definimos las características espaciales que representan los puntos de acceso de los cazadores para cada especie por separado, en función de la experiencia regional de los autores (véase la Tabla S3). La evaluación de los ranchos de subsistencia implicó la digitalización de pantalla de > 27,000 ranchos individuales repartidos por todo el Chaco y la evaluación de su persistencia en el tiempo utilizando imágenes de alta resolución en Google Earth. Del mismo modo, reconstruimos la evolución de la red de carreteras desde 1985 en base a imágenes satelitales históricas (ver Métodos extendidos en la Información de apoyo para más detalles).

Modelización de la destrucción de hábitat y la presión de caza a lo largo del tiempo

Parametrizamos (1) un modelo de idoneidad del hábitat, caracterizando la disponibilidad de recursos, y (2) un modelo de presión de caza, caracterizando las disminuciones de población específicas de la especie debido a la caza. Al superponer los dos mapas resultantes, identificamos cuatro categorías de hábitat para cada especie individualmente, de acuerdo con las amenazas prevalentes: área núcleo (buena idoneidad del hábitat y baja presión de caza), hábitat pobre (poca idoneidad del hábitat, pero baja presión de caza), solo presión de caza (alta presión de caza, pero buena idoneidad del hábitat) y ambas amenazas juntas (mala idoneidad del hábitat y alta presión de caza). Rastreamos estas categorías de hábitat a lo largo del tiempo utilizando modelos calibrados en el tiempo para cada especie, lo que resultó en series temporales de las huellas de amenaza individuales y combinadas (Figura 1).

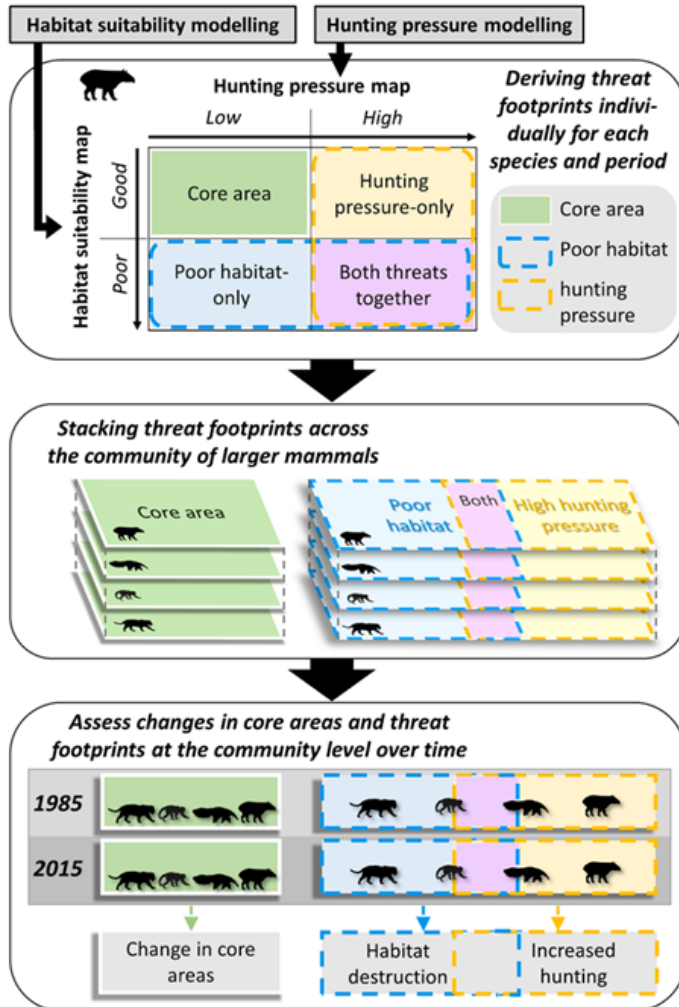


Figura 1: Marco para reconstruir la “geografía de las amenazas” debido a la destrucción de hábitat y la presión de caza para 48 mamíferos más grandes en el Chaco desde 1985 hasta 2015. Primero modelamos la huella espacial de cada amenaza por especie, luego apilamos estas huellas en toda la comunidad y luego usamos esta información para evaluar cómo las huellas espaciales de las amenazas cambiaron con el tiempo (incluidas las superposiciones de amenazas).

Para representar la idoneidad del hábitat, utilizamos modelos de máxima entropía (Phillips et al. 2017). Este es un algoritmo de modelado de distribución de especies no paramétrico de solo presencia que funciona bien para predecir la idoneidad del hábitat, incluso para muestras pequeñas (Elith y Leathwick 2009) y para modelos de hábitat calibrados en el tiempo (Kuemmerle et al. 2012; Romero-Muñoz et al. 2019b; Sieber et al. 2015). Los modelos calibrados en el tiempo tienen dos ventajas clave: (1) hacen uso de todos los datos disponibles, a lo largo de todo el período de tiempo estudiado, y (2) aseguran que los cambios observados en la idoneidad del hábitat se deben únicamente a cambios en las variables predictoras, y no debido a una distribución desigual de los puntos a lo largo del tiempo o a un sesgo de muestreo variable (Nogués-Bravo 2009; Sieber et al. 2015). Ajustamos modelos de máxima entropía para cada especie utilizando Maxent (v3.4.1) (Phillips et al. 2017) utilizando solo características de bisagra

para evitar el sobreajuste (Elith et al. 2010). Probamos un rango de parametrizaciones y seleccionamos un multiplicador de regularización de 1 y un valor de prevalencia de 0,5 (Elith et al. 2010).

Como puntos de fondo, se crearon conjuntos de puntos para cada especie individualmente para tener en cuenta las diferencias en la distribución de las especies, así como el esfuerzo de muestreo en el espacio y el tiempo, lo que ayuda a evitar problemas derivados de los sesgos de muestreo (Elith et al. 2010; Merow et al. 2013). Utilizamos 10.000 puntos de fondo que distribuimos proporcionalmente en el tiempo según los puntos de presencia. Luego extrajimos los valores predictores para cada presencia y punto de fondo del año en que se muestreó cada punto (Sieber et al. 2015). Esto produjo un único modelo de Maxent calibrado en el tiempo por especie, que luego proyectamos en los conjuntos de variables predictoras de 1985, 2000 y 2015 (consulte Métodos extendidos en la Información de apoyo para obtener más detalles). Para evaluar la solidez de nuestros modelos, realizamos una validación cruzada de 10 veces. Evaluamos el rendimiento predictivo de los modelos con el promedio de los valores del área bajo la curva (AUC) en las réplicas de 10. Definimos los rangos de especies como aquellas áreas con valores de idoneidad del hábitat superiores al cuantil del 5% en 1985 (Pearson et al. 2004).

Para modelar la presión de caza, nos basamos en un enfoque recientemente desarrollado para capturar la defaunación inducida por la caza para mamíferos tropicales (Benítez-López et al. 2019). Este enfoque utiliza un modelo mixto de dos etapas que describe las respuestas de la población de una especie a la presión de caza. En primer lugar, se ajustó un modelo binomial para discriminar las especies existentes y localmente extintas. En segundo lugar, se ajustó un modelo gaussiano a las proporciones de respuesta distintas de cero en el cambio de abundancia debido a la caza basado en 3.281 estimaciones de abundancia en estudios de áreas cazadas y no cazadas en los trópicos (ver Benítez-López et al. 2019) (ver Métodos extendidos). Esto da como resultado un índice de presión de caza que oscila entre 0 (sin disminución de la abundancia) y 1 (extirpación local total). Reajustado el modelo global original solo a mamíferos neotropicales ($n = 1,945$ relaciones de abundancia) y luego evaluamos la precisión predictiva con validación cruzada de 5 veces con un conjunto de entrenamiento / prueba del 80% / 20%. Dividimos nuestras predicciones en dos categorías de presión de caza alta (> 0.3) y baja (≤ 0.3), basadas en el criterio de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) de disminución de la población del 30% debido a amenazas que no han cesado y que hacen que una especie esté amenazada (criterio A4, UICN 2012). Evaluamos la exactitud de nuestro modelo para predecir estas categorías de presión de caza mediante sensibilidad y especificidad.

Mapeo de las huellas de la destrucción de hábitat y la presión de caza

Para mapear las huellas espaciales de las amenazas, primero aplicamos umbrales a los mapas de idoneidad del hábitat y los mapas de presión de caza para clasificar la idoneidad buena y mala, y la presión de caza alta y baja (Figura 1), respectivamente. Para los mapas de idoneidad del hábitat, utilizamos el umbral de "máxima sensibilidad más especificidad" (Liu et al. 2013). Para los mapas

de presión de caza, utilizamos el umbral de 0,3 para separar la presión de caza alta y baja. Luego superpusimos los dos mapas binarios para identificar las cuatro categorías de hábitat de acuerdo con los niveles de amenaza (ver Figura 1).

Apilamos los mapas ráster de las 48 especies para obtener recuentos de especies por píxel para cada categoría para los años 1985, 2000 y 2015 (Figura 1). También calculamos para cada año el área total afectada por el hábitat inadecuado y la presión de caza, y la proporción del área de distribución de cada especie afectada por la amenaza sola o por ambas juntas. En el modelo de hábitat, mantuvimos constantes las condiciones climáticas durante todo el período de estudio (utilizando promedios climáticos de 30 años), pero permitimos que la cobertura y el uso de la tierra variaran con el tiempo. Por lo tanto, la expansión del hábitat pobre a lo largo del tiempo solo puede atribuirse a los impactos del cambio de cobertura / uso de la tierra y nos referimos a esto como destrucción de hábitat (Figura 1). Nos referimos a los aumentos de la presión de caza a lo largo del tiempo como "aumento de la presión de caza".

Para identificar las áreas prioritarias (es decir, las áreas más importantes con hábitat de alta calidad y bajos niveles de amenaza) y los focos de amenazas (es decir, las áreas donde las amenazas tienen impactos desproporcionadamente altos), adoptamos una medida de riqueza ponderada por rareza (Kier y Barthlott 2001), que considera tanto la riqueza (es decir, cuántas especies tienen su área núcleo en una celda dada) como el tamaño del rango (es decir, si una especie tiene un área núcleo grande o pequeña). Este enfoque se compara favorablemente con otros algoritmos de priorización (Albuquerque y Beier 2015). Las áreas prioritarias pueden guiar los esfuerzos para ampliar la protección del hábitat (por ejemplo, a través de áreas protegidas adicionales), mientras que los focos de amenazas pueden ayudar a orientar espacialmente las acciones de conservación específicas de la amenaza (consulte los Métodos ampliados en la Información de apoyo para más detalles).

RESULTADOS

Tanto nuestros modelos de idoneidad del hábitat como los modelos de presión de caza funcionaron bien. Nuestros modelos de idoneidad del hábitat tuvieron valores generales de ajuste y discriminación de modelos altos a muy altos para las 48 especies modeladas (AUC consistentemente >0.7 ; Figura S2). Para el modelo de presión de caza, la sensibilidad general y la especificidad fueron 0,9 y 0,5, respectivamente, lo que indica un buen rendimiento predictivo.

En términos de las huellas de amenaza previstas, nuestros modelos de idoneidad del hábitat mostraron que para 2015, el hábitat pobre cubría en promedio el 49% ($\pm 20\%$ DE) de los rangos de las especies que investigamos (Figura 2A). Del mismo modo, la presión de caza fue en promedio alta en el 45% ($\pm 30\%$ DE) de los rangos de las especies en 2015 (Figura 2C). Entre 1985 y 2015, grandes áreas del Chaco se vieron afectadas por la destrucción de hábitat y la presión de caza (38 y 41% de la región, respectivamente; Figura 2B y 2D). Para algunas especies, la presión de caza se expandió en amplias áreas e incluso dentro de áreas protegidas (Figura 2D).

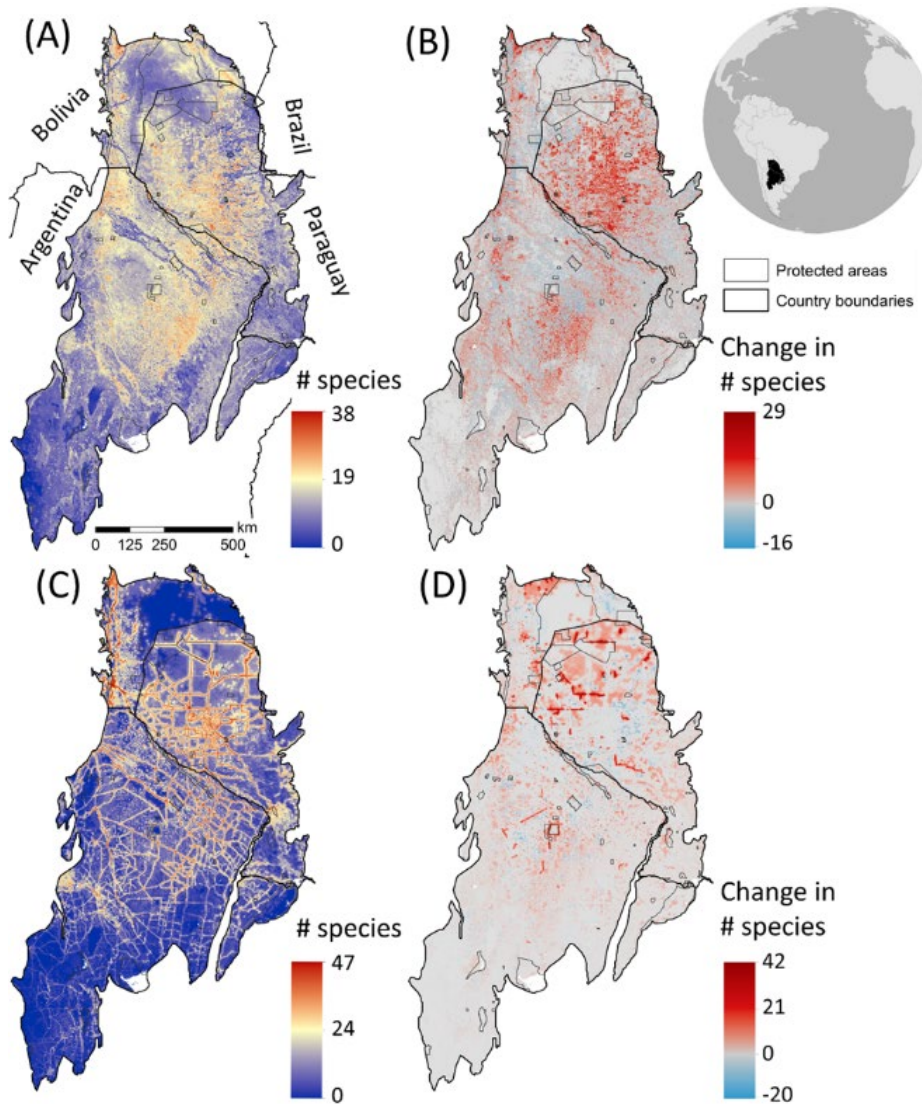


Figura 2: Huellas espaciales de destrucción de hábitat y presión de caza en el Chaco para 48 mamíferos más grandes. Número de especies afectadas por la destrucción de hábitat (A) y la presión de caza (C) en 2015. Cambio en el número de especies afectadas por la destrucción de hábitat (B) y la presión de caza (D) entre 1985 y 2015.

A nivel de especie, la huella de destrucción de hábitat mostró una expansión promedio de 9.6% ($\pm 22.7\%$ DE) o 22,000 km² ($\pm 51,000$ km² DE; Figura 3A). Esta amenaza aumentó para 34 mamíferos (71%), mientras que se mantuvo constante o disminuyó para las 14 especies restantes (Figura 3A). Por ejemplo, desde 1985 el cambio de uso de la tierra afectó a más del 25% del hábitat de alta calidad del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Puma concolor*), el pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) y el pecarí de collar (*Pecari tajacu*). En contraste, especies como el lobo de crin (*Chrysocyon brachyurus*) o el zorro cangrejero (*Cerdocyon thous*) experimentaron una disminución de la presión por la destrucción de hábitat a lo largo del tiempo (Figura 3A). Entre los países, la huella de destrucción de hábitat se expandió más rápido en Paraguay que en Bolivia y Argentina (Figura 3B).

La huella de la presión de caza se expandió en promedio en un 8,4% ($\pm 6,7\%$ DE) o 23.000 km² (± 34.000 km² DE; Figura 3A). En general, esta huella cambió de manera más uniforme que la huella de destrucción de hábitat, con una creciente presión de caza para casi todas las especies (es decir, 44 especies = 92%). Por ejemplo, la presión de caza sobre el puma, el jaguar, el armadillo gigante (*Prionomys maximus*) y el ciervo gris (*Mazama gouazoubira*) aumentó cada uno en más del 20%. Para algunas especies de caza frecuente, como el pecarí de labios blancos y el tapir (*Tapirus terrestris*), la huella de la presión de caza aumentó solo ligeramente, ya que esta huella ya era grande en 1985. Solo muy pocas especies, como el gato de Geoffroy (*Leopardus geoffroyi*), experimentaron una ligera reducción de la presión de caza (Figura 3A). La huella de la presión de caza se expandió más rápido en Paraguay y Bolivia que en Argentina (Figura 3B).

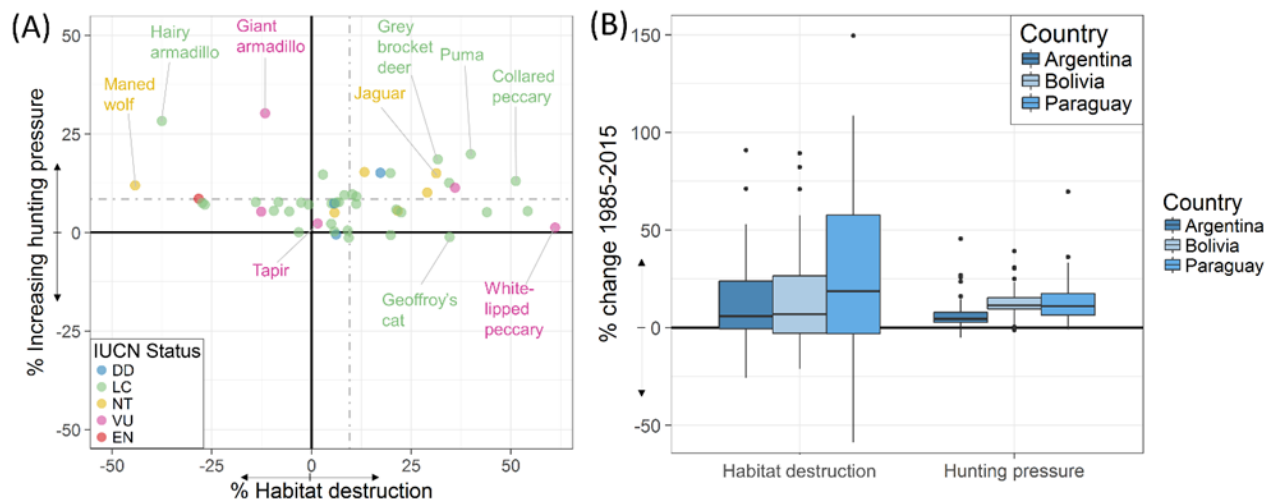


Figura 3: Expansión de las huellas de destrucción de hábitat y presión de caza de 48 mamíferos chacoanos entre 1985 y 2015 (como porcentaje de su área de distribución en 1985). (A) Cambio en las huellas de destrucción de hábitat frente a la de la presión de caza (ver Figura S5 para los nombres de todas las especies)). Los valores positivos indican una expansión y los valores negativos una contracción de las huellas de amenaza. Las líneas discontinuas indican promedios en todos los mamíferos. (B) Cambio relativo de 1985 a 2015 para cada huella de amenaza en los tres países del Chaco.

Además de la expansión individual de las huellas de amenaza, encontramos un fuerte aumento entre 1985 y 2015 en el área donde la destrucción de hábitat y la presión de caza se superponen (Figura 4). El área acumulada para todos los mamíferos afectados por ambas amenazas se expandió en 465.000 km² (o el 43% del Chaco) entre 1985 y 2015 (Figura 4). En comparación, la destrucción de hábitat solo y la presión de caza solo se expandieron acumulativamente en 300.000 km² y 363.000 km² (34% y 28% del Chaco), respectivamente (Figura 4). A nivel de especie, el área de ambas amenazas actuando juntas aumentó en un 17% ($\pm 20,2\%$) en promedio entre 1985 y 2015. En contraste, el área donde solo una amenaza afecta a las especies disminuyó (en 39,5% y 6,1%, para la destrucción de hábitat y la presión de caza, respectivamente; Figura 5).

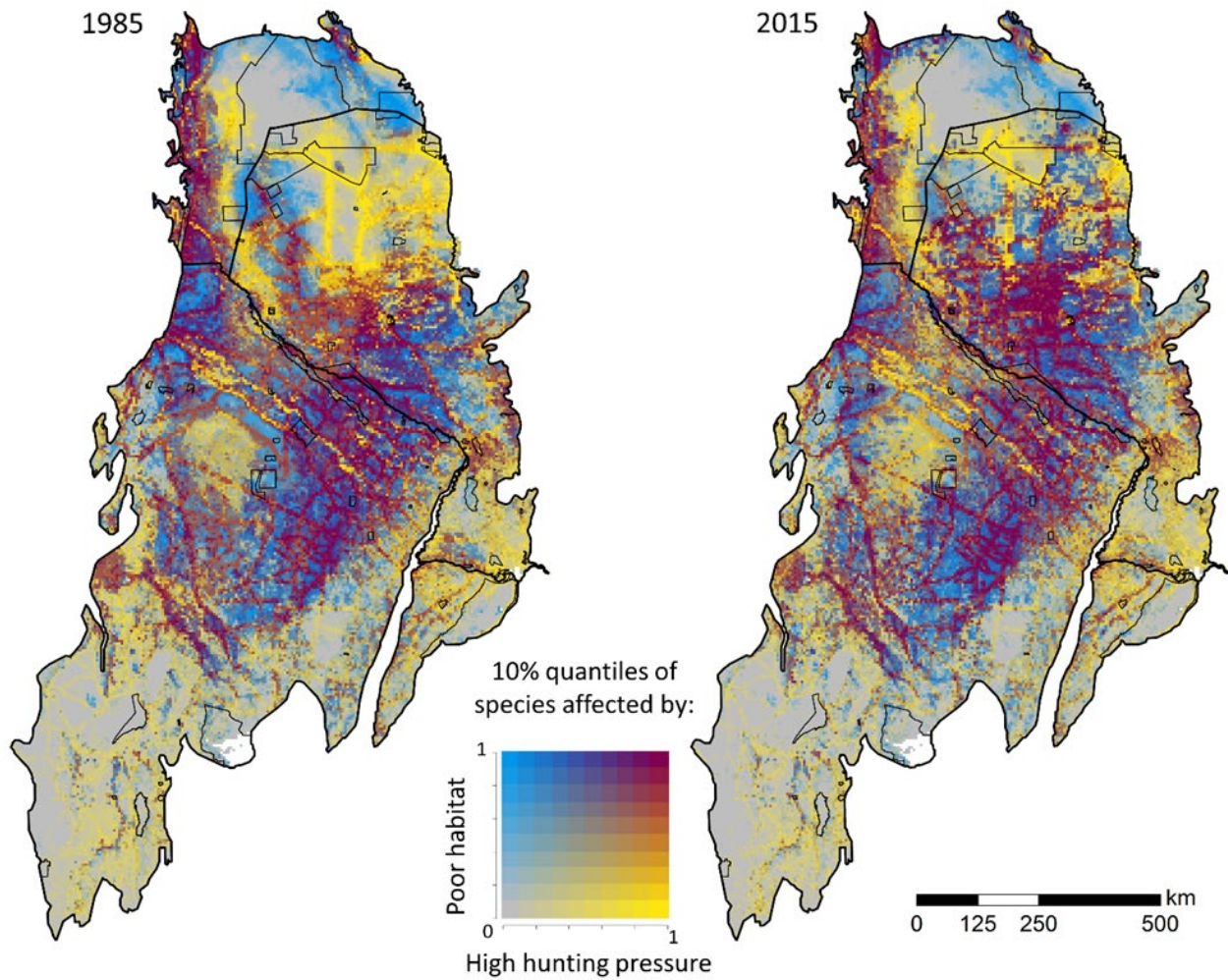


Figura 4: Nespecies (en 10% cuantiles) afectadas por hábitat inadecuado (gradiente azul), alta presión de caza (gradiente amarillo), o ambos (gradiente gris a púrpura) en 1985 y 2015, para un total de 48 mamíferos más grandes. Las líneas gruesas representan los límites del país y las líneas delgadas denotan áreas protegidas en el Chaco.

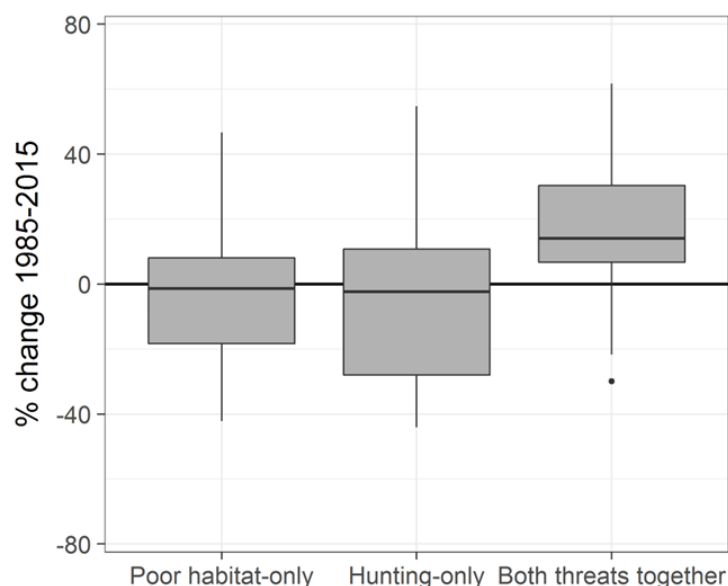


Figura 5: Cambios relativos en las huellas de hábitat pobre y presión de caza, y áreas donde ambas amenazas actuaron simultáneamente, entre 1985 a 2015 en el Chaco.

En cuanto a las áreas núcleo (es decir, buena idoneidad del hábitat y baja presión de caza), 36 especies (75%) experimentaron una contracción (en promedio $38\% \pm 62.2\%$ DE) entre 1985 y 2015 (Figura S3). Las contracciones fueron particularmente comunes en el norte de Paraguay y el Chaco más septentrional de Bolivia, donde hasta 34 especies perdieron áreas núcleo en algunos lugares (Figura S3). Para 2015, las áreas núcleo restantes se concentraron principalmente en el sur de Bolivia, el noreste de Paraguay y algunas áreas más pequeñas en el norte de Argentina (Figura S3). El área núcleo acumulada perdida para todas las especies entre 1985 y 2015 fue de 407.000 km².

Nuestros análisis de riqueza ponderados por rareza revelaron que las áreas prioritarias para la comunidad de mamíferos más grandes en su conjunto cubrieron grandes áreas del norte del Chaco en 2015, principalmente en Bolivia y el norte de Paraguay, así como el Chaco más oriental de Argentina (Figura 6A). En contraste, los focos donde la destrucción de hábitat y la presión de caza actuaron simultáneamente cubrieron amplias áreas en el noroeste de Paraguay, el noreste de Argentina y el suroeste de Bolivia (Figura 6B). Los focos de destrucción de hábitat solo se extendieron por el centro y norte de Paraguay, el sur de Bolivia y el Chaco central en Argentina; mientras que los focos de solo presión de caza fueron más comunes en el norte de Paraguay, el suroeste de Bolivia y el norte de Argentina (Figura 6B). A modo de comparación, los focos de amenaza basados en los rangos globales de las especies fueron similares a los basados en los rangos del Chaco. Esto fue diferente para las áreas prioritarias, donde los cálculos basados en rangos globales revelaron áreas prioritarias en el Chaco boliviano (como en los análisis que utilizan rangos del Chaco), pero en menor medida en Paraguay y el norte de Argentina, y no en absoluto en el este de Argentina (Figura S6).

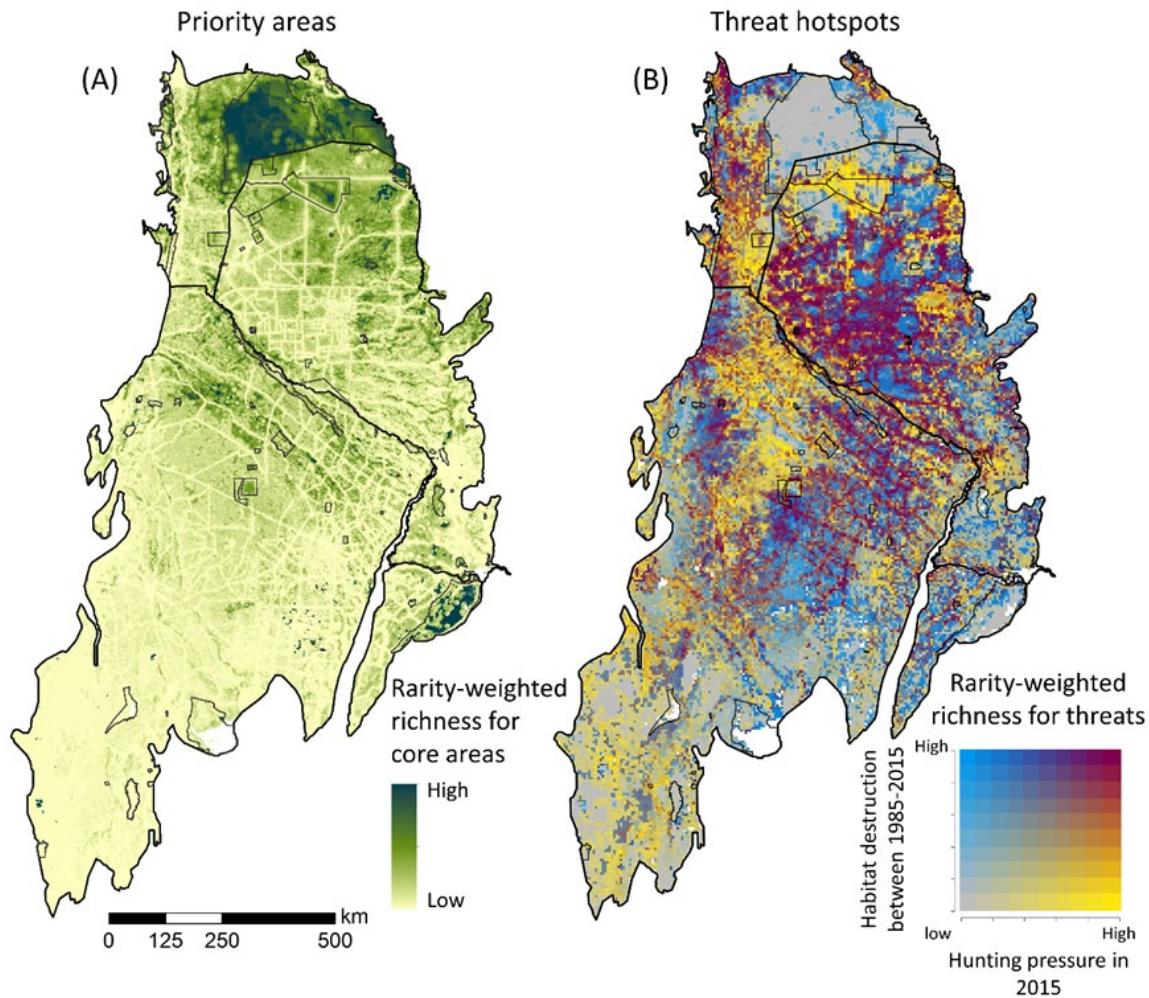


Figura 6: Áreas prioritarias (es decir, las áreas más importantes con hábitat de alta calidad y bajos niveles de amenaza) y focos de amenazas (es decir, áreas donde las amenazas tienen impactos desproporcionadamente altos) para mamíferos más grandes en el Chaco, según la riqueza ponderada por la rareza (es decir, la suma de los tamaños de rango inversos). A) H puntos de zonas núcleo en 2015, que representan zonas prioritarias para la conservación. B) Mapa bivariado de focos de destrucción de hábitat (1985-2015) y alta presión de caza (2015), que representan áreas prioritarias para la acción de conservación específica de la amenaza.

DISCUSIÓN

Comprender los efectos individuales y combinados de las diferentes amenazas a la diversidad biológica es fundamental para identificar intervenciones de conservación eficaces para detener la pérdida de biodiversidad. Sin embargo, actualmente carecemos de enfoques para mapear las huellas espaciales de las amenazas a resoluciones lo suficientemente finas como para ser útiles para la planificación de la conservación. Al combinar series temporales de cobertura terrestre mapeadas a partir de imágenes satelitales, modelos de idoneidad del hábitat y modelos de presión de caza, reconstruimos las huellas de destrucción de hábitat y la caza para toda la

comunidad de mamíferos más grandes del Gran Chaco de América del Sur, un foco de deforestación de 1,1 millones de km². Descubrimos que las huellas de ambas amenazas se expandieron considerablemente, y mucho más que la deforestación solamente, en todo el Chaco durante tres décadas, produciendo una pérdida generalizada de áreas núcleo. Además, la destrucción de hábitat y la presión de caza actuaron simultáneamente sobre porciones crecientes del Chaco a lo largo del tiempo, lo que sugiere que los efectos sinérgicos se están convirtiendo en la norma. Las áreas de emergencia y los focos de amenaza que identificamos apuntan a áreas clave para mamíferos más grandes, donde la protección del hábitat y las acciones de gestión específicas de la amenaza deberían implementarse rápidamente para evitar una mayor pérdida de biodiversidad. En general, nuestros hallazgos sugieren un aumento de los efectos sinérgicos entre la destrucción de hábitat y la presión de caza en el Chaco, una situación probablemente común en muchas fronteras de deforestación tropical en todo el mundo. Por lo tanto, nuestro trabajo destaca la necesidad urgente de comprender mejor cómo actúan estas amenazas sobre las especies en el espacio y el tiempo, en otras palabras, la geografía de las amenazas para la biodiversidad. Aquí desarrollamos un enfoque efectivo y fácilmente transferible para hacerlo.

Las huellas de destrucción de hábitat y la presión de caza se expandieron enormemente a través del Chaco entre 1985 y 2015 para casi todos los mamíferos que evaluamos. Esto se ejemplifica por las huellas acumuladas de amenazas expandidas en más del doble del área de pérdida de bosques y pastizales naturales en ese período (142,600 y 31,700 km², respectivamente) (Baumann et al. 2017). La huella de la presión de caza penetró aún más en áreas remotas, incluidas las áreas protegidas, que la destrucción de hábitat. La caza es la principal perturbación críptica para los mamíferos, y a menudo se extiende a otros bosques "intactos" (Benítez-López et al. 2019; Peres et al. 2016). Del mismo modo, la huella de destrucción de hábitat también fue más amplia que la de la deforestación, probablemente porque los fragmentos pequeños no son adecuados para especies de gran alcance, y porque los efectos de borde disminuyen la disponibilidad de recursos cerca de las áreas deforestadas (Barlow et al. 2016). Solo quedan unos pocos parches de bosque en el Chaco que son lo suficientemente grandes como para estar efectivamente alejados de los puntos de acceso de los cazadores y las tierras agrícolas. Otros estudios en las fronteras de la deforestación también han informado que la perturbación antropogénica puede extenderse sobre áreas mucho más grandes que el área que sufre deforestación sola (Barlow et al. 2016; Peres et al. 2006). Juntos, nuestros resultados resaltan que aproximar las amenazas solo por las huellas de deforestación (Gallego-Zamorano et al. 2020; Ocampo-Peñuela et al. 2016; Symes et al. 2018), o mediante el uso de distancias fijas desde las carreteras (Allan et al. 2019) pueden subestimar sustancialmente las huellas de las amenazas.

La huella de ambas amenazas aumentó desde 1985 en todos los países del Chaco, pero a ritmos variados. La destrucción de hábitat se expandió más en Paraguay, lo que refleja la conversión desenfrenada de los bosques en pastizales de Paraguay (Baumann et al. 2017). La destrucción de hábitat se expandió menos en Bolivia, en parte porque dos grandes áreas protegidas cubren grandes regiones boscosas, y porque las principales fronteras de deforestación en Bolivia se encuentran en el bosque chiquitano, justo al norte del Chaco (Hansen et al. 2013). La presión de caza se expandió más en Paraguay y Bolivia, donde la población humana y la construcción de

carreteras aumentaron recientemente, que en Argentina, donde la densidad de población humana y la densidad de carreteras ya eran altas en 1985. De hecho, algunas especies, como el gato de Geoffroy, experimentaron una disminución de la presión de caza en algunas áreas de Argentina. Esto es probable porque los ganaderos de subsistencia abandonaron algunas áreas a medida que la agroindustria se expandió (Grau et al. 2008), lo que podría disminuir la presión de caza pero aumentar la destrucción de hábitat. Después de 2015, la deforestación y los incendios forestales han avanzado aún más en los tres países, de manera más preocupante en algunas de las últimas áreas remotas en el extremo norte de Paraguay (Hansen et al. 2013) y en el norte del Chaco boliviano (Romero-Muñoz et al. 2019a). Esto pone de relieve la urgencia de una regulación más estricta de la deforestación y la expansión de las carreteras en los tres países.

La rápida expansión de las amenazas y la disminución masiva de las áreas núcleo, predichas por primera vez por nuestros mapas, significan la defaunación de la comunidad de mamíferos más grande en gran parte del Chaco. Desafortunadamente, estas tendencias están muy extendidas en las fronteras de deforestación (Barlow et al. 2016; Gibson et al. 2011). Las disminuciones que detectamos en las áreas núcleo de la mayoría de las especies a menudo contrastan con su estado de conservación global generalmente de baja amenaza (ver Tabla S3), destacando la importancia de realizar tales evaluaciones a nivel regional (de la Torre et al. 2018). Dadas las variadas y clave funciones ecológicas de los mamíferos más grandes, su desaparición puede perturbar el funcionamiento del ecosistema, incluida la dispersión de semillas, el almacenamiento de carbono y el ciclo de nutrientes (Dirzo et al. 2014; Periago et al. 2014). Esto también resalta la importancia de las pocas áreas núcleo grandes que quedan para la comunidad de mamíferos en su conjunto, que probablemente sean los últimos lugares que mantengan el conjunto original de especies y el funcionamiento del ecosistema en el Chaco. Esto refuerza el reconocimiento del papel insustituible de la "vida silvestre" y los territorios indígenas en el mantenimiento de la biodiversidad (Gibson et al. 2011; Ricketts et al. 2010). Además, estos resultados subrayan la importancia de detener la expansión agrícola y vial en las áreas núcleo restantes, que de otro modo podrían desaparecer rápidamente en todo el Chaco.

Un resultado clave de nuestro estudio fue que las áreas donde ambas amenazas actúan juntas cubren porciones cada vez más grandes del Chaco. Esto es muy preocupante porque la biodiversidad disminuye aún más rápido donde las amenazas se sinergizan (Brook et al. 2008). Tales efectos sinérgicos son particularmente probables en el Chaco, porque sus bosques densos y espinosos los hacen muy difíciles de acceder a los cazadores a menos que los bosques sean talados para carreteras y agricultura. Los cazadores a menudo matan mamíferos que cruzan tales claros; y los trabajadores que cortan el bosque, construyen cercas y producen carbón vegetal cazan activamente animales en los parches forestales restantes (Altrichter 2006; observaciones de los autores). En consecuencia, los mamíferos grandes tienden a desaparecer de las franjas forestales y parches forestales más pequeños poco después de que se deforestan las áreas circundantes (Núñez-Regueiro et al. 2015; Semper-Pascual et al. 2019). Además, en áreas ya convertidas a la agricultura, los ganaderos y agricultores a menudo persiguen a los carnívoros y herbívoros que se cree que causan pérdidas de ganado o cultivos, respectivamente (Camino et al. 2018; Quiroga et al. 2016). Si bien los efectos sinérgicos se han descrito a través de métodos no

espaciales en otras fronteras de deforestación (Peres 2001), aquí proporcionamos un enfoque para mapear el efecto individual y combinado de las amenazas, y así rastrear los efectos sinérgicos que pueden ser comunes en las fronteras de deforestación en todo el mundo a lo largo del tiempo.

Nuestro enfoque también puede proporcionar plantillas espaciales para la planificación de la conservación. Nuestras áreas de prioridad representan las áreas más importantes para la acción proactiva de conservación, como el establecimiento de áreas protegidas. La red de áreas protegidas actualmente cubre solo el 9,1% del Chaco. Extensas áreas prioritarias permanecen desprotegidas, particularmente en el norte de Paraguay y el norte de Argentina, y la mayoría están rodeadas de focos de amenaza. Estas áreas son excelentes regiones candidatas para expandir la red protegida existente y nuestros análisis pueden servir para actualizar ejercicios de priorización anteriores (Nori et al. 2016; TNC y otros 2005). Además, los esfuerzos deben dirigirse a garantizar los derechos a la tierra de los pueblos indígenas, ya que muchas de estas tierras albergan áreas prioritarias y, por lo tanto, son importantes para la biodiversidad chaqueña.

Nuestros focos de amenazas se superpusieron ampliamente con áreas previamente priorizadas (Nori et al. 2016; TNC et al. 2005), particularmente en el Chaco central. Destaca la necesidad de una gestión rápida y reactiva de amenazas. En los focos de destrucción de hábitat, las acciones potenciales incluyen (1) detener una mayor expansión agrícola y hacer cumplir las regulaciones existentes, (2) asegurar los derechos de los pueblos indígenas a la tierra, (3) promover medios de vida culturalmente aceptables que fomenten el uso sostenible de la tierra, y (4) fomentar la recuperación de los bosques. En los focos de presión de caza, las acciones específicas incluyen (1) la planificación cuidadosa de nuevas carreteras y otros cambios en la tierra que fomentan el acceso de los cazadores; (2) programas educativos y una mejor gestión para reducir o evitar conflictos con la vida silvestre; (3) hacer cumplir las prohibiciones de la caza recreativa y comercial, y (4) garantizar la sostenibilidad de la caza de subsistencia de los pueblos indígenas. De estas recomendaciones coinciden con diferentes visiones indígenas y campesinas en el Chaco boliviano y argentino (Camino et al. 2016; Noss y Cuellar 2001). Si ambas amenazas coexisten, deben gestionarse simultáneamente. Es más probable que la implementación de tales acciones de gestión complementarias produzca beneficios de conservación que abordar amenazas individuales por sí sola (Wilson et al. 2007).

Nuestro trabajo representa, hasta donde sabemos, el primer mapeo espacialmente explícito y de alta resolución de las huellas de múltiples amenazas a nivel comunitario. De este modo, avanza en análisis previos que evalúan amenazas individuales (Benítez-López et al. 2019; Ocampo-Peñuela et al. 2016), interacciones de amenaza para especies individuales (Bleyhl et al. 2015; Romero-Muñoz et al. 2019b), y superposiciones de grano grueso de múltiples amenazas basadas en mapas de distribución de especies (por ejemplo, Allan et al. 2019; Gallego-Zamorano et al. 2020; Symes et al. 2018). Nuestro estudio también es el primero en reconstruir los cambios en múltiples amenazas durante largos períodos de tiempo, combinando mapas Satelitales de cambio de cobertura terrestre con conjuntos de datos longitudinales de redes de carreteras y más de 27,000 ranchos de subsistencia. Aun así, nuestro trabajo contiene algunas limitaciones. Primero,

aunque reunimos el mayor conjunto de datos de ocurrencia jamás recopilado para la comunidad de mamíferos más grande del Chaco, los puntos de presencia fueron escasos para algunas especies en algunas regiones, particularmente en el norte y sur del Chaco para la década de 1980. En segundo lugar, nuestros mapas dependen de umbrales para clasificar los niveles de amenaza, y aplicamos criterios comunes para definirlos. Aun así, otros umbrales cambiarían nuestros mapas. Finalmente, utilizamos las capas de densidad de población humana para 2000 también para 1985, porque faltaba un conjunto de datos comparable para 1985. Aunque es probable que la población humana no haya cambiado notablemente en 1985-2000, es posible que hayamos subestimado los cambios en la presión de caza durante este período. Esto resalta la importancia de las series temporales de poblaciones humanas a largo plazo para transferir enfoques como el nuestro a otras regiones (Lloyd et al. 2017).

El mapeo de las huellas espaciales de la destrucción de hábitat y la sobreexplotación ha sido difícil, constituyendo una barrera real para comprender mejor sus impactos individuales versus combinados, y para abordar la planificación de conservación específica de la amenaza. Aquí, somos pioneros en un nuevo enfoque para reconstruir las huellas cambiantes de las principales amenazas a la biodiversidad (ver Figura 1). Aplicando este enfoque al Gran Chaco de 1,1 millones de kilómetros², un foco global de deforestación, encontramos que las huellas de la destrucción de hábitat, la presión de caza y las áreas donde se sinergizan se están expandiendo rápidamente. Tales tendencias son probablemente comunes a través de otras fronteras de deforestación en América Latina, África y el sudeste asiático y, por lo tanto, nuestro enfoque debería ser ampliamente aplicable para evaluar la geografía de las amenazas en estas regiones. Nuestro enfoque también permite identificar las áreas prioritarias restantes para la biodiversidad y señalar dónde se deben implementar acciones de conservación específicas de amenazas para detener la disminución de la biodiversidad. En general, nuestro estudio destaca la importancia de comprender y abordar los efectos combinados de las principales amenazas a la biodiversidad para abordar mejor la pérdida de biodiversidad.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a F. Pöttschner, A. Semper-Pascual, T. De Marzo, M. Piquer-Rodríguez, H. Blaum, R. Willbrand, L. Lange, K. Kirchner y M. Pratzner por su ayuda en la digitalización de la base de datos de ranchos de subsistencia. Agradecemos a J. Oeser por su ayuda con la codificación. Agradecemos a M. Altrichter, M. Fernández, K. Rivero, G. Boaglio, H. Robinson, V. Rojas y L. Villalba, así como Guyra Paraguay, Fundación Panthera, Wildlife Conservation Society-Paraguay, Wildlife Conservation Society-Bolivia, Wildlife Conservation Society-Paraguay, Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado-UAGRM, SEAM-Paraguay y S.P.E.C.I.E.S, por compartir lugares de presencia de mamíferos. Agradecemos la financiación de la Fundación Alemana de Investigación (DFG, proyecto KU 2458/5-1), el Ministerio de Educación e Investigación de Alemania (BMBF, proyecto PASANO, 031B0034A) y el Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades (beca Juan de la Cierva-Incorporación, IJCI-2017-31419).

REFERENCIAS

- Albuquerque, F., Beier, P. 2015. Rarity-weighted richness: a simple and reliable alternative to integer programming and heuristic algorithms for minimum set and maximum coverage problems in conservation planning. *PLoS ONE* 10:e0119905.
- Allan, J. R., Watson, J. E., Di Marco, M., O'Bryan, C. J., Possingham, H. P., Atkinson, S. C., Venter, O. 2019. Hotspots of human impact on threatened terrestrial vertebrates. *PLoS Biology* 17:e3000158.
- Altrichter, M. 2006. Wildlife in the life of local people of the semi-arid Argentine Chaco. *Biodiversity & Conservation* 15:2719-2736.
- Barlow, J., et al. 2016. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature* 535:1-16.
- Baumann, M., Gasparri, I., Piquer-Rodriguez, M., Gavier Pizarro, G., Griffiths, P., Hostert, P., Kuemmerle, T. 2017. Carbon emissions from agricultural expansion and intensification in the Chaco. *Global Change Biology* 23:1902-1916.
- Benítez-López, A., Alkemade, R., Schipper, A. M., Ingram, D. J., Verweij, P. A., Eikelboom, J. A., Huijbregts, M. A. 2017. The impact of hunting on tropical mammal and bird populations. *Science* 356:180-183.
- Benítez-López, A., Santini, L., Schipper, A. M., Busana, M., Huijbregts, M. A. J. 2019. Intact but empty forests? Patterns of hunting-induced mammal defaunation in the tropics. *Plos Biology* 17:e3000247.
- Blackie, R., Baldauf, C., Gautier, D., Gumbo, D., Kassa, H., Parthasarathy, N., Paumgarten, F., Sola, P., Pulla, S., Waeber, P. 2014. Tropical dry forests: The state of global knowledge and recommendations for future research. Discussion Paper. CIFOR, Bogor, Indonesia. DOI: 10.17528/cifor/004408.
- Bleyhl, B., Sipko, T., Trepel, S., Bragina, E., Leitão, P. J., Radeloff, V. C., Kuemmerle, T. 2015. Mapping seasonal European bison habitat in the Caucasus Mountains to identify potential reintroduction sites. *Biological Conservation* 191:83-92.
- Brook, B. W., Sodhi, N. S., Bradshaw, C. J. a. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* 23:453-460.
- Camino, M., Cortez, S., Altrichter, M., Matteucci, S. D. 2018. Relations with wildlife of Wichi and Criollo people of the Dry Chaco, a conservation perspective. *Ethnobiology and Conservation* 7.
- Camino, M., Cortez, S., Cerezo, A., Altrichter, M. 2016. Wildlife Conservation, Perceptions of Different Co-Existing Cultures. *International journal of Conservation Science* 7:109-122.
- Curtis, P. G., Slay, C. M., Harris, N. L., Tyukavina, A., Hansen, M. C. 2018. Classifying drivers of global forest loss. *Science* 361:1108-1111.

- de la Torre, J. A., González-Maya, J. F., Zarza, H., Ceballos, G., Medellín, R. A. 2018. The jaguar's spots are darker than they appear: assessing the global conservation status of the jaguar *Panthera onca*. *Oryx* 52:300-315.
- Di Marco, M., Watson, J. E., Possingham, H. P., Venter, O. 2017. Limitations and trade-offs in the use of species distribution maps for protected area planning. *Journal of Applied ecology* 54:402-411.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., Collen, B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345:401-406.
- Dormann, C. F., et al. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36:27-46.
- Elith, J., Kearney, M., Phillips, S. 2010. The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution* 1:330-342.
- Elith, J., Leathwick, J. R. 2009. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:415-436.
- Ficetola, G. F., Rondinini, C., Bonardi, A., Katariya, V., Padoa-Schioppa, E., Angulo, A. 2014. An evaluation of the robustness of global amphibian range maps. *Journal of Biogeography* 41:211-221.
- Gallego-Zamorano, J., Benítez-López, A., Santini, L., Hilbers, J. P., Huijbregts, M. A., Schipper, A. M. 2020. Combined effects of land use and hunting on distributions of tropical mammals. *Conservation Biology*.
- Gibson, L., et al. 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 478:378-381.
- Grau, H. R., Gasparri, N. I., Aide, T. M. 2008. Balancing food production and nature conservation in the Neotropical dry forests of northern Argentina. *Global Change Biology* 14:985-997.
- Hansen, M. C., et al. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342:850-853.
- Hoekstra, J. M., Boucher, T. M., Ricketts, T. H., Roberts, C. J. E. I. 2005. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters* 8:23-29.
- IPBES. 2019. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES Secretariat, Bonn, Germany.
- IUCN 2012. IUCN Red List categories and criteria. IUCN, Glad, Switzerland and Cambridge, UK.
- Joppa, L., O'Connor, B., Visconti, P., Smith, C., Geldmann, J., Hoffmann, M., Watson, J. E., Butchart, S. H., Virah-Sawmy, M., Halpern, B. S. J. S. 2016. Filling in biodiversity threat gaps. *Science* 352:416-418.

- Kehoe, L., Romero-Muñoz, A., Polaina, E., Estes, L., Kreft, H., Kuemmerle, T. 2017. Biodiversity at risk under future cropland expansion and intensification. *Nature Ecology & Evolution* 1:1129.
- Kier, G., Barthlott, W. 2001. Measuring and mapping endemism and species richness: a new methodological approach and its application on the flora of Africa. *Biodiversity & Conservation* 10:1513-1529.
- Kramer-Schadt, S., et al. 2013. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Diversity and Distributions* 19:1366-1379.
- Kuemmerle, T., et al. 2017. Forest conservation: Remember Gran Chaco. *Science* 355:465-465.
- Kuemmerle, T., Hickler, T., Olofsson, J., Schurgers, G., Radeloff, V. C. 2012. Reconstructing range dynamics and range fragmentation of European bison for the last 8000 years. *Diversity and Distributions* 18:47-59.
- Laurance, W. F., Sayer, J., Cassman, K. G. 2014. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology and Evolution* 29:107-116.
- Le Polain de Waroux, Y., Baumann, M., Gasparri, N. I., Gavier-Pizarro, G., Godar, J., Kuemmerle, T., Müller, R., Vázquez, F., Volante, J. N., Meyfroidt, P. 2018. Rents, actors, and the expansion of commodity frontiers in the Gran Chaco. *Annals of the American Association of Geographers* 108:204-225.
- Liu, C., White, M., Newell, G. 2013. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography* 40:778-789.
- Lloyd, C. T., Sorichetta, A., Tatem, A. J. 2017. High resolution global gridded data for use in population studies. *Scientific data* 4:170001.
- Maguire, K. C., Nieto-Lugilde, D., Fitzpatrick, M. C., Williams, J. W., Blois, J. L. 2015. Modeling species and community responses to past, present, and future episodes of climatic and ecological change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46:343-368.
- Merow, C., Smith, M. J., Silander, J. A. 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* 36:1058-1069.
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon, J. E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33:491-505.
- Nicholson, E., Possingham, H. P. 2006. Objectives for multiple-species conservation planning. *Conservation Biology* 20:871-881.
- Nogués-Bravo, D. 2009. Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography* 18:521-531.

- Nori, J., Torres, R., Lescano, J. N., Cordier, J. M., Periago, M. E., Baldo, D. 2016. Protected areas and spatial conservation priorities for endemic vertebrates of the Gran Chaco, one of the most threatened ecoregions of the world. *Diversity and Distributions* 22:1212-1219.
- Noss, A. J., Cuellar, R. L. 2001. Community attitudes towards wildlife management in the Bolivian Chaco. *Oryx* 35:292-300.
- Noss, A. J., Oetting, I., Cuéllar, R. L. 2005. Hunter self-monitoring by the Isoseño-Guaraní in the Bolivian Chaco. *Biodiversity and Conservation* 14:2679-2693.
- Núñez-Regueiro, M. M., Branch, L., Fletcher, R. J., Marás, G. A., Derlindati, E., Tálamo, A. 2015. Spatial patterns of mammal occurrence in forest strips surrounded by agricultural crops of the Chaco region, Argentina. *Biological Conservation* 187:19-26.
- Ocampo-Peñuela, N., Jenkins, C. N., Vijay, V., Li, B. V., Pimm, S. L. 2016. Incorporating explicit geospatial data shows more species at risk of extinction than the current Red List. *Science Advances* 2:e1601367.
- Oeser, J., Heurich, M., Senf, C., Pflugmacher, D., Belotti, E., Kuemmerle, T. 2019. Habitat metrics based on multi-temporal Landsat imagery for mapping large mammal habitat. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V., Underwood, E. C., D'amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C. 2001. Terrestrial ecoregions of the World: A new map of life on earth. *BioScience* 51:933-938.
- Pearson, R. G., Dawson, T. P., Liu, C. 2004. Modelling species distributions in Britain: A hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography* 27:285-298.
- Peres, C. A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology* 15:1490-1505.
- Peres, C. A., Barlow, J., Laurance, W. F. 2006. Detecting anthropogenic disturbance in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 21:227-229.
- Peres, C. A., Emilio, T., Schiatti, J., Desmoulière, S. J. M., Levi, T. 2016. Dispersal limitation induces long-term biomass collapse in overhunted Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:892-897.
- Periago, M. E., Chillo, V., Ojeda, R. a. 2014. Loss of mammalian species from the South American Gran Chaco: empty savanna syndrome? *Mammal Review*:n/a-n/a.
- Phillips, S., Anderson, R. P., Dudik, M., Schapire, R., Blair, M. 2017. Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography* 40:887-893.
- Piquer-Rodríguez, M., Torella, S., Gavier-Pizarro, G., Volante, J., Somma, D., Ginzburg, R., Kuemmerle, T. 2015. Effects of past and future land conversions on forest connectivity in the Argentine Chaco. *Landscape Ecology* 30:817-833.

- Prado, D. E. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. *V. Candollea* 48:145–172.
- Pressey, R. L., Cabeza, M., Watts, M. E., Cowling, R. M., Wilson, K. a. 2007. Conservation planning in a changing world. *Trends in Ecology and Evolution* 22:583-592.
- Quiroga, V. A., Noss, A. J., Paviolo, A., Boaglio, G. I., Di Bitetti, M. S. 2016. Puma density, habitat use and conflict with humans in the Argentine Chaco. *Journal for Nature Conservation* 31:9-15.
- Ricketts, T. H., et al. 2010. Indigenous lands, protected areas, and slowing climate change. *PLoS Biology* 8:e1000331-e1000331.
- Romero-Muñoz, A., Jansen, M., Nuñez, A. M., Toledo, M., Almonacid, R. V., Kuemmerle, T. 2019a. Fires scorching Bolivia's Chiquitano forest. *Science* 366:1082.
- Romero-Muñoz, A., et al. 2019b. Habitat loss and overhunting synergistically drive the extirpation of jaguars from the Gran Chaco. *Diversity and Distributions* 25:176-190.
- Semper-Pascual, A., Decarre, J., Baumann, M., Busso, J. M., Camino, M., Gómez-Valencia, B., Kuemmerle, T. 2019. Biodiversity loss in deforestation frontiers: Linking occupancy modelling and physiological stress indicators to understand local extinctions. *Biological Conservation* 236:281-288.
- Semper-Pascual, A., Macchi, L., Sabatini, F. M., Decarre, J., Baumann, M., Blendinger, P. G., Gómez-Valencia, B., Mastrangelo, M. E., Kuemmerle, T. 2018. Mapping extinction debt highlights conservation opportunities for birds and mammals in the South American Chaco. *Journal of Applied Ecology* 55:1218-1229.
- Sieber, A., Uvarov, N. V., Baskin, L. M., Radeloff, V. C., Bateman, B. L., Pankov, A. B., Kuemmerle, T. 2015. Post-Soviet land-use change effects on large mammals' habitat in European Russia. *Biological Conservation* 191:567-576.
- Song, X.-P., Hansen, M. C., Stehman, S. V., Potapov, P. V., Tyukavina, A., Vermote, E. F., Townshend, J. R. J. N. 2018. Global land change from 1982 to 2016. *Nature* 560:639.
- Symes, W. S., Edwards, D. P., Miettinen, J., Rheindt, F. E., Carrasco, L. R. 2018. Combined impacts of deforestation and wildlife trade on tropical biodiversity are severely underestimated. *Nature Communications* 9:4052.
- TNC, FVS, FDSC, WCS 2005. Evaluación ecorregional del Gran Chaco Americano. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Torres, R., Gasparri, N. I., Blendinger, P. G., Grau, H. R. 2014. Land-use and land-cover effects on regional biodiversity distribution in a subtropical dry forest: a hierarchical integrative multi-taxa study. *Regional Environmental Change* 14:1549-1561.
- Tulloch, V. J., Tulloch, A. I., Visconti, P., Halpern, B. S., Watson, J. E., Evans, M. C., Auerbach, N. A., Barnes, M., Beger, M., Chadès, I. 2015. Why do we map threats? Linking threat mapping with

actions to make better conservation decisions. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13:91-99.

Wilson, K., Pressey, R. L., Newton, A., Burgman, M., Possingham, H., Weston, C. 2005. Measuring and incorporating vulnerability into conservation planning. *Environmental Management* 35:527-543.

Wilson, K. A., et al. 2007. Conserving biodiversity efficiently: What to do, where, and when. *PLoS Biology* 5:1850-1861.

WWF. 2015. Living Forests Report: Saving forests at risk. WWF, Gland, Switzerland.