



Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas
Subárea Ecología
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas
(PEDECIBA)



RIQUEZA DE ANFIBIOS DE URUGUAY: DETERMINANTES AMBIENTALES Y POSIBLES EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO



Lic. Carolina Toranza

Orientador: Dr. Alejandro Brazeiro

Co-orientador: Dr. Raúl Maneyro

Tribunal de Tesis: Dr. Martín Ubilla, Dr. José C. Guerrero y Dr. Álvaro Soutullo.

Facultad de Ciencias, Universidad de la República
Montevideo, 2011

Riqueza de anfibios de Uruguay: Determinantes ambientales y posibles efectos del cambio climático

Autor: Carolina Toranza Ciurlanti (ctoranza@gmail.com)

Orientador de Tesis: Dr. Alejandro Brazeiro Rodríguez
(brazeiro@fcien.edu.uy)

Co-orientador de Tesis: Dr. Raúl Maneyro Landó (rmaneyro@fcien.edu.uy)

Tribunal de Tesis: Dr. Martín Ubilla, Dr. José C. Guerrero y Dr. Álvaro Soutullo.

Riqueza de anfibios de Uruguay: determinantes ambientales y posibles efectos del cambio climático

Carolina Toranza

Resumen: Numerosos estudios indican que la variabilidad geográfica de la riqueza de especies está ligada al clima y a la heterogeneidad ambiental. Paralelamente, existe un consenso mundial de que el clima está cambiando. El Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC) predice cambios en temperatura y precipitación durante el siglo XXI. A su vez, se han constatado efectos del cambio climático (CC) sobre los sistemas biológicos, que podrían intensificarse a futuro. En este sentido, se esperan cambios en la distribución y riqueza de especies. El estudio de estos cambios es especialmente relevante en organismos ectotermos y amenazados, como los anfibios. En esta tesis se analizan los determinantes ambientales del patrón geográfico de la riqueza de anfibios de Uruguay y se evalúan posibles alteraciones en su distribución y riqueza bajo escenarios de CC.

Para ello se utilizaron casi 19.000 registros de 38 anfibios nativos, provenientes de colecciones herpetológicas y datos ambientales presentes y proyecciones climáticas del Modelo de Circulación Global HadCM3 (escenarios A2 y B2), para los períodos 2050 y 2080. Aplicando técnicas de envoltura climática (MAXENT), se estimó la distribución potencial presente y futura de las especies. Para analizar los determinantes ambientales del patrón de riqueza obtenido, se aplicaron modelos de regresión incluyendo filtros espaciales. Finalmente, se exploraron los cambios potenciales en distribución y riqueza de especies bajo ambos escenarios de cambio climático. La riqueza de anfibios fue explicada en función de variables climáticas tales como evapotranspiración potencial y variación en la precipitación y también en función de la diversidad de hábitat. Adicionalmente, se detectó la presencia de estructura espacial en riqueza no ligada a la variabilidad ambiental. Para ambos escenarios los resultados de la modelación señalan que la mayoría de las especies mantendría su distribución actual o se expandiría hacia 2050, lo que se acentuaría hacia finales del siglo. La riqueza local de anfibios aumentaría en todo el país, principalmente en el Noroeste. Sin embargo, algunas especies podrían experimentar retracciones en sus distribuciones, o incluso se podrían perder las condiciones ambientales que actualmente ocupan en el país.

Palabras clave: anfibios, patrones de diversidad, modelos de envoltura climática, heterogeneidad ambiental, cambio climático.

Amphibian richness of Uruguay: environmental determinants and potential effects of the climate change

Carolina Toranza

Abstract: Several studies suggest that geographical variation in species richness is related to climate and environmental heterogeneity. At the same time, there is a global consensus that climate is changing. The Intergovernmental Panel of Climate Change (IPCC) predicts changes in temperature and precipitation over the XXI century. In addition, effects of climate change (CC) on biological systems have been detected, which could intensify in the future. In this context, changes in species' distribution and richness are expected. Assessing these changes is particularly important in threatened ectotherm organisms such as the amphibians. This study analyzes the environmental determinants of the amphibian richness spatial pattern in Uruguay, and evaluates potential modifications of the distribution and richness of the species under CC scenarios. We used 18956 records belonging to 38 native amphibian species from Uruguayan herpetological collections. Present and future climatic projections of the Global Circulation Model HadCM3 (scenarios A2 and B2), for the periods 2050 and 2080 were obtained from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF). Using climate envelope modeling (MAXENT), we estimated present and future potential distribution of amphibian species. Then, to analyze the environmental determinant of the species richness pattern, we applied regression models including environmental variables and spatial filters. Finally, we explored potential changes in the species distribution and richness, under both CC scenarios (A2 and B2). Spatial variation in amphibian richness was explained by climatic variables such as potential evapotranspiration and precipitation variation, and also by habitat diversity. Additionally, spatial structure in richness pattern unrelated to environmental factors was detected. Under both studied IPCC scenarios, the results of the modeling process suggest that most species will keep their current distribution or expand it by 2050, a trend that would intensify towards the end of the century. Local amphibian richness would increase throughout the country, primary in the northeast. However, some species may experience retractions or even loose completely their actual environmental conditions range.

Keywords: amphibians, diversity patterns, climate envelope models, environmental heterogeneity, climate change.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, los cuales han sido siempre un pilar fundamental en mi vida, apoyándome en todos los emprendimientos que he iniciado. A mi amor, Gonzalo Méndez, por todo su cariño, por acompañarme y apoyarme siempre incondicionalmente. A mis amigos que hacen que mi vida sea mucho más feliz: Adrián Márquez, Ana Clara Polakof, Gabriela Dobal, Magdalena Bessonart, Nathalie Borba y un agradecimiento especial a Ana Laura Mello con la que hemos compartido varios caminos, y que me brindó su apoyo psico-emocional durante toda la tesis.

A Alejandro Brazeiro, que me viene orientando y aguantando hace unos cuantos años, y a Raúl Maneyro que aceptó ser mi co-orientador, emprendiendo la tarea de trabajar con alguien que no sabía prácticamente nada del grupo.

A los Drs. Martín Ubilla, José C. Guerrero y Álvaro Soutullo por aceptar formar parte de mi tribunal y por todos sus aportes para mejorar mi trabajo.

Quiero agradecer especialmente a Andrés Canavero, quien me sugirió el grupo de estudio cuando no tenía claro para donde arrancar, y quién siempre, estando cerca o lejos, me dio buenos consejos e impulsó para que avanzara en mi Maestría.

A Marcel Achkar y Lucía Barthesagui por ayudarme en las primeras etapas de la Maestría, cuando no tenía idea de como abrir el ArcView. A Madeleine Renom, quien dedicó muchas horas de su tiempo para tratar de que entendiera un poco más sobre el aspecto climático de la tesis.

Un agradecimiento especial a Federico Achaval, el cual muy gentilmente me facilitó información sobre la localización de gran cantidad de localidades de colecta, que de otra manera no hubiera podido incluir en mis análisis.

A los integrantes del laboratorio de Teoría Ecológica y Síntesis de la UFG que me recibieron y me dieron una ayuda fundamental en la parte metodológica, particularmente al Dr. Paulo de Marco Jr. Así como a Kátia Kopp, Kleber do Espírito Santo Filho y Lorena Dallara por recibirme tan gentilmente durante un mes en sus casas sin siquiera conocerme.

A mis compañeros de laboratorio por compartir la cotidianeidad conmigo y soportar mis ataques de verborragia: Analía Pérez, Andrés Rossado, Federico Haretche, Joaquín Aldabe, Juan Andrés Martínez, Mauricio Bonifacino, Mercedes Souza, Mónica Búrmida, Nicole Rosenstock, Patricia Mai. A mis compañeros del Grupo de Ecología de pastizales (GEP) y particularmente a Vale por darme ánimos. A Beatriz Sosa con la que venimos “remando juntas” en las distintas etapas de nuestra formación.

Al PEDECIBA por darme la oportunidad de desarrollar mi Maestría y a la ANII por becarme. A la Facultad de Ciencias, Institución donde desarrollé de forma gratuita toda mi formación terciaria, incluyendo mi Maestría y, en particular, ésta la Tesis. A la CSIC por apoyarme en la difusión de resultados. A los integrantes del CIRCVC (Centro Interdisciplinario de Respuesta al Cambio y la Variabilidad Climática) por haber apostado a mi trabajo e integrarme a su grupo.

TABLA DE CONTENIDO

1- INTRODUCCION GENERAL.....	7
1.1 - Biodiversidad y sus determinantes ambientales.....	7
1.2 - Declinación global de los anfibios.....	8
1.3 - Antecedentes nacionales.....	8
1.4 - Modelación de nicho.....	9
2 - PREGUNTAS Y OBJETIVOS GENERALES.....	12
2.1 – Preguntas.....	12
2.2 - Hipótesis general.....	12
2.3 – Objetivos.....	12
2.4 – Estructura de la Tesis.....	12
3 - CAPÍTULO 1: Determinantes ambientales de la riqueza de anfibios de Uruguay... ..	13
3.1 – INTRODUCCIÓN.....	13
3.2 – METODOLOGÍA.....	15
3.2.1 - Área de estudio.....	15
3.2.2 - Bases de datos.....	15
3.2.3 – Modelación.....	22
3.3 – RESULTADOS.....	25
3.4 – DISCUSIÓN.....	30
3.4.1 - El efecto del clima.....	30
3.4.2 - Heterogeneidad ambiental.....	31
3.4.3 - Estructura espacial.....	33
3.5 – CONCLUSIONES.....	34
4 - CAPÍTULO 2: Efectos potenciales del cambio climático sobre la distribución y la riqueza de anfibios de Uruguay.....	35
4.1 – INTRODUCCIÓN.....	36
4.1.1 - Cambio climático.....	36
4.1.2 - Efectos del cambio climático sobre la biodiversidad.....	37
4.2 – METODOLOGÍA.....	39
4.2.1 - Proyección de distribuciones futuras.....	39
4.3 – RESULTADOS.....	41
4.3.1 - Cambios proyectados en la riqueza de especies.....	41
4.3.2 – Cambios proyectados en la distribución de las especies.....	41
4.4 – DISCUSIÓN.....	47
4.4.1 – Potenciales modificaciones en la riqueza de especies.....	47
4.4.2 - Potenciales modificaciones en la distribución de las especies.....	48
4.4.3 - Consideraciones zoogeográficas.....	50
4.4.4 – Contribuciones a la conservación.....	52
4.4.5 – Comentarios finales.....	53
5 – BIBLIOGRAFÍA.....	54
6- ANEXOS.....	69
6.1 - Anexo 1.1: Fuente de información de registros en la región.	
6.2 - Anexo 1.2: Identificación de cuadrículas bien muestreadas para anfibios en Uruguay	
6.3 - Anexo 1.3: Resultados de la modelación con Maxent de la distribución potencial actual de anfibios.	
6.4 - Anexo 2.1: Resultados de la modelación con Maxent de la distribución potencial de anfibios presente y en escenarios futuros (2050 y 2080) en escenarios de cambio climático.	

INTRODUCCION GENERAL

Biodiversidad y sus determinantes ambientales

La biodiversidad se distribuye de forma heterogénea en el planeta, existiendo desde sitios megadiversos hasta zonas de muy baja diversidad (Gaston, 2000). Describir dicha variabilidad y entender los mecanismos involucrados en su generación y mantenimiento ha sido un tema central en ecología desde los inicios de esta disciplina (Hutchinson, 1959). Si bien la diversidad biológica se expresa a distintos niveles de organización, el nivel de especies ha sido el más estudiado por ecólogos y biogeógrafos y la riqueza de especies su principal indicador (Fernández *et al.* 2007). La búsqueda de los mecanismos causales de los patrones de diversidad es un campo de investigación activo, y un requisito fundamental para entender y predecir cuales serán los cambios futuros. De acuerdo a los últimos avances teóricos los patrones geográficos de diversidad estarían determinados por las siguientes hipótesis generales: (1) climática, (2) contingencia histórica, (3) fenómenos evolutivos, (4) área y (5) heterogeneidad ambiental (Hortal *et al.* 2009; Hulbert, 2004; Ruggiero y Kitzberger, 2004; Wiens *et al.* 2006). Sin embargo, a pesar de los importantes avances teóricos y empíricos en el área, hay aún muchas interrogantes sobre la contribución relativa de los distintos factores explicativos, sus interacciones y la escala espacial a la que operan (Field *et al.* 2009; Rahbek, 2005).

Entre las hipótesis mencionadas en el párrafo anterior, la que ha recibido mayor sustento empírico es la que propone al clima como principal determinante de la diversidad (Hawkins *et al.* 2003). Más allá de su relevancia teórica, la relación entre la biodiversidad y el clima, se ha vuelto un motivo de preocupación para la comunidad científica, debido al fenómeno actual de cambio climático (Levinsky *et al.* 2007; Willis y Bhagwat, 2009). Como es ampliamente difundido, durante el siglo XXI se esperan cambios importantes en el clima (IPCC, 2007b). El incremento de temperatura y los cambios en los patrones de precipitación proyectados pueden afectar diversos aspectos de la historia de vida de los organismos. Estos cambios a nivel de los individuos pueden propagarse a niveles superiores de organización, llegando a modificar la distribución de las especies (Parmesan, 1996) e incluso los patrones geográficos de diversidad (Burgmer *et al.* 2007). La liberación de bases de datos y el desarrollo de nuevas técnicas de modelación, han promovido un incremento significativo de los estudios orientados a evaluar futuros impactos del cambio climático sobre la diversidad de distintos taxones y regiones.

Declinación global de los anfibios

Existe un amplio consenso respecto a que en la actualidad los anfibios están sufriendo un fenómeno de declinación global (Alford y Richards, 1999). Según el Global Amphibian Assessment (GAA), 1.856 especies de anfibios, un 32% de todas las conocidas, se encuentran globalmente amenazadas y otro 20% no cuenta con datos suficientes para su evaluación a través de los protocolos de Listas Rojas (Stuart *et al.* 2004). Se reportó que la tasa actual de extinción de los anfibios es doscientas veces superior a la tasa de extinción basal del grupo (McCallum, 2007), sin considerar la probable pérdida de aquellas especies categorizadas en peligro crítico.

Los factores involucrados en la declinación de las poblaciones de anfibios y la desaparición de especies son múltiples y sinérgicos (Rohr y Raffel, 2010). La modificación y pérdida de hábitat naturales es quizá la causa principal de dicho fenómeno (Todd *et al.* 2009). Sin embargo, se han propuesto una serie de causas adicionales, dentro de los que se incluye al cambio climático (Alford y Richards, 1999; ver Capítulo 2). Se han detectado efectos adversos en anfibios debido a cambios en el clima, tales como declinaciones poblacionales (Pounds *et al.* 1999), disminución de la condición corporal y tasa de sobrevivencia (Reading, 2007), cambios en la fenología de las especies (Gibbs y Breisch, 2001) y cambios en la distribución (Hickling *et al.* 2006). Asimismo, existen evidencias que indican que el cambio climático está propiciando la expansión del hongo *Batrachochytrium dendrobatidis*, responsable de la Chytridiomycosis que actualmente afecta a diversas poblaciones de anfibios en el mundo (Rohr y Raffel, 2010).

Antecedentes nacionales

El estudio de los patrones geográficos de diversidad de vertebrados terrestres es muy incipiente en Uruguay. Recién en 2008 se describieron los patrones de riqueza de vertebrados tetrápodos de Uruguay, basados en la distribución potencial de las especies, según el criterio de expertos en cada grupo biológico (Brazeiro *et al.* 2008b). Sin embargo, hasta el momento no existe ninguna publicación sobre los determinantes ambientales de los patrones de riqueza en ningún grupo.

En el caso de los anfibios, existe un considerable grado de conocimiento sobre algunos aspectos de su biología, tales como: comportamiento (Vaz-Ferreira y Gerhau, 1974;1975); dieta (da Rosa *et al.* 2002; Maneyro y da Rosa, 2004); ecofisiología (Naya *et al.* 2003); reproducción (Camargo *et al.* 2005a) y estructura temporal de comunidades (da Rosa *et al.* 2006; Canavero *et al.* 2008), conservación (Maneyro y Langone, 2001; Canavero *et al.* 2010)

entre otros. En lo que refiere al estudio de patrones espaciales en ensamblajes de anfibios, los antecedentes son muy escasos. A escala nacional el único antecedente es el trabajo de Núñez *et al.* (2004), donde se reporta la distribución observada de las especies de anfibios que habitan el territorio uruguayo, en base al mapeo del material depositado en colecciones nacionales. También cabe citar el trabajo de Maneyro y Kwet (2008), donde se hacen consideraciones de la influencia de cinco biotas regionales sobre la fauna de bufónidos en la frontera entre Uruguay y Brasil y un artículo reciente sobre el estado de conocimiento y los vacíos de información en el grupo (Canavero *et al.* 2010).

Como se mencionó anteriormente existe un amplio consenso respecto al efecto del clima sobre los patrones de diversidad. En el caso de los organismos ectotermos debido a sus restricciones fisiológicas, dicha regulación climática es particularmente importante (Bennet, 1990). En este sentido, un considerable número de estudios han identificado determinantes climáticos de los patrones de diversidad de anfibios y reptiles (Qian *et al.* 2007; Rodríguez *et al.* 2005; Buckley y Jetz, 2007).

Modelación de nicho

Los datos de distribución de especies suelen ser incompletos, y en general sólo se cuenta con información de presencia. Es más, salvo especies muy comunes o extensamente estudiadas, el número de registros por especie suele ser bajo (Pearson *et al.* 2007). Una de las herramientas más difundidas en la actualidad para la estimación de la distribución potencial, son los “modelos de nicho” o “modelos de envoltura climática” (Lobo *et al.* 2010). Estos modelos estiman la distribución potencial correlacionando información de ocurrencia con predictores ambientales. Esta aproximación tiene sus raíces en la teoría de nicho ecológico (Hutchinson 1957), ya que modelan una porción del “nicho fundamental” de las especies que puede definirse como “nicho climático” (Pearson & Dawson 2003). Estos modelos tienen múltiples aplicaciones dentro de las que pueden mencionarse: detección de nuevas áreas de distribución o nuevas especies (Raxworthy *et al.* 2003; Pearson *et al.* 2007), estudios sobre impactos potenciales del cambio climático (Peterson *et al.* 2002; Levinsky *et al.* 2007), predicción de invasiones biológicas o expansión de vectores biológicos y/o patógenos (Ward 2007; Holt *et al.* 2009), aportes al diseño de planes de conservación (Ferrier 2002).

Los modelos de nicho tienen una serie de asunciones, que deben ser tenidas en cuenta a la hora de utilizarlos e interpretar sus resultados. El principal supuesto es que la distribución actual de una especie es representativa de sus requerimientos ambientales (Pearson & Dawson 2003). Por otra parte, asumen que las especies se encuentran en equilibrio con su ambiente, es

decir que todos los ambientes “adecuados” se encuentran actualmente ocupados, y la distribución de las especies no está ni en expansión ni en retracción (Soberón & Peterson 2005). Finalmente, la mayoría de los modelos de nicho predicen la distribución de las especies asumiendo que las comunidades donde están insertas son gleasonianas, respondiendo de forma individual al ambiente (Wiens *et al.* 2009).

Se ha desarrollado un gran número de modelos de envoltura climática, los cuales tienen distinta aptitud a la hora de describir la distribución. Estudios recientes, enfocados en la comparación de distintos métodos de modelación indican que MAXENT es uno de los métodos más robustos (Elith *et al.* 2006; Hernandez *et al.* 2006; Tognelli *et al.* 2009). MAXENT fue propuesto por el equipo de Phillips *et al.* (2004) de la Universidad de Princeton. Es una técnica de aprendizaje automático, la cual utilizando un algoritmo estima la distribución más uniforme (“de máxima entropía”) en base a los sitios de muestreo, y teniendo en cuenta las restricciones impuestas por las condiciones de dichos sitios. Es decir, el programa calcula la distribución de una especie, en un espacio geográfico dado, a partir de la relación observada entre las localidades de colecta y las características ambientales –p. ej. clima, topografía- de las mismas (Pawar *et al.* 2007).

Es un método de máxima verosimilitud, el proceso de modelación comienza a partir de una distribución de probabilidades uniforme y realiza cierto número de iteraciones, en las que va aumentando la probabilidad de las localidades de colecta (“ganancia”). El proceso de iteración continúa, hasta que la ganancia entre iteraciones consecutivas cae dentro del umbral de convergencia (Yost *et al.* 2008). El programa restringe la distribución estimada, de modo tal que el valor promedio de cada variable sea cercano a su promedio observado en los sitios de muestreo (dentro de un intervalo de confianza), pero no igual, de forma de disminuir el sobreajuste. Dicho control se hace a través del parámetro de regularización β . Esto es importante, dado que típicamente los registros de museo tienen ciertos sesgos, por lo que el promedio observado es una aproximación “gruesa” de la media real (Pawar *et al.* 2007). El modelo resultante es una distribución de probabilidades sobre la grilla. Cuanto mayor es el valor de cierta celda, más similar es a los sitios donde la especie ha sido efectivamente registrada, lo que aumentaría la probabilidad de que la especie pueda ocupar dicha celda.

MAXENT cuenta con una serie de ventajas prácticas que lo hacen fácilmente aplicable: (1) sólo requiere datos de presencia, (2) puede utilizar tanto predictores continuos como categóricos, (3) la salida del modelo es continua (pudiendo ser categorizada aplicando distintos umbrales) y los resultados pueden ser manejados utilizando Sistemas de Información Geográfica (Phillips *et al.* 2006).

La sensibilidad de los anfibios a las condiciones ambientales, su acelerada tasa de declinación y los pronósticos de cambio climático, hacen imprescindible el desarrollo de estudios sobre los patrones de diversidad en este grupo, sus determinantes abióticos y las posibles consecuencias del cambio climático.

PREGUNTAS Y OBJETIVOS GENERALES

Preguntas

Esta Tesis busca responder las siguientes preguntas:

(1) ¿Cómo influye el clima sobre la distribución y la riqueza de especies de anfibios de Uruguay? ¿Cómo podrían ser afectadas la distribución y la riqueza de anfibios por el cambio climático proyectado para Uruguay bajo distintos escenarios socioeconómicos propuestos por el IPCC?

Hipótesis general

La variación geográfica de la riqueza de anfibios de Uruguay está determinada principalmente por el clima.

Objetivos

Objetivo general

Analizar y explicar la variabilidad geográfica de los patrones de riqueza de anfibios de Uruguay y evaluar las posibles alteraciones en respuesta al cambio climático.

Objetivos específicos

(1) Generar un mapa de la riqueza potencial de anfibios de Uruguay, a partir de la distribución espacial modelada de 38 especies autóctonas del país.

(2) Analizar los factores explicativos, especialmente los climáticos, del patrón de riqueza actual de anfibios de Uruguay.

(3) Modelar los efectos de los cambios climáticos proyectados (temperatura y precipitación) sobre la distribución y la riqueza de anfibios de Uruguay.

Estructura de la Tesis

En el Capítulo 1 de la Tesis se modela la distribución actual de las especies, se estudia el patrón geográfico de la riqueza potencial de anfibios de Uruguay y se evalúan mediante análisis de correlación y estadística espacial sus determinantes ambientales. El Capítulo 2 aborda las preguntas referidas a los posibles cambios en la distribución y riqueza de las especies en función de las proyecciones de cambio climático, según dos escenarios del IPCC: A2 (severo) y B2 (moderado), para los períodos 2050 y 2080, y se hace un análisis del rol de distintos atributos de las especies respecto a dichas proyecciones de cambio.

Capítulo 1

DETERMINANTES AMBIENTALES DE LA RIQUEZA DE ANFIBIOS DE URUGUAY

INTRODUCCIÓN

La búsqueda de factores explicativos de los patrones de diversidad constituye uno de los campos de investigación más activos en la actualidad (Currie *et al.* 2004; Gaston, 2000; Hawkins *et al.* 2003). Muchas hipótesis han sido propuestas para explicar los patrones espaciales de riqueza, las cuales pueden agruparse en: (1) disponibilidad energética, (2) factores históricos (3) fenómenos evolutivos, (4) área y (5) heterogeneidad espacial (Hulbert, 2004; Ruggiero y Kitzberger, 2004; Wiens *et al.* 2006). Si bien se sabe que todos estos factores contribuyen en alguna medida a la generación de los patrones de diversidad, aún hay muchas interrogantes sobre su contribución relativa, sus interacciones y la escala espacial a la que operan (Rahbek, 2005).

La hipótesis más antigua y mejor estudiada en este campo, se conoce como la “Teoría de especies-energía” (Currie y Paquin, 1987). Ésta propone que la diversidad de especies está limitada por la cantidad de energía que entra a los ecosistemas, y predice que a mayor disponibilidad energética, mayor será la riqueza de especies presentes (Gaston y Blackburn, 2000). El efecto de la energía sobre la diversidad puede estar mediado por diversos mecanismos: (1) Hipótesis de la productividad: plantea que la riqueza está limitada por la cantidad de energía que ingresa a la cadena trófica. (2) Hipótesis de la disponibilidad de energía: plantea que la temperatura del ambiente regula las tasas vitales, lo cual determina en última instancia la velocidad de los procesos de especiación. (3) Hipótesis de la tolerancia al congelamiento: el mecanismo involucrado aquí se relaciona con la capacidad de los organismos de tolerar temperaturas extremas en latitudes altas. Hasta el momento, tanto el marco teórico como la evidencia empírica sustentan fuertemente el rol central de la energía en la determinación de los patrones de diversidad. En una revisión reciente, Hawkins *et al.* (2003) mostraron que, independientemente de los “proxies” utilizados, tales como: evapotranspiración real (AET), índice verde normalizado (IVN), evapotranspiración potencial (ETP), temperatura o precipitación; ésta da cuenta de más del 60% de la variabilidad de la riqueza en la mayoría de los estudios analizados.

Adicionalmente a la disponibilidad de energía, diversos trabajos han señalado la existencia de otros factores determinantes de la diversidad terrestre (Ricklefs y Schluter, 1993). En este marco, Kerr y Packer (1997) mostraron que la heterogeneidad de hábitat era el determinante principal de la variación de la riqueza de mamíferos de Norteamérica, luego que la disponibilidad de energía superaba cierto umbral. Es importante destacar que el efecto de la heterogeneidad ambiental ha sido registrado a diversas escalas espaciales, aunque el grado de

asociación con los patrones de riqueza varía con la resolución y extensión espacial del estudio (van Rensburg *et al.* 2002). En este sentido, existen evidencias de que a mesoescala la heterogeneidad ambiental es el mejor indicador de la variación en riqueza de grupos tales como: vertebrados terrestres, mariposas y plantas vasculares (Fraser, 1998; MacNally *et al.* 2003; Pausas *et al.* 2003). Este efecto de la heterogeneidad ambiental estaría asociado al aumento de disponibilidad de hábitats y a una mayor segregación de recursos limitantes (Brown, 1995). Los indicadores de heterogeneidad espacial pueden cambiar de acuerdo al grupo considerado, pero en los ecosistemas terrestres suele usarse la variabilidad geomorfológica (p. ej.: suelos, topografía, elevación).

Si bien en las últimas décadas se ha acumulado gran cantidad de información respecto a los determinantes de los patrones de riqueza, dicha generación de conocimiento se ha dado de forma desigual en el planeta. Un metanálisis reciente sobre los gradientes espaciales de diversidad, destaca que de un total de 393 estudios analizados, sólo 19 fueron desarrollados en Sudamérica y 13 en Centroamérica y el Caribe (Field *et al.* 2009). Por otra parte, la mayoría de las investigaciones en este tema, se han realizado en las zonas tropicales y subtropicales del Neotrópico, siendo escasos los estudios en las zonas templadas (Bellocq y Gomez-Insausti, 2005; Cueto y Lopez de Casenave, 1999; Mourelle y Ezcurra, 1997). Existe evidencia de que los determinantes de riqueza varían tanto con la latitud como entre hemisferios (Barnosky *et al.* 2001; Dunn *et al.* 2009). En este sentido, Hawkins *et al.* (2003) proponen que la diversidad de las zonas templadas del Neotrópico, a diferencia de las regiones Paléartica y Neártica está limitada principalmente por factores relacionados con la disponibilidad de agua y no por una limitación energética. Esto pone de manifiesto la necesidad de desarrollar investigaciones en estas zonas, ya que los resultados de estudios en zonas tropicales o incluso de zonas templadas del hemisferio norte no pueden extrapolarse *a priori* a nuestra región.

El objetivo principal de este capítulo es estudiar la variación geográfica de la riqueza de anfibios de Uruguay y evaluar el rol explicativo del clima y la heterogeneidad ambiental. Uruguay está ubicado en un área de transición entre sistemas subtropicales y templados, lo cual afecta especialmente la distribución de los organismos ectotermos, altamente sensibles al clima. En este sentido, Uruguay constituye el límite sur de la distribución geográfica para muchas de las especies presentes en el país, en especial aquellas provenientes de regiones de clima subtropical (Maneyro y Beheregaray, 2007). En este capítulo, se utilizaron técnicas de envoltura climática para modelar la distribución de 38 especies de anfibios nativos de Uruguay. A partir de la superposición de dichas distribuciones, se obtuvo el patrón

geográfico de la riqueza de especies, que fue mapeado sobre un sistema de 302 cuadrículas (660 km²) que cubre totalmente el país. Finalmente, se utilizaron modelos espaciales para analizar la relación entre la riqueza de especies y variables ligadas al clima y heterogeneidad ambiental.

METODOLOGÍA

Área de estudio

Uruguay se ubica al SE de Sudamérica (30°-35° S, 53°-58° W) dentro de la región templada (**Fig. 1.1**). Cuenta con una superficie terrestre de 176.215 km², la temperatura media anual es de 18° C y las precipitaciones medias, que se distribuyen uniformemente a lo largo del año, varían entre 1.100 y 1.200 mm/año. Su topografía está dominada por colinas suaves y una densa red hidrográfica (Achkar y Domínguez, 2000).

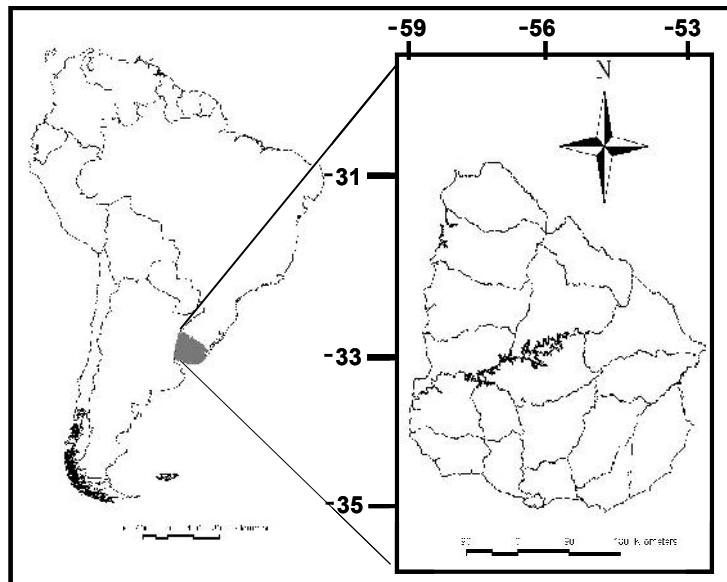


Figura 1.1. Ubicación geográfica de Uruguay en América del Sur.

Bases de datos

Registros de especies

Se utilizaron datos de presencia de 38 especies de anuros¹ (**Tabla 1.1**) de las dos principales colecciones del país: (1) Colección de Zoología de Vertebrados de Facultad de Ciencias (CZV-B) y (2) Colección del Museo de Historia Natural (MNHN).

¹ Se trabajó con 38 especies de las 49 especies de anfibios nativos, dado que especies con menos de 5 registros se excluyeron del análisis de modelación.

Se trabajó con un total de 18.956 registros, correspondientes a 790 localidades distribuidas en todo el país (**Fig. 1.2**). Cuando las localidades estaban georreferenciadas o existía información bibliográfica (Núñez, *et al.* 2004; Achaval *comm. pers.*, 2009) se utilizó dicha información. En los casos en los que solo se disponía de la localidad de colecta, se georeferenciaron utilizando las cuadrículas geográficas digitales del Instituto Geográfico Militar y el programa Google Earth, aplicando técnicas de georeferenciación (Chapman y Wieczorek, 2006).

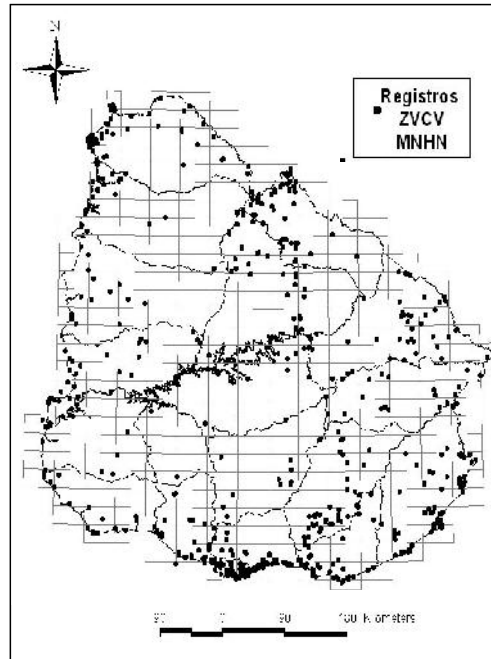


Figura 1.2. Mapa indicando la distribución espacial de los registros de colección de anfibios en Uruguay (Colección de Zoología de Vertebrados-Facultad de Ciencias y Museo de Historia Natural) utilizados en esta Tesis.

Dado que todas las especies, excepto una (*Melanophryniscus sanmartini*, endémica de Uruguay) extiende su distribución fuera de los límites de Uruguay, en los análisis también se incluyeron registros de las especies de la región. Esto tiene por fin representar mejor la amplitud de condiciones ambientales dentro del rango de distribución de la especie. Los registros externos a Uruguay se obtuvieron mayormente de la base de datos del GBIF (Global Biodiversity Information Facility, <http://data.gbif.org/welcome.htm>), así como de publicaciones en las cuales se hiciera referencia a datos depositados en colección (**Anexo 1.1**).

Tabla 1.1. Lista de especies de anuros incluidas en los análisis de modelación.

Familia	Especie	Nombre común
Microhylidae	<i>Elachistocleis bicolor</i> (Guérin –Méneville, 1838)	Sapito oval
Hylidae	<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters, 1872)	Ranita rayada
	<i>Dendropsophus nanus</i> (Boulenger, 1889)	Ranita enana del Chaco
	<i>Dendropsophus sanborni</i> (Schmidt, 1944)	Ranita enana de Sanborn
	<i>Hypsiboas pulchellus</i> (Duméril y Bibron, 1841)	Rana trepadora
	<i>Pseudis limellum</i> (Cope, 1862)	Rana boyadora chica
	<i>Pseudis minutus</i> (Günther, 1858)	Rana boyadora
	<i>Scinax berthae</i> (Barrio, 1962)	Ranita de pintas naranja
	<i>Scinax fuscovarius</i> (Lutz, 1925)	Rana de flancos amarillos
	<i>Scinax granulatus</i> (Peters, 1871)	Rana roncadora
	<i>Scinax nasicus</i> (Cope, 1862)	Ranita de pecho manchado
	<i>Scinax squalirostris</i> (Lutz, 1925)	Ranita hocicuda
<i>Scinax uruguayus</i> (Schmidt, 1944)	Ranita uruguaya	
	<i>Phyllomedusa iheringii</i> (Boulenger, 1885)	Rana monito
Bufonidae	<i>Rhinella achavali</i> (Maneyro, Arrieta y de Sá, 2004)	Sapo grande de Achaval
	<i>Rhinella arenarum</i> (Hensel, 1867)	Sapo común
	<i>Rhinella dorbignyi</i> (Duméril y Bibron, 1841)	Sapito de jardín de D'Orbigny
	<i>Rhinella fernandezae</i> (Gallardo, 1957)	Sapito de jardín de Fernández
	<i>Rhinella schneideri</i> (Werner, 1894)	Sapo cururú
	<i>Melanophryniscus atroluteus</i> (Miranda-Ribeiro, 1920)	Sapito banderita española
	<i>Melanophryniscus montevidensis</i> (Philippi, 1902)	Sapito de Darwin
	<i>Melanophryniscus sanmartini</i> Klappenbach, 1968	Sapito de San Martín
Cycloramphidae	<i>Limnomedusa macroglossa</i> (Duméril y Bibron, 1841)	Rana de las piedras
	<i>Odontophrynus americanus</i> (Duméril y Bibron, 1841)	Escuerzo chico
Leiuperidae	<i>Physalaemus biligonigerus</i> (Cope, 1861)	Rana de cuatro ojos
	<i>Physalaemus cuvieri</i> (Fitzinger, 1826)	Rana perro
	<i>Physalaemus gracilis</i> (Boulenger, 1883)	Ranita gato
	<i>Physalaemus henselii</i> (Peters, 1872)	Ranita de Hensel
	<i>Physalaemus riograndensis</i> (Milstead, 1960)	Ranita de río grande
	<i>Pleurodema bibroni</i> (Tschudi, 1838)	Ranita de Bibron
	<i>Pseudopaludicola falcipes</i> (Hensel, 1867)	Macaquito
Leptodactylidae	<i>Leptodactylus chaquensis</i> (Ceí, 1950)	Rana del Chaco
	<i>Leptodactylus furnarius</i> (Sazima y Bokerman, 1978)	Rana de Campo grande
	<i>Leptodactylus gracilis</i> (Duméril y Bibron, 1841)	Rana saltadora
	<i>Leptodactylus latinasus</i> (Jiménez de la Espada, 1875)	Rana piadora
	<i>Leptodactylus mystacinus</i> (Burmeister, 1861)	Rana de bigotes
	<i>Leptodactylus latrans</i> (Steffen, 1815)	Rana común
	<i>Leptodactylus podicipinus</i> (Cope, 1862)	Rana de vientre moteado

Debe aclararse aquí, que no fueron utilizados la totalidad de los registros disponibles para el Neotrópico, sino únicamente aquellos dentro de la región climática de Köppen dónde se ubica Uruguay (Kottek *et al.* 2006) (**Fig 1.3**). Este criterio se aplicó dado que, en el caso de especies con distribuciones muy amplias, es altamente probable que poblaciones muy alejadas presenten adaptaciones a los distintos climas donde ocurren. Al circunscribirse a una región climática, Cfa en este caso (Cfa: clima cálido templado, muy húmedo, con veranos calurosos), se reduce la probabilidad de mezclar poblaciones con distintas adaptaciones, y por ende “el ruido” respecto a la relación con el clima actual y las proyecciones de cambio. Asimismo, se disminuyen posibles fallas en la identificación de las especies dentro de ciertos grupos (p. ej.: especies actualmente de amplia distribución).



Figura 1.3. Mapa de Sudamérica indicando la región Cfa de Köppen donde se encuentra Uruguay. Corresponde a una región de clima templado, húmedo con veranos calurosos, que ocupa parte de Argentina, Brasil, Paraguay y todo Uruguay.

Información ambiental

Para modelar la distribución potencial de las especies, se utilizaron 36 variables climáticas y una variable de topografía (**Tabla 1.2**), descargadas de la base climática “Worldclim” (<http://www.worldclim.org>). Dichas capas de información climática se obtienen a partir de la interpolación (ANUSPLIN-SPLINA software) de registros de las estaciones meteorológicas en el período 1950-2000. Debe aclararse aquí que las estaciones utilizadas fueron aquellas que contaran con al menos 10 años de registros en ese período de tiempo. Para algunas zonas donde las estaciones meteorológicas son más recientes (p. ej.: amazonía), fueron incluidos datos posteriores al 2000 (Hijmans, 2005). Se descargaron las capas con una resolución espacial de 2,5 minutos (~ 5 km), cubriendo toda la extensión modelada.

Tabla 1.2. Lista de variables incluidas en la modelación con Maxent de la distribución potencial de las 38 especies de anuros. Fuente: “Worldclim” (<http://www.worldclim.org>).

Variabes incluidas	Abreviaciones utilizadas
Temperaturas mínimas mensuales	$T_{\min 1}, T_{\min 2}, T_{\min 3}, T_{\min 4}, T_{\min 5}, T_{\min 6}, T_{\min 7},$ $T_{\min 8}, T_{\min 9}, T_{\min 10}, T_{\min 11}$ y $T_{\min 12}$
Temperaturas máximas mensuales	$T_{\max 1}, T_{\max 2}, T_{\max 3}, T_{\max 4}, T_{\max 5}, T_{\max 6}, T_{\max 7},$ $T_{\max 8}, T_{\max 9}, T_{\max 10}, T_{\max 11}$ y $T_{\max 12}$
Precipitación mensual acumulada	$Prec_1, Prec_2, Prec_3, Prec_4, Prec_5, Prec_6, Prec_7,$ $Prec_8, Prec_9, Prec_{10}, Prec_{11}, Prec_{12}$
Altura media	Alt_{med}

Para los análisis de riqueza de especies se trabajó con una grilla de 302 cuadrículas (660 km²), que se corresponde al Plan Cartográfico Nacional del Servicio Geográfico Militar, escala 1:50.000, que cubre todo Uruguay. Se elaboró una base ambiental a dicha resolución espacial, compilando información de distintas fuentes (**Tabla 1.3**), con el fin de incluir un conjunto de variables ambientales que según las hipótesis de HA (Heterogeneidad Ambiental) y E-E (Especies-Energía) pueden ser determinantes de la riqueza de especies.

Tabla 1.3. Variables ambientales compiladas a escala de cuadrícula (660 km²), agrupadas según la hipótesis explicativa (HA: Heterogeneidad Ambiental y EE Especies-Energía), que fueron utilizadas en los análisis de riqueza de especies. Las mismas están discriminadas por categoría (discreta o continua) y se indica la fuente de donde fueron extraídas. En el caso de las variables discretas el número de categorías se indica entre paréntesis.

Variables según hipótesis	Definición	Categoría	Fuente
Variables (HA)			
Geoformas	Geoforma dominante en la cuadrícula (11)	Discreta	Panario (1988)
Suelos	Suelo dominante en la cuadrícula (14)	Discreta	Altamirano <i>et al.</i> (1976)
H _{suelos}	Diversidad (Shannon) de suelos	Continua	Altamirano <i>et al.</i> (1976)
R _{suelos}	Riqueza de suelos	Continua	Altamirano <i>et al.</i> (1976)
Alt _{máx} y Alt _{máx} ²	Altura máxima y su término cuadrático	Continua	IDE / MTOP
R _{alt}	Rango altitudinal	Continua	IDE / MTOP
Alt _{med}	Altura media	Continua	IDE / MTOP
Alt _{var}	Varianza en altura	Continua	IDE / MTOP
Nº_háb	Número de hábitats en la cuadrícula *	Continua	UNCIEP, Fac. de Ciencias
Variables (E-E)			
T _{med} , T _{med} ² y CV_T _{med}	Temperatura media, su término cuadrático y el coeficiente de variación	Continua	Worldclim
T _{max} , T _{max} ² y CV_T _{max}	Temperatura máxima	Continua	Worldclim
T _{max1}	Temperatura máxima de enero (mes más cálido)	Continua	Worldclim
T _{min} , T _{min} ² y CV_T _{min}	Temperatura mínima	Continua	Worldclim
T _{min7}	Temperatura mínima de julio (mes más frío)	Continua	Worldclim
Prec _{med} , Prec _{med} ² y CV_Prec	Precipitación media, su término cuadrático y el coeficiente de variación	Continua	Worldclim
Prec ₆	Precipitación de junio	Continua	Worldclim
ETP	Evapotranspiración potencial	Continua	Ceroni (2008)
ETP ₁	Evapotranspiración potencial de enero	Continua	Ceroni (2008)
BHS	Balance Hídrico Superficial	Continua	Ceroni (2008)
IVN-I	Integral Anual del Índice Verde Normalizado.	Continua	Baeza <i>et al.</i> (2006)

* Las categorías de hábitat incluidas corresponden a: Bañado, Bañado con bosque fluvial, Bosque fluvial, Bosque Parque, Bosque serrano, Bosque de quebrada, Arbustal, Palmar y Pradera.

Modelación

Modelación de las distribuciones potenciales

Para modelar la distribución espacial de las 38 especies de anfibios de Uruguay se aplicaron modelos de envoltura climática utilizando el programa Maxent versión 3.3.1 (Phillips *et al.* 2004); el cual se descarga libremente de: <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent>. El programa se corrió utilizando las características por defecto: 500 iteraciones; eliminación de registros duplicados, umbral de convergencia = 0,00001 y el parámetro de regularización $\beta = 1$ (Phillips *et al.* 2006). La opción de “no duplicar registros” (un único registro de cada especie por cada cuadrícula), se seleccionó para disminuir los efectos de concentración de esfuerzo de muestreo en torno a ciertas localidades (Pawar *et al.* 2007). Maxent permite establecer distintos tipos de relaciones entre las variables ambientales y los registros para modelar la distribución de máxima entropía. En este trabajo el programa se corrió seleccionando: relaciones lineales, cuadráticas (relaciones no lineales) y productos (interacción entre pares de variables ambientales), siguiendo lo recomendado por Phillips y Dudík (2008). Asimismo, se seleccionó la opción Jackknife, para medir la importancia de las variables. Para validar los modelos de distribución, los registros se dividieron en una muestra de entrenamiento (70%) y una de prueba (30%), en todas aquellas especies con 10 o más registros (Urbina-Cardona y Loyola, 2008). Se escogió el formato de salida logístico, ya que el mismo permite interpretar la distribución modelada en términos de probabilidad de ocurrencia de la especie en función de las limitaciones impuestas por el ambiente (Phillips y Dudík, 2008).

Como producto se obtuvieron las curvas de respuesta de las variables y su contribución a la distribución potencial. Para cada especie, se reportan las Curvas ROC (“*Receiver Operating Characteristic*”). Estas curvas grafican la relación entre la sensibilidad y el complemento de la especificidad (1- especificidad). La sensibilidad es una medida de la tasa de verdaderos positivos e indica los errores de omisión, mientras que la especificidad mide la fracción de negativos clasificada como presencias, representando los errores de comisión. En estos modelos la especificidad no es valorada a través de las ausencias, sino comparando la distribución potencial modelada con la distribución aleatoria (Phillips *et al.* 2006). De esta curva se obtiene el AUC (“*Area Under the Curve*”), el cuál es una medida del desempeño del modelo, independiente del umbral utilizado. El AUC, varía entre 0 y 1, y se considera un buen modelo a aquél con un AUC superior a 0,5. Finalmente se obtuvo un

archivo en formato ASCII con la distribución modelada, la cual posteriormente fue transformada y mapeada utilizando el programa ArcView GIS 3.2.

Dado que la distribución modelada por Maxent es continua y con el fin de generar un mapa de riqueza de especies, las distribuciones fueron discretizadas en un mapa de presencia/ausencia. Maxent plantea 10 umbrales, para convertir la distribución en datos binarios. Luego el programa realiza una prueba binomial de una cola, para determinar si el modelo predice las localidades de prueba significativamente mejor que el azar (Phillips *et al.* 2006). En este trabajo se utilizó el umbral que minimiza el p-valor. Cabe destacar que en el caso de especies con un muy bajo número de localidades (entre 10 y 5) se utilizó como umbral de corte el “Minimum training presence”, sugerido para especies endémicas con bajo número de localidades (Gomes-Cortes, 2009).

Validación del mapa de riqueza potencial

Los modelos de envoltura climática, como ya se indicó, brindan información sobre la distribución potencial de las especies. Para obtener la distribución realizada de las especies, es necesario excluir aquellas zonas que a pesar de ser adecuadas, se sabe o se presume que la especie está ausente (Pineda y Lobo, 2009). Dado que el objetivo de este capítulo es estudiar la relación entre la riqueza de especies y el ambiente, es necesario trabajar con la riqueza de especies “real” y no potencial. Por ello, en este estudio aplicamos el método de corrección propuesto por Pineda y Lobo (2009).

En base a los resultados del trabajo de Canavero *et al.* 2010 se pre-seleccionaron todas aquellas cuadrículas (de la grilla de 302 cuadrículas que cubre Uruguay) con más de 100 individuos colectados, considerando efectivamente como registros aquellos que cumplen con: (1) individuos provenientes de localidades distintas, (2) colectados en fechas distintas o (3) diferente colector (Hortal y Lobo, 2005). El número de registros por cuadrícula fue considerado como indicador del esfuerzo de muestreo (Hortal y Lobo, 2005). Con esta información se construyeron matrices con la cantidad de registros por especie por cuadrícula. A continuación, utilizando el programa EstimateS 8.2 se calcularon distintos estimadores de riqueza (*Chao1*, *Chao2* y *Jackknife 1*), para identificar las cuadrículas bien muestreadas, es decir aquellas cuya riqueza observada alcanzó un 75% de la riqueza estimada por alguno de los estimadores (**Anexo 1.2**).

Siguiendo el procedimiento de Pineda y Lobo (2009), los umbrales de las especies fueron corregidos para minimizar los errores de omisión y comisión. Cuando en las cuadrículas bien muestreadas se detectaron errores de omisión (el modelo predice un 0, pero existen registros), el umbral se bajó hasta un nuevo umbral con el que el modelo predice la

presencia de la especie en dicha cuadrícula. Cuando se detectaron errores de comisión (se predice la presencia de la especie, pero no existen registros), en 3 o más cuadrículas bien muestreadas, se estableció un nuevo umbral superior al anterior, de forma de excluir dichas cuadrículas de la distribución potencial de la especie. Estas modificaciones en los umbrales fueron realizadas sólo en los casos en los que esto no generó errores de omisión en cuadrículas donde las especies habían sido registradas.

Modelación de la riqueza de especies

El estudio de los factores causales de los gradientes de diversidad, ha sido típicamente abordado a través de análisis de carácter correlacional (Currie, 2007). Sin embargo, en la última década ha aumentado significativamente el reconocimiento de que la autocorrelación espacial puede aumentar los errores de Tipo I (falso positivo) en los análisis de regresión (Legendre, 1993). Básicamente, si existe autocorrelación, las cuadrículas más cercanas serán más similares (autocorrelación positiva) entre sí que con aquellas cuadrículas más alejadas. Esto genera un problema de “pseudoreplicación” espacial en los datos, produciendo un falso aumento de los grados de libertad. Por otra parte, cuando la autocorrelación es endógena, es decir generada por la biología de la especie (ej.: dispersión), puede enmascarar la relación entre la riqueza y las variables ambientales (Currie, 2007).

En este trabajo, inicialmente se exploró la relación entre la riqueza (variable dependiente) y los distintos predictores ambientales mediante regresiones polinómicas generalizadas (GRM por su sigla en inglés), analizándose luego la autocorrelación espacial de la riqueza y de los residuos del modelo ambiental con mejor ajuste (“*best subset solution*”).

Con el fin de dar cuenta del efecto de la autocorrelación espacial, se utilizaron filtros espaciales basados en vectores propios (Borcard y Legendre, 2002). Este método consiste en extraer los vectores propios de la matriz de distancia entre cuadrículas, dado que los mismos describen estructuras espaciales a distintas escalas, y utilizarlos como predictores adicionales a los ambientales en los análisis de regresión (Diniz-Filho y Bini, 2005). Para ello inicialmente se genera una matriz de distancia geográfica utilizando los datos de latitud y longitud de cada cuadrícula. Luego dicha matriz es truncada a cierta distancia (distancia de truncado: D_T), a fin de captar efectos espaciales a distancias cortas (el Programa estableció D_T en 33 km, lo que corresponde a la distancia entre centroides de dos cuadrículas contiguas). Distancias superiores a D_T son consideradas “demasiado grandes” y representadas en la matriz como: $4D_T$. Finalmente, para extraer los vectores propios se realiza un análisis de coordenadas principales. Los vectores propios con valores propios positivos, denominados “filtros”, son nuevas variables ortogonales que capturan la variación espacial entre las

cuadrículas a diferentes escalas (Rangel *et al.* 2007). Existen distintos criterios para la selección de los filtros espaciales a incluir en los análisis de regresión (ver Diniz-Filho y Bini, 2005). En este estudio se seleccionaron los filtros a fin de: 1) minimizar la autocorrelación espacial en los residuos (Índice de Moran $< 0,2$); 2) minimizar la cantidad de filtros incluidos en el análisis y 3) retener sólo aquellos filtros con p-valor significativo ($p < 0,05$). Una vez realizada la selección de filtros espaciales, se realizaron modelos de regresión de mínimos cuadrados ordinarios (MCO), seleccionándose el mejor modelo por el criterio de información de Akaike (AIC por su sigla en inglés). El AIC es una medida de la bondad de ajuste de un modelo estadístico, en la cual se da peso tanto a la capacidad explicativa del modelo como a la cantidad de variables incorporadas al mismo (Chambers y Hastie, 1997). Los análisis GRM se realizaron en el programa Statistica versión 7.0 y los análisis de filtros espaciales y regresión de MCO se llevaron a cabo en el programa SAM versión 4.0 –Spatial Analysis in Macroecology- (Rangel *et al.* 2006; 2010), disponible gratuitamente en: www.ecoevol.ufg.br/sam/.

RESULTADOS

Los 38 modelos de distribución de especies presentaron buenos ajustes, indicados por los altos valores de AUC ($> 0,75$). Los resultados de la modelación se presentan en el **Anexo 1.4**. La riqueza de anfibios modelada mostró una importante variabilidad en el territorio, variando entre 19 y 30 especies por cuadrícula. El patrón de riqueza modelado presentó diferencias con la riqueza observada, aunque existen concordancias principalmente en las zonas de alta riqueza (**Fig. 1.4a y b**). La variación geográfica de la riqueza observada tiene una clara relación espacial con el esfuerzo de colecta, habiendo un alto porcentaje de cuadrículas con vacíos de información (125 cuadrículas, $\approx 41\%$) (**Fig. 1.4a**). A partir de la aplicación del procedimiento de validación, utilizando los estimadores de riqueza, se detectaron 26 celdas bien muestreadas para anfibios en Uruguay (**Tabla 2 del Anexo 1.2 y Fig. 1.4c**), con las que posteriormente se corrigieron los mapas de distribución. Si bien los patrones de riqueza modelada y corregida fueron similares, el patrón de riqueza corregida redujo la extensión espacial de las zonas de alta riqueza, mientras que expandió las áreas de baja riqueza (**Fig 1.4b y d**). Esto se dio como consecuencia de la corrección de errores de comisión en la distribución modelada de las especies. El mapa de riqueza corregido (en adelante riqueza de anfibios) presenta 4 zonas destacadas por su alto número de especies: (1) costa este, (2) oeste de Cerro Largo y Treinta y Tres junto con el noreste de Lavalleja y Florida, (3) noroeste de Rivera y noreste de Salto y (4) norte del litoral oeste de Salto y

Artigas. Asimismo, se detectaron dos zonas de baja riqueza: (1) este del país en el límite Rivera-Cerro Largo y (2) oeste de los departamentos de Soriano, Flores, Durazno y Río Negro (**Fig. 1.4d**). Cabe mencionar aquí, que el patrón de riqueza corregida es similar al presentado en Brazeiro *et al.* (2008b). Dicho mapa se generó a partir de la superposición de la extensión de la ocurrencia de las especies, generada por expertos a partir de los registros históricos.

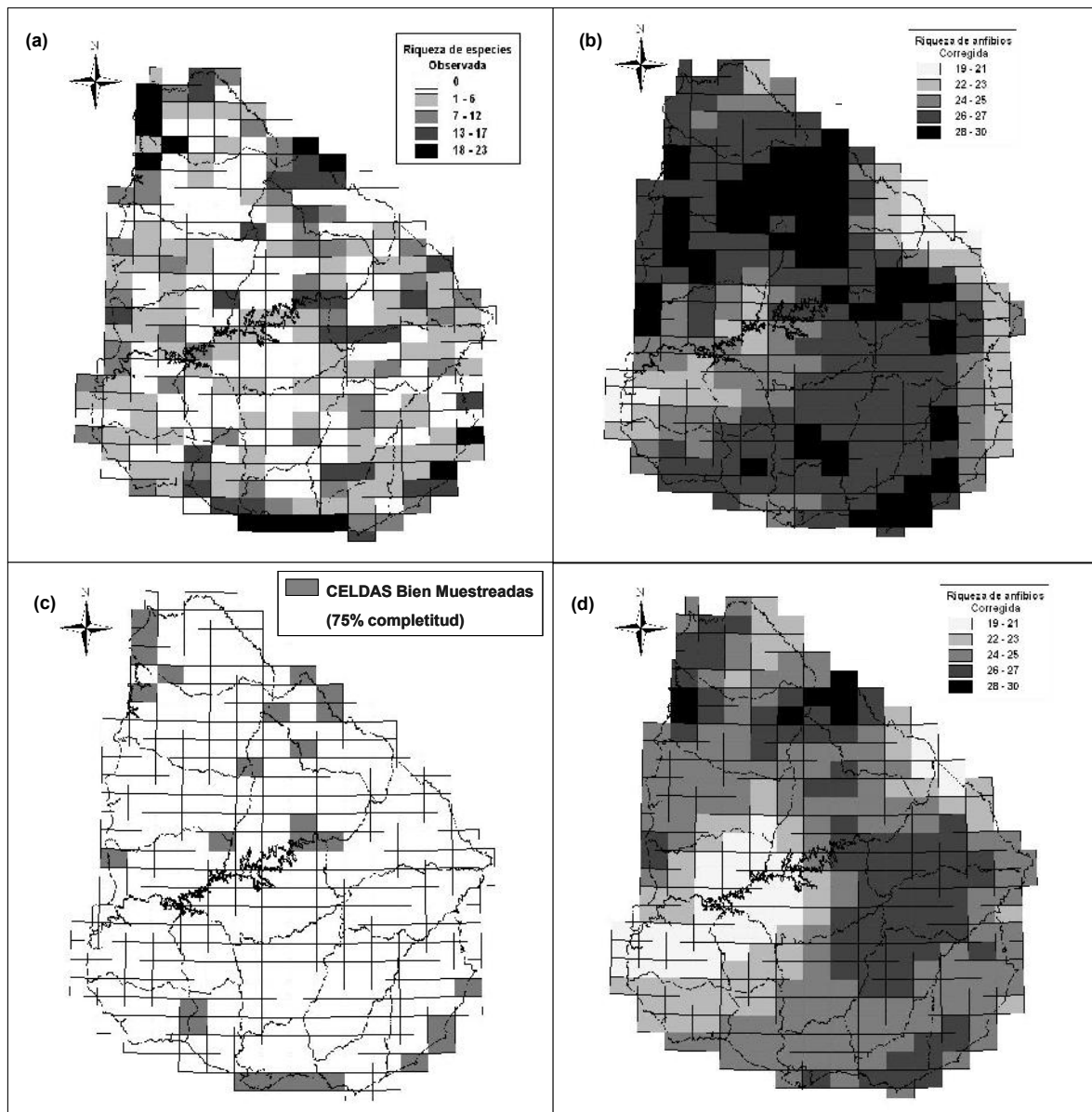


Figura 1.4. Riqueza de anfibios de Uruguay por cuadrícula (escala 1:50.000). (a) Riqueza de anfibios observada; (b) Riqueza de anfibios modelada, resultado de la superposición de la distribución modelada de 38 especies; (c) Distribución de las 26 celdas identificadas como bien muestreadas en Uruguay, a partir de los estimadores de riqueza y (d) Riqueza de anfibios corregida, luego de la validación con las cuadrículas bien muestreadas.

*Notar la diferencia en las escalas.

En la **Tabla 1.4** se presentan los resultados del mejor modelo de regresiones polinómicas generalizadas (GRM) (según el $R^2_{ajustado} = 0,54$). En el mismo se detectaron como factores asociados positivamente con la riqueza, al número de hábitats por cuadrícula, la precipitación de junio, la temperatura mínima de julio y el balance hídrico superficial de enero. Como factores asociados negativamente se identificó al coeficiente de variación de la precipitación y efectos cuadráticos negativos de la evapotranspiración potencial y la temperatura mínima de julio.

Tabla 1.4. Resultados del modelo de regresión polinómica generalizada (GRM) aplicado, mostrando los coeficientes estandarizados (b_{est}), cuadrados medios (CM), estadístico F y p-valor de las variables ambientales.

Predictores	b_{est}	CM	F	P-valor
N_háb	0,149	28,1	11,8	p<0,001
ETP ₁ ²	-0,644	156,3	65,7	p<0,001
Prec ₆	0,500	104,9	44,1	p<0,001
CV_prec	-1,285	41,2	17,3	p<0,001
CV_prec ²	1,534	74,2	31,1	p<0,001
T _{min7}	1,486	9,8	4,1	p<0,050
T _{min7} ²	-1,664	12,2	5,1	p<0,050
BHS ₁	0,687	179,8	75,6	p<0,001

El correlograma de la riqueza de anfibios y los residuos del modelo de regresión polinómica, muestran que existe una autocorrelación espacial en la riqueza de anfibios (**Fig. 1.5**). La riqueza presenta una importante autocorrelación hasta unos 150 km de distancia. Si bien la autocorrelación en los residuos del modelo decae más rápido, y muestran en general menos estructura espacial (**Fig. 1.5**), es evidente que el modelo ajustado no logra controlar efectivamente dicho problema de la autocorrelación y eso dificulta la interpretación de las relaciones detectadas.

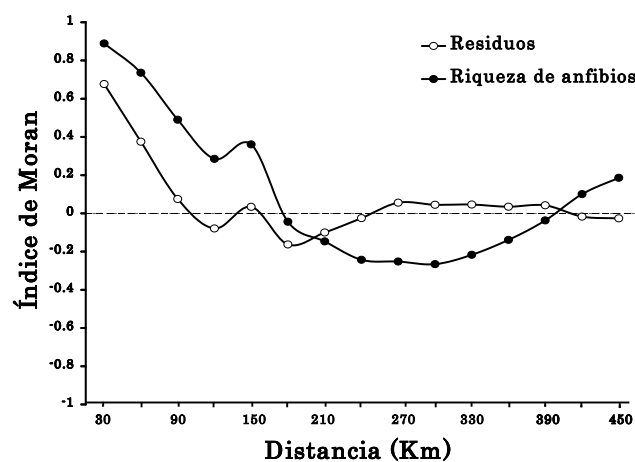


Figura 1.5. Correlograma mostrando la autocorrelación espacial de la riqueza de anfibios, los residuos del modelo de regresión polinómica generalizada incluyendo variables ambientales.

A fin de controlar la autocorrelación espacial e interpretar mejor los factores que estarían configurando el patrón de riqueza, se aplicó un modelo de regresión de mínimos cuadrados ordinarios (MCO) incluyendo filtros espaciales (Diniz-Filho y Bini, 2005). El modelo final contó con ocho predictores ambientales, además de los filtros, explicando el 84% de la variación en riqueza (**Tabla 1.5**). La varianza explicada por las variables ambientales fue superior a la explicada espacialmente, no habiendo prácticamente solapamiento en la varianza explicada por cada tipo de factor. La **Tabla 1.5** muestra los resultados de los modelos de regresión de mínimos cuadrados ordinarios (MCO) de los predictores ambientales, los filtros espaciales y el modelo final incluyendo ambos factores. Comparando el Akaike (AIC) y el coeficiente de determinación se ve claramente que el modelo final fue el mejor modelo ya que presentó el AIC más bajo, logrando explicar una mayor proporción de la varianza de la riqueza de anfibios.

Tabla 1.5. Coeficientes parciales estandarizados (b_{est}) del modelo de mínimos cuadrados ordinarios (MCO) ajustado, incluyendo las variables ambientales y los filtros espaciales (cuyos coeficientes individuales no se presentan aquí). Asimismo se presentan los mínimos cuadrados ordinarios (MCO) para el modelo ambiental, espacial y el modelo incluyendo ambos factores (ambiente + estructura espacial).

Predictores	b_{est}	P-valor
Nº_háb	0,442	p<0,001
ETP ₁	0,985	P<0,050
ETP ₁ ²	-0,004	P<0,050
Prec ₆	0,100	p<0,001
CV_prec	-0,533	p<0,001
CV_prec ²	0,019	p<0,001
Alt _{med}	-0,004	p<0,050
BHS ₁₀	0,059	p<0,001
Modelos	R² (MCO)	AIC
Sólo los predictores	0,526	1143
Sólo los filtros	0,241	1333
Predictores + Filtros	0,843	879

Muchas de las relaciones ambientales detectadas en los modelos de regresión fueron consistentes con el modelo que incluye los filtros. Nuevamente se detectó un efecto positivo del número de hábitats por cuadrícula, la precipitación de junio y el balance hídrico superficial (aunque en este caso se retuvo el de octubre). Sin embargo, en este modelo aparece un efecto positivo y significativo de la evapotranspiración potencial de enero con un coeficiente elevado, no siendo ya significativo el efecto de la temperatura mínima (ver **Tabla 1.4**). También en este modelo aparece el efecto negativo del coeficiente de variación de la

precipitación y un leve pero significativo, efecto de la altura media y del cuadrado de la evapotranspiración potencial de enero.

A continuación se presentan los resultados del análisis de autocorrelación espacial (Fig. 1.6). La autocorrelación en los residuos del modelo de riqueza fue controlada con la inclusión de los primeros 29 filtros (Índice de Moran $> 0,2$). Como se observa en el correlograma, tanto la riqueza de anfibios como los residuos del modelo ambiental presentan autocorrelación espacial, no siendo así en el caso de los residuos del modelo incluyendo las variables ambientales y los filtros espaciales (Fig. 1.6b), en el que se logra controlar la autocorrelación efectivamente.

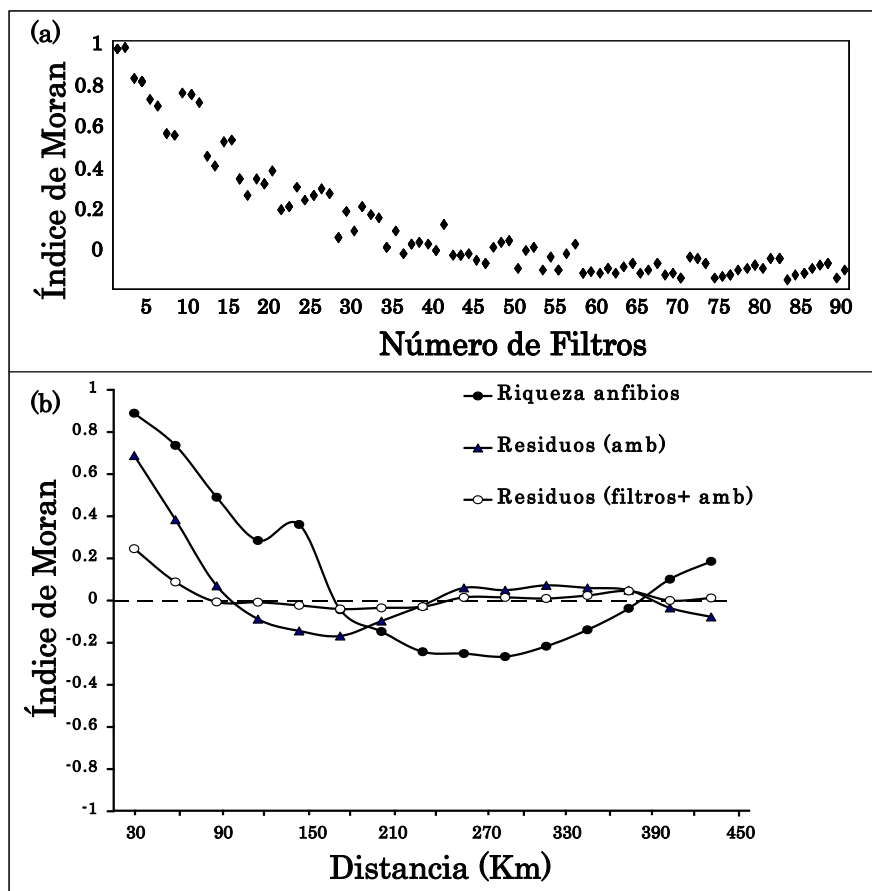


Figura 1.6. Autocorrelación espacial (a) Coeficientes de Moran de los primeros 90 filtros, mostrando como decae la autocorrelación espacial hasta ser despreciable al incluir alrededor de 30 filtros; (b) Correlograma de la riqueza de anfibios, los residuos del modelo ambiental y los residuos del modelo de riqueza incluyendo las variables ambientales y los filtros en la regresión.

DISCUSIÓN

El clima y la heterogeneidad ambiental han sido señalados como factores causales de la variación geográfica en la riqueza de especies, particularmente a mesoescala (Nogués-Bravo y Martínez-Rica, 2004). Los resultados de este trabajo apoyan dichas hipótesis e indican que la variación geográfica de la riqueza de anfibios en Uruguay está asociada tanto a factores climáticos como a la heterogeneidad ambiental. Según el modelo identificado, 52% de la variación espacial de la riqueza se vincula a factores climáticos tales como evapotranspiración potencial y precipitación, así como a la cantidad de hábitats y la altura media de la cuadrícula, variables relacionadas con la heterogeneidad ambiental. En este sentido, nuestros resultados son coincidentes con trabajos previos en gradientes de diversidad de anfibios a mesoescala (Diniz-Filho *et al.* 2008; Soares y Brito, 2007). Asimismo, el modelo encontrado da cuenta de un 25% de la variación en riqueza causada por estructuración espacial no vinculada a variables ambientales, logrando controlar efectivamente la autocorrelación espacial en los datos.

El efecto del clima

A escala global la diversidad de anfibios es explicada por un balance entre la disponibilidad de energía y agua, aunque existen diferencias entre regiones biogeográficas respecto a la contribución relativa de estos dos factores (Buckley y Jetz, 2007). A escalas espaciales intermedias los determinantes de la riqueza varían, pero el clima sigue apareciendo como el factor principal detrás de los gradientes de diversidad (Field *et al.* 2009). Nuestros resultados concuerdan con dichos trabajos, ya que la energía del ambiente y la estacionalidad en la disponibilidad de agua aparecen como los factores climáticos de mayor peso en el modelo de riqueza. La evapotranspiración potencial, una medida de la energía del ambiente, fue la variable con mayor capacidad de predicción de la diversidad de anfibios de Uruguay. Esto concuerda con el trabajo de Currie (1991), donde se reporta a esta variable como el mejor factor individual para explicar la diversidad del grupo. Dicho resultado es esperable dado que los anfibios son animales ectotermos y, por ende, dependientes de la energía ambiental para regular sus procesos fisiológicos (McNab 2002).

Otros trabajos a mesoescala, detectan un efecto importante de la energía ambiental sobre la riqueza de anfibios, en particular de la temperatura (Diniz-Filho *et al.* 2008; Moreno-Rueda y Pizarro, 2009). En este trabajo, la temperatura no fue detectada por el modelo de MCO como una variable con efecto significativo sobre la riqueza. Sin embargo, dado que se detectó una importante correlación entre la temperatura y la evapotranspiración potencial, la inclusión de ésta última variable al modelo podría excluir a la temperatura, no significando

necesariamente la ausencia de un efecto directo sobre la diversidad. Otros estudios han reportado un mayor efecto de la “energía productiva” o capaz de ingresar a la cadena trófica sobre la diversidad de este grupo (Rodríguez *et al.* 2005). Dicho mecanismo fue explícitamente testeado aquí a través de la relación de la riqueza con el Índice Verde Normalizado, no encontrándose un efecto significativo. Esto no descarta que la productividad del ambiente afecte la diversidad de anfibios; dicho resultado puede deberse a que la variable utilizada no sea la indicada en este caso, o que el efecto de la productividad ambiental se exprese a una escala menor.

Paralelamente al efecto de la energía, la riqueza de vertebrados tiende a ser afectada por la cantidad de agua (Hawkins *et al.* 2003). Esto es especialmente cierto en el caso de los anfibios, dado su requerimiento de agua para la reproducción, y para mantener un adecuado balance hídrico corporal (Owen, 1989; Qian *et al.* 2007). Los resultados de nuestro trabajo sostienen esta idea, ya que la cantidad de agua medida a través de la precipitación y el balance hídrico superficial aparecen con un efecto positivo y significativo sobre la riqueza. Respecto al efecto del agua sobre el patrón encontrado, debe destacarse que en los dos modelos de regresión múltiple -espacial y no espacial- la variación temporal en la disponibilidad de agua apareció como el segundo factor determinante de la riqueza, con un efecto negativo. Esta relación brinda sustento a la hipótesis de estabilidad climática (Pianka, 1966). La misma propone que la menor variabilidad ambiental promueve la coexistencia de especies, ya que la estabilidad en el flujo de recursos permite un mayor grado de especialización en su explotación. En contrapartida, un menor número de especies tendrán suficiente tolerancia fisiológica para sobrellevar la variación temporal en las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos (Ruggiero y Kitzberger, 2004). La estacionalidad climática ha sido previamente reportada como un factor limitante de los gradientes de diversidad (Ruggiero y Kitzberger, 2004; Tello y Stevens, 2010). En el caso de anfibios, la variabilidad climática se ha propuesto como limitante principal de la expansión de especies desde zonas tropicales a templadas (Wiens *et al.* 2006), aunque frecuentemente esta hipótesis ha sido evaluada a través de la variación temporal en temperatura.

Heterogeneidad ambiental

Complementariamente al efecto climático, la heterogeneidad ambiental cumple un rol en la generación y mantenimiento de los patrones de riqueza (Ricklefs y Schluter, 1993). Por otra parte, la importancia de este factor sobre la riqueza aumenta a medida que disminuye la escala de análisis (van Rensburg *et al.* 2002). En este estudio encontramos apoyo a esta

hipótesis, dado que se registró un aumento en la riqueza de anfibios al aumentar el número de hábitats por cuadrícula. De hecho esta variable aparece como la tercera en importancia luego de la ETP y el coeficiente de variación de la precipitación. La heterogeneidad de hábitat sobre la diversidad puede actuar por lo menos a tres escalas: heterogeneidad de microhábitat, heterogeneidad de ambientes y heterogeneidad entre regiones (Shmida y Wilson, 1985). Numerosos trabajos en comunidades de anfibios muestran el efecto de la variedad de microambientes sobre la diversidad de anfibios (Hartel *et al.* 2006; Keller *et al.* 2009; Whitfield y Pierce, 2005). En este estudio, el número de hábitat por cuadrícula es un “proxy” de la heterogeneidad de ambientes. Este efecto podría responder a una relajación en las interacciones bióticas, sin embargo dicho efecto tendría una influencia débil sobre la diversidad a esta escala de análisis (Pearson y Dawson, 2003). Una hipótesis más plausible sería que una mayor cantidad de ambientes promueve la beta diversidad dentro de las cuadrículas y consecuentemente actúa incrementando la riqueza en dichas cuadrículas (Shmida y Wilson, 1985). El efecto de la cantidad de hábitats aquí detectado aparece consistentemente como determinante de la diversidad de anfibios a mesoescala (Atauri y de Lucio, 2001; Maes *et al.* 2005; Soares y Brito, 2007).

Otra medida de la heterogeneidad ambiental que ha sido detectada como un factor determinante de la riqueza de anfibios es la altitud (Qian *et al.* 2007). Respecto a dicha variable debe mencionarse que en el análisis espacial la misma fue retenida como una variable significativa, y con un débil efecto negativo sobre la riqueza (**Tabla 1.5**). Este resultado debe ser interpretado cautelosamente. En primer lugar, si bien en el análisis múltiple la relación aparece como negativa, en un análisis de regresión simple entre estas variables (riqueza-altura media) se detecta una relación débil pero positiva ($R^2 = 0,10$, $p < 0,001$, $N = 302$). Por ende, si existe una relación entre la riqueza de anfibios y la altura en Uruguay, ésta sería débil y su forma no sería clara. El rango altitudinal en Uruguay es muy estrecho y la mayoría del territorio tiene una altura media baja. Por otra parte, debe destacarse que se encontraron núcleos de alta riqueza tanto en las cuadrículas de mayor altitud ($Alt_{med} K9 > 250$ m), como en cuadrículas de baja altura ($Alt_{med} O8 > 62$ m). En este sentido, la altura en el país es más que nada un indicador de tipos de hábitat. Las zonas altas de Uruguay corresponden principalmente a hábitats serranos y de quebradas, mientras que en general las cuadrículas de altura baja se caracterizan por ambientes de pradera y pradera arbolada, así como bosques fluviales y ecosistemas acuáticos. Por lo tanto, es posible que la relación riqueza-altura media en Uruguay, esté mediado por el efecto del hábitat. Finalmente, respecto al efecto de la heterogeneidad ambiental, debe mencionarse que en ninguno de los

análisis realizados se detectó un efecto significativo de la geoforma ni el tipo de suelo dominante, como tampoco se encontró una respuesta de la riqueza específica de anfibios a la diversidad de suelos (H').

Estructura espacial

Los predictores ambientales dan cuenta de una importante fracción de la variación en la riqueza de anfibios del país, sin embargo un 25% del patrón de riqueza de anfibios se vincula a factores espaciales. En este sentido la inclusión de los filtros como variables adicionales en el modelo de regresión, puso de manifiesto la existencia de estructuración espacial en el patrón de riqueza no vinculada a la variabilidad ambiental. Este componente, no se corresponde a la “varianza no explicada”, ya que revela la presencia de fenómenos espacialmente explícitos. En este sentido, los filtros espaciales sugieren la acción de procesos históricos u otro tipo de procesos ecológicos no evaluados en este estudio (Diniz-Filho y Bini, 2005).

Sin duda, no es sencilla la interpretación de los factores adicionales a la variabilidad ambiental detrás del patrón de riqueza de anfibios de Uruguay. Uno de los posibles factores que no fue explícitamente evaluado aquí, es el efecto del tipo de hábitat. Considerando el mapa de ambientes presentado por Panario *et al.* (2011), se observa que si bien la pradera es el ecosistema dominante, las cuatro zonas de alta riqueza de anfibios se caracterizan por la presencia de ambientes particulares tales como: lagunas y humedales en la costa este, ambientes serranos en este-sureste, quebradas de la escarpa basáltica en el noreste y ambientes de bosques fluviales, humedales y bosque parque asociados a la costa del Río Uruguay en el oeste del país.

Paralelamente, otro posible factor explicativo no evaluado en este trabajo y que sin duda contribuye a explicar los gradientes de diversidad son los fenómenos vinculados a la historia biogeográfica de las especies o biotas de anfibios (Araújo *et al.* 2008; Buckley y Jetz, 2007; Wiens *et al.* 2006). Es posible que los vínculos biogeográficos de distintas biotas que componen nuestra fauna, estén determinando en cierta medida el patrón de riqueza encontrado. Trabajos previos indican que nuestra fauna está compuesta por especies o biotas con distinta afinidad biogeográfica (Maneyro y Beheregaray, 2007; Maneyro y Carreira, 2006; Maneyro *et al.* 1995). En un trabajo sobre los anfibios del borde entre Uruguay y Brasil, Maneyro y Kwet (2008) plantean que las especies de anuros de esa región pueden clasificarse desde el punto de vista zoogeográfico en 5 grupos: (1) especies asociadas a la costa atlántica, (2) una fauna Litoral-Mesopotámica (vinculada a los ríos Paraná y Uruguay),

(3) especies características de la Región Chaqueña, (4) una fauna Riograndense asociada a las sierras y (5) especies raras típicas del Bosque Atlántico. La influencia de estas biotas puede determinar el patrón espacial de riqueza por tener patrones de dispersión diferenciales y usar distintos corredores de ingreso al país. Asimismo, es esperable que las mismas respondan de forma distinta a la variabilidad ambiental, lo que también contribuye a reducir el poder explicativo del modelo ambiental de la riqueza total (Marquet *et al.* 2004; Real *et al.* 2008).

Finalmente, se debe plantear que en este trabajo no se analizó todo el ensamble de anfibios de Uruguay. Un total de 9 especies (19%) no fueron incluidas en el estudio, ya que la escasez de registros imposibilitó modelar su distribución. Dichas especies no representan una muestra aleatoria del ensamble, ya que todas tienen una distribución restringida en Uruguay siendo especies raras (Gaston, 1994). Cabe preguntarse entonces: ¿Cómo modificaría este grupo el patrón de riqueza modelado? y ¿Cómo su inclusión modificaría las relaciones detectadas entre los factores ambientales y la diversidad de este grupo en nuestro país? Si bien no es posible responder estas preguntas de forma certera, numerosos estudios indican que las especies raras contribuyen poco al patrón de riqueza a escalas grandes, siendo en general las especies comunes las que lo determinan (Mazaris *et al.* 2008; Vázquez y Gaston, 2004). Este fenómeno ha sido documentado en Uruguay para el conjunto de la flora leñosa (Pérez-Quesada, 2010). En lo que refiere a sus determinantes ambientales, la evidencia sugiere que las especies comunes se asocian a las condiciones ambientales dominantes, mientras que las especies raras responden principalmente a factores de carácter local (Lennon *et al.* 2011).

CONCLUSIONES

Este trabajo constituye el primer estudio científico sobre los determinantes ambientales de la riqueza de anfibios de Uruguay a escala nacional. La riqueza de especies de anfibios de Uruguay presenta una importante variabilidad geográfica, variando entre 19 y 31 especies por cuadrícula. Coincidiendo con otros estudios de anfibios a mesoescala, el patrón de riqueza de anfibios de Uruguay responde a factores ambientales, particularmente a la variabilidad espacial de predictores climáticos y a la heterogeneidad de hábitat, lo que sustenta la hipótesis general de esta Tesis. Asimismo, se detectó la presencia de estructura espacial no ligada a la variabilidad ambiental. La misma podría estar vinculada por un lado a la presencia y uso diferencial de hábitats particulares, como a la influencia de biotas ligadas a distintas regiones biogeográficas, que a su vez se espera respondan de forma diferencial al clima.

Capítulo 2

EFFECTOS POTENCIALES DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA DISTRIBUCIÓN Y LA RIQUEZA DE ANFIBIOS DE URUGUAY

“Nada perdura, excepto el cambio”
(Heráclito)

INTRODUCCIÓN

Cambio climático

El impacto de la actividad humana desde la revolución industrial y, en especial, durante el último siglo, ha producido alteraciones globales en el uso del suelo, los ciclos biogeoquímicos y el clima (Vitousek, 1994). El cambio climático es uno de los componentes del cambio global más difundido y analizado en la actualidad. El aumento de la concentración en la atmósfera de aerosoles y gases de efecto invernadero, particularmente del dióxido de carbono (CO₂), constituyen el principal factor desencadenante del aumento en la temperatura global. Este incremento de la temperatura ha provocado una serie de alteraciones de mediano y largo plazo en el sistema climático (IPCC, 2001). El cambio climático representa una variación sistemática en los promedios y/o en la variabilidad de las variables que caracterizan el clima de la Tierra a largo plazo, en general varias décadas (IPCC, 2007a). Dada la gran cantidad de evidencia, se podría decir que existe un consenso respecto a que estamos experimentando un proceso de cambio climático. Dentro de los cambios ya constatados se destacan: un aumento de 0,6 °C en la temperatura media global desde mediados del siglo XIX, aumentos de entre 10 y 20 cm en el nivel medio del mar, reducción de aproximadamente un 40% del espesor del hielo ártico a finales del verano, así como una disminución en los glaciares en zonas montañosas (CDB, 2007). En cuanto a las precipitaciones los cambios no son homogéneos. En el hemisferio norte se han registrado aumentos, aunque se ha dado una disminución de las precipitaciones en la zona del Mediterráneo y en el norte y este de África. También se ha observado una intensificación de las precipitaciones en latitudes medias y altas del hemisferio norte y aumento en la frecuencia e intensidad de las sequías en Asia y África (IPCC, 2001).

En el caso de Uruguay, durante el siglo pasado se han registrado efectos del cambio climático tales como: (a) una tendencia al aumento de las precipitaciones acumuladas anuales de alrededor de un 20% (Kane, 2002); (b) aumento de unos 0,8 °C en la temperatura del aire en Montevideo en el período 1883-2003 (Bidegain *et al.* 2005); (c) un proceso de calentamiento en Uruguay, tanto en las medias como en los extremos de temperatura de verano e invierno, siendo este fenómeno más acentuado en invierno (Rusticucci y Renom, 2008), (e) incremento del número de eventos de precipitación extrema (de hasta 12 días) en los últimos 40 años (Marengo *et al.* 2010).

Más allá de los cambios climáticos ya registrados, se espera una intensificación de este fenómeno durante el siglo XXI. Si bien se establecen distintos escenarios de emisión de

Gases de Efecto Invernadero (GEI) y aerosoles, bajo cualquiera de ellos se espera un aumento de la temperatura media global. Para finales del siglo XXI las proyecciones de aumento de la temperatura media global oscilan entre 1,4 °C y 5,9 °C. Este aumento será variable según la región del planeta, siendo más acentuado en el hemisferio norte y menor en el sur de Sudamérica y Asia (IPCC, 2001). También se esperan aumentos en la precipitación media anual, aunque la tendencia a la disminución en regiones como Australia, América Central y África meridional se acentuaría. Finalmente, se esperan cambios en la variabilidad climática y la incidencia de eventos climáticos extremos (ej.: sequías e inundaciones), asociados a una intensificación de fenómenos climáticos como la Oscilación del Pacífico Sur (El Niño) (Magrin *et al.* 2007).

Efectos del cambio climático sobre la biodiversidad

El cambio climático es un proceso en marcha, que continuará durante el siglo XXI aunque cesen las emisiones de GEI y que tendrá consecuencias sobre los seres humanos y los sistemas biológicos. Ya se ha recopilado evidencia sobre la respuesta biológica al cambio climático en distintos niveles de organización. Se han documentado efectos que van desde el nivel genético, como la variación en la frecuencia de inversión cromosómica (Balanyá *et al.* 2006), hasta efectos a nivel de ecosistemas marinos (Halpern *et al.* 2008; Harley *et al.* 2006) y terrestres (Boisvenue y Running, 2006; Peñuelas y Boada, 2003).

Los efectos del cambio climático a nivel de organismos y poblaciones son múltiples, habiéndose documentado: cambios en los patrones de abundancia (Parmesan y Yohe, 2003); disminución de la condición corporal y tasa de sobrevivencia (Reading, 2007); cambios en la época reproductiva (Gibbs y Breisch, 2001), los patrones de desarrollo (Crick *et al.* 1997) y migración (Jenni y Kéry, 2003), disminución de la tasa de sobrevivencia (Alford *et al.* 2007), así como extinciones locales y globales (Pounds y Crump, 1994). Estos cambios a nivel de los individuos pueden propagarse a niveles superiores de organización, modificando la distribución de las especies, alterando los patrones geográficos de diversidad (Hickling *et al.* 2006) e incluso generando extinciones locales y globales (Pounds *et al.* 1999b). Numerosos estudios indican modificaciones en el rango de distribución de las especies en respuesta al cambio climático pasado (Lovejoy y Hannah, 2005). Durante el siglo XX se han registrado cambios en la distribución de algunas taxas en respuesta al cambio climático actual (Parmesan y Yohe, 2003). Si bien existe cierta variación en las respuestas observadas, la tendencia de cambio en la distribución de las especies muestra principalmente un corrimiento de los rangos

de distribución hacia latitudes altas (Hughes, 2000; Parmesan, 1996; Parmesan *et al.* 1999) o zonas de mayor altitud (Chen *et al.* 2009; Leinoir *et al.* 2008).

Las proyecciones hacia finales del siglo XXI estarían indicando un aumento sostenido de los impactos del cambio climático en la biota. Si bien hoy en día el componente más importante de la crisis de la biodiversidad es el cambio en el uso del suelo, se estima que en el futuro el cambio climático podría volverse la principal amenaza sobre la biodiversidad (Pimm, 2008; Thuiller, 2007). Adicionalmente a los efectos directos, se esperan efectos indirectos del cambio climático sobre los sistemas biológicos a través de su interacción con otros factores, tales como el cambio en el uso del suelo o la dispersión de especies exóticas y/o epidemias (Brook *et al.* 2008).

Dado que se espera que el cambio en el clima varíe entre regiones y que las especies pueden responder de forma idiosincrática, estudiar la distribución presente y proyectar los cambios a futuro, es fundamental para poder planificar y eventualmente mitigar los impactos sobre la biodiversidad (Araújo y Rahbek, 2006). Este tipo de estudios, son especialmente importantes en los bordes del rango de distribución de las especies, ya que se espera que dichas poblaciones sean las más sensibles al cambio climático y las primeras en expresar cambios en los parámetros demográficos (Anderson *et al.* 2009). Una de las técnicas más utilizadas en la actualidad para explorar los cambios futuros en la distribución y riqueza de especies es la utilización de técnicas de envoltura climática (Pearson y Dawson, 2003). Básicamente para cada especie se busca la “envoltura climática” que describa mejor la distribución espacial actual en base a la información ambiental donde la especie fue registrada y luego se simula la distribución futura de las especies en base a diferentes escenarios de cambio climático (Heikkinen *et al.* 2006; Levinsky *et al.* 2007).

Enmarcado en la hipótesis central de esta tesis, respecto al efecto del clima sobre la distribución y diversidad de anfibios y dado que para las décadas de 2050 y 2080 se proyectan aumentos en temperatura y precipitación en Uruguay, el objetivo de este capítulo es explorar la siguiente predicción: “Se esperan cambios en la distribución de las especies, principalmente expansiones y, por consiguiente, aumentos en la riqueza local de especies en respuesta a las proyecciones climáticas”. En concreto, se analizan los cambios potenciales en la distribución y riqueza de anfibios de Uruguay en respuesta a los cambios climáticos proyectados por el IPCC.

METODOLOGÍA

Proyección de distribuciones futuras

La modelación de la distribución futura de las especies se realizó en el programa Maxent versión 3.3.1, de forma simultánea a la de la distribución actual, utilizando las proyecciones para distintos escenarios del IPCC de las mismas 36 variables climáticas usadas en el Capítulo 1 (**Tabla 1.2**).

Las proyecciones corresponden a la salida del modelo HadCM3, modelo de circulación general océano-atmósfera acoplados (AOGCM por su sigla en inglés), del Hadley Centre del Reino Unido. Corresponde a la primera generación de este modelo, el cuál está en un proceso de revisión continua. Las mismas son proyecciones de clima futuro (horizontes temporales 2050 y 2080), de acuerdo al tercer informe del IPCC, donde se analizó la ventana temporal 1990-2100 (IPCC, 2001). Estas proyecciones, están realizadas a una resolución de 2,5° x 3,75° (lat/long), que sin duda no es una escala ideal para evaluar los impactos del cambio climático sobre la biodiversidad. Debido a ellos y para lograr que las salidas de estos modelos de circulación general sean aplicadas con fines prácticos, es que se aplican las técnicas de *downscaling*. En esta tesis se trabajó con las salidas del HadCM3, que fueron bajadas de escala a través de un proceso de *downscaling* estadístico, hasta una resolución de 2,5 minutos (≈ 5 km) (www.worldclim.org/futdown.htm).

Escenarios futuros SRES (Special Report Emissions Scenarios)

Los escenarios climáticos son estimaciones acerca del futuro posible consistentes con suposiciones sobre emisiones de GEI y el conocimiento científico sobre la respuesta del clima a distintas concentraciones de dichos gases. El IPCC en su reporte especial de escenarios de emisión (IPCC, 2000) propuso cuatro conjuntos o “familias” de escenarios: A1, A2, B1 y B2, que exploran distintas vías de desarrollo (demográfico, político-social, económico y tecnológico):

- A1: Supone un rápido crecimiento económico, una expansión poblacional con un máximo a mitad del siglo XXI, y la rápida introducción de nuevas tecnologías eficientes.
- B1: Es similar al escenario anterior, con la misma población, pero con cambios rápidos en la estructura económica hacia una economía de servicios e información.
- B2 plantea un crecimiento demográfico y económico intermedio, con un énfasis en la sustentabilidad local respecto a lo económico, social y ambiental.
- A2 describe un mundo heterogéneo, con un elevado crecimiento poblacional y lentitud respecto al desarrollo económico y los cambios tecnológicos.

En función de las diferencias entre los distintos escenarios, se proyectan distintos cambios en el clima. A modo de ejemplo en la **Figura 2.1** se presentan las proyecciones de cambio de la temperatura media global para el 2100 en base a los distintos escenarios.

En este trabajo se modeló la distribución futura de 38 especies de anfibios de Uruguay (**Tabla 1.1**), en base a las proyecciones climáticas para los escenarios SRES A2 (severo) y B2 (moderado), los cuales han sido indicados como los más probables globalmente, por los proyectos AIACC (Assessment of Impacts and Adaptations to Climate Change; www.aiaccproject.org) de Latinoamérica (DINAMA, 2005).

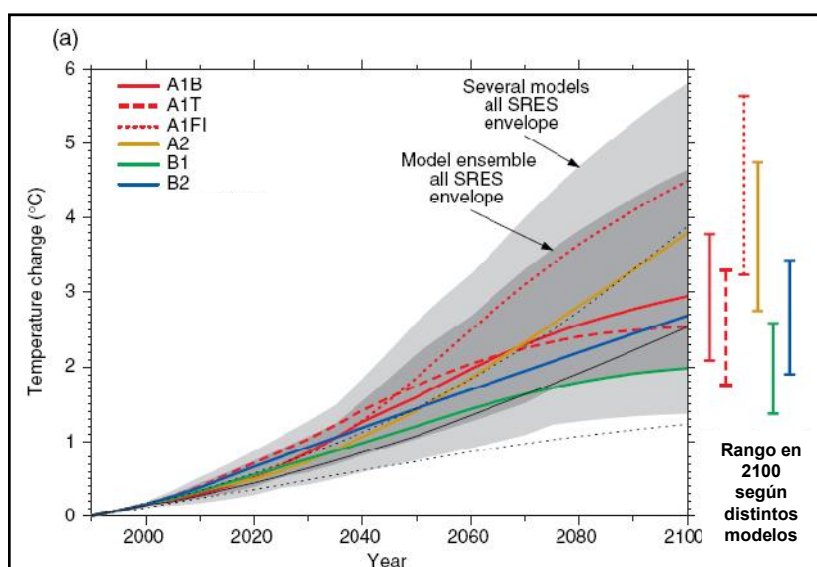


Figura 2.1. Proyección de aumento de la temperatura media global en el período 1990-2100, para distintos escenarios del IPCC. Las barras de la derecha indican la estimación óptima y el intervalo probable evaluado para los seis escenarios SRES en el período 2090-2099. (Fuente: IPCC, 2001).

Para obtener los mapas de riqueza futuros (A2 2050, A2 2080, B2 2050 y B2 2080), se superpuso la distribución proyectada de las especies. Luego, a escala de cuadrícula ($\approx 660 \text{ km}^2$) se mapeó la riqueza de especies en cada escenario y ventana temporal. Asimismo, se calculó la diferencia entre cada escenario con la riqueza actual (restando el valor de riqueza en cada celda), lo cual fue posteriormente transformado en formato vectorial (“*shapefile*”) y mapeado utilizando técnicas SIG, con el Programa ArcView GIS v 3.2.

RESULTADOS

Cambios proyectados en la riqueza de especies

Considerando las especies estudiadas se daría un aumento de la riqueza local prácticamente en todo el país (**Fig 2.2**). La cantidad de especies por cuadrícula en los escenarios estudiados variaría entre 19 y 34 especies. Sin embargo el patrón espacial de riqueza sería más uniforme en relación al patrón actual. Cabe destacar que en el escenario A2 se daría un aumento importante en el núcleo de alta riqueza en el noroeste de Uruguay (**Fig 2.2b**). Mientras que en el caso del escenario B2 se destaca la permanencia del núcleo de baja riqueza en el oeste: Departamentos de Soriano, Flores, Durazno y Río Negro (**Fig. 2.2c**).

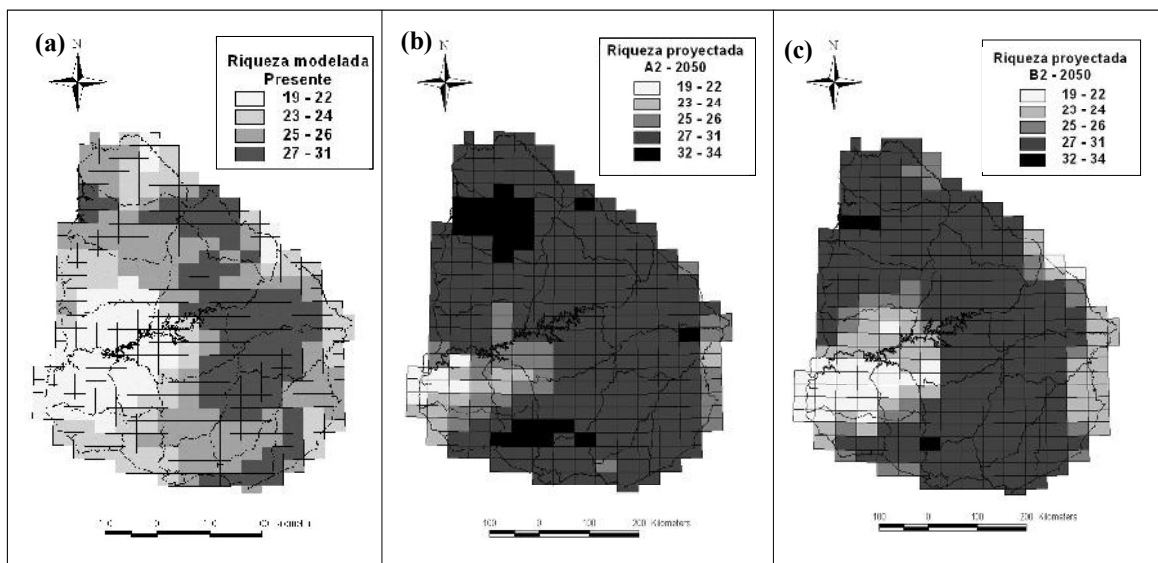


Figura 2.2. Riqueza modelada de anfibios de Uruguay a escala 1:50.000 (a) Riqueza de anfibios actual, (b) Riqueza de anfibios proyectada para el escenario A2 (2050) y (c) Riqueza de anfibios proyectada para el escenario B2 (2050).

La **Figura 2.3** muestra la diferencia entre la riqueza modelada actual y la proyectada para los dos escenarios. En el caso del escenario A2 (severo) se observan aumentos en la riqueza prácticamente en todas las cuadrículas, que pueden llegar incluso a una ganancia de 10 especies en algunas zonas (**Fig. 2.3a**). También en el escenario B2 (moderado) se proyecta un aumento en la riqueza en la mayor parte del país, con una ganancia de hasta 7 especies (**Fig. 2.3b**). Sin embargo, en este escenario se proyectan pérdidas de hasta 2 especies por cuadrícula en el sur del litoral oeste (Departamentos de Soriano y Colonia) y al este, entorno a la Laguna Merín (Departamentos de Rocha y Treinta y Tres). Finalmente, debe mencionarse que en ambos escenarios se observa una direccionalidad en el aumento proyectado de la riqueza de especies, que se da en el eje Noroeste-Sureste (**Fig. 2.3**).

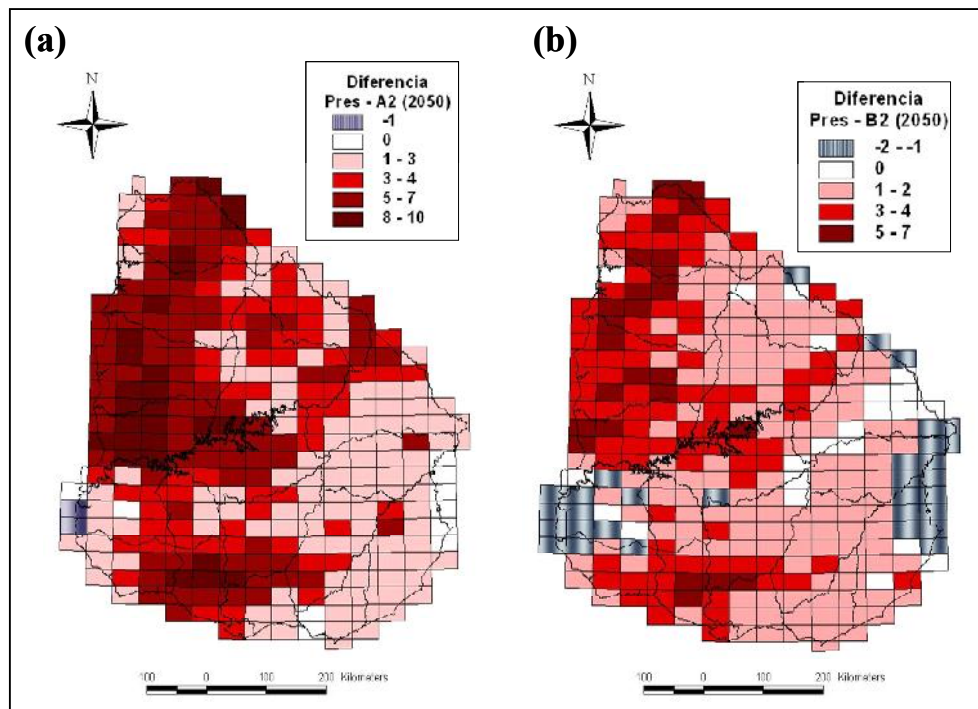


Figura 2.3. Diferencia en la riqueza de especies entre el presente y los escenarios de cambio climático (a) A2 – Presente y (b) B2 – Presente.

Cambios proyectados en la distribución de las especies

Los resultados de la modelación de especies para el presente y para los escenarios A2 y B2 (horizonte 2050), luego del proceso de validación (Cap. 1, Metodología), se muestran en el **Anexo 2.1**. Para 33 (87%) de las 38 especies estudiadas, la variable con mayor aporte individual al modelo de distribución fue la temperatura mínima de un mes de invierno (**Anexo 2.1**). Según los resultados del proceso de modelación, la mayoría de las especies mantendría su distribución actual o se expandiría (**Anexo 2.1** y **Tabla 2.1**). Considerando únicamente las especies que presentarían cambios, más del 70% extendería su distribución en Uruguay en ambos escenarios futuros. Sin embargo, merece especial atención el hecho de que en ambos escenarios las proyecciones indican la pérdida de las condiciones climáticas que ocupa actualmente *Melanophryniscus montevidensis*, endemismo regional y actualmente categorizada como especie amenazada por la UICN (**Tabla 2.1**). Debe mencionarse aquí que para *Pleurodema bibroni*, especie casi amenazada (UICN, 2010), también se espera una disminución de su rango de distribución en ambos escenarios (**Tabla 2.1**). Si bien actualmente su extensión abarca Uruguay y el sur de Brasil, su estatus taxonómico se encuentra bajo revisión y las evidencias señalan que la población del norte (Artigas y Río Grande del Sur) constituye una especie diferente (Camargo *et al.* 2005b).

El grado de cambio en la distribución, medido como el % de cuadrículas ganadas o pérdidas en relación a la distribución actual fue altamente concordante entre los escenarios (Fig. 2.4a). Esta coincidencia no solo se manifestó en el grado de cambio sino también en la distribución espacial del mismo (Fig. 2.4b). Para unas 5 especies (13%), la proporción de cuadrículas concordantes entre escenarios fue de entre 50 y 75%, mientras que para 33 especies (87%) de las especies el grado de concordancia entre cuadrículas fue de entre un 76 y un 100%.

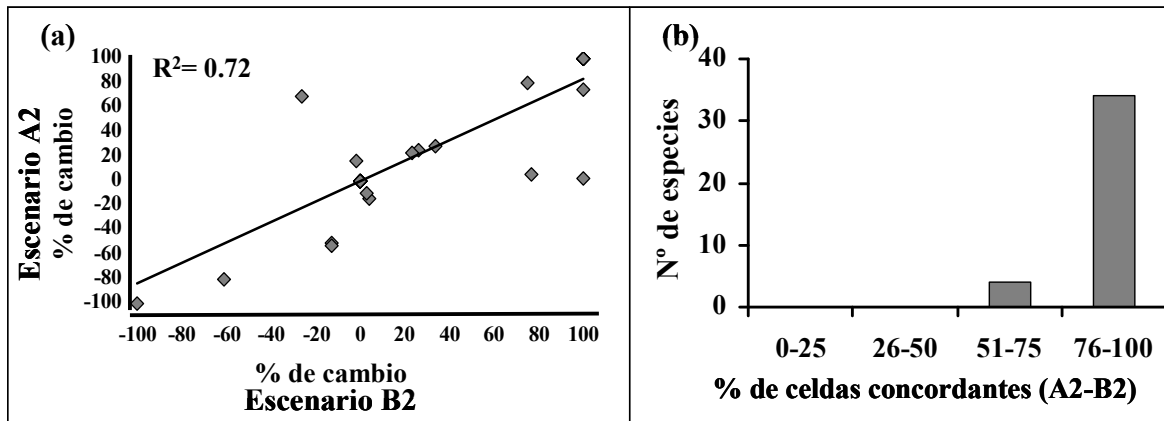


Figura 2.4. Concordancia entre escenarios respecto al cambio (p. ej.: % de cuadrículas) en la distribución de las especies. (a) Correlación entre escenarios respecto al grado de cambio en la distribución de las especies: cada punto representa el el porcentaje de cambio de una especie según cada escenario. (b) Porcentaje de cuadrículas concordantes entre escenarios respecto a las proyecciones de cambio por especie.

La **Figura 2.5** muestra el histograma de frecuencia del porcentaje de cambio proyectado en la distribución de las especies según los escenarios A2 y B2. En el mismo se observan dos modas bien definidas. La principal representa a las especies que no cambiarían su distribución ante el cambio climático, mientras que la segunda moda agrupa a las especies cuya distribución se expandiría en un 100% o más respecto a su distribución actual.

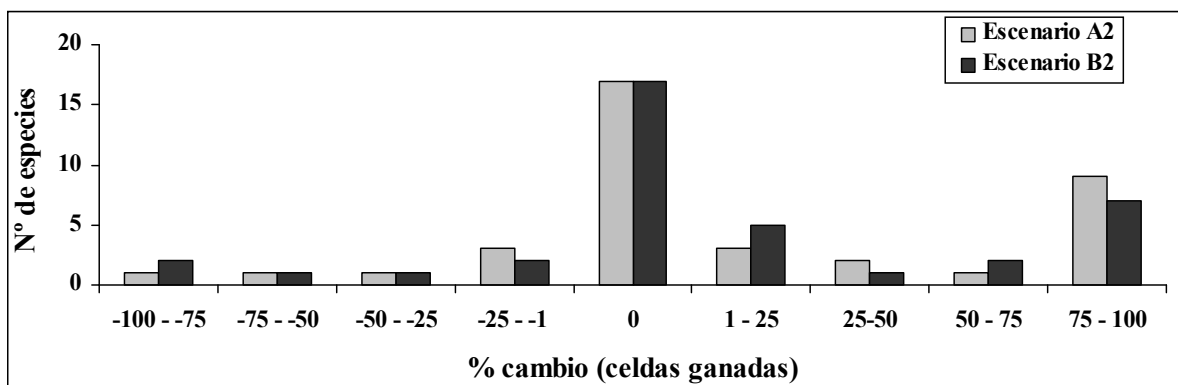


Figura 2.5. Histograma de frecuencia del porcentaje de cambio en la distribución de las especies según las proyecciones climáticas bajo los dos escenarios estudiados.

Tabla 2.1. Respuesta de las 38 especies estudiadas al cambio climático proyectado para los escenarios A2 y B2 del IPCC (modelo HadCM3).

Especie	A2			B2		
	Expansión	No cambio	Retracción	Expansión	No cambio	Retracción
<i>Elachistocleis bicolor</i>		X			X	
<i>Dendropsophus minutus</i> *			X	X		
<i>Dendropsophus nanus</i>	X			X		
<i>Dendropsophus sanborni</i>		X			X	
<i>Hypsiboas pulchellus</i>		X			X	
<i>Pseudis limellun</i>	X			X		
<i>Pseudis minutus</i>		X			X	
<i>Scinax berthae</i>		X			X	
<i>Scinax fuscovarius</i>	X			X		
<i>Scinax granulatus</i>		X			X	
<i>Scinax nasicus</i>	X			X		
<i>Scinax squalirostris</i>		X			X	
<i>Scinax uruguayus</i>	X			X		
<i>Phyllomedusa iheringii</i> *	X					X
<i>Rhinella achavali</i>	X			X		
<i>Rhinella arenarum</i>			X			X
<i>Rhinella dorbignyi</i>			X			X
<i>Rhinella fernandezae</i>		X			X	
<i>Rhinella schneideri</i>	X			X		
<i>Melanophryniscus atroluteus</i>	X			X		
<i>Melanophryniscus montevidensis</i> †			X			X
<i>Melanophryniscus sanmartini</i>	X			X		
<i>Limnomedusa macroglossa</i>		X			X	
<i>Odontophrynus americanus</i>		X			X	
<i>Physalaemus biligonigerus</i>		X			X	
<i>Physalaemus cuvieri</i>	X			X		
<i>Physalaemus gracilis</i>		X			X	
<i>Physalaemus henselii</i> *			X	X		
<i>Physalaemus riograndensis</i> *	X					X
<i>Pleurodema bibroni</i>			X			X
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>		X			X	
<i>Leptodactylus chaquensis</i>	X			X		
<i>Leptodactylus furnarius</i>	X			X		
<i>Leptodactylus gracilis</i>		X			X	
<i>Leptodactylus latinasus</i>		X			X	
<i>Leptodactylus mystacinus</i>		X			X	
<i>Leptodactylus latrans</i>		X			X	
<i>Leptodactylus podicipinus</i>	X			X		
Total	15	17	6	15	17	6

† Especies que perderían sus condiciones climáticas en ambos escenarios.

* Especies que presentaron respuestas inconsistentes entre el escenario A2 y B2.

La variabilidad interespecífica respecto al efecto potencial del cambio climático, fue analizada mediante la prueba de Kruskal-Wallis (K-W), en función de la taxonomía (a nivel de familia), el hábito de vida (acuático, arborícola, terrestre vágil y terrestre poco vágil) y la posición geográfica en Uruguay (Norte, Sur, Este y Generalistas o de amplia distribución).

El análisis del efecto de los atributos de las especies en relación al grado de cambio bajo los escenarios A2 y B2, indica que no habría un efecto significativo ($p > 0,05$) de la familia (**Fig. 2.6**), ni del hábito de vida (**Fig. 2.7**).

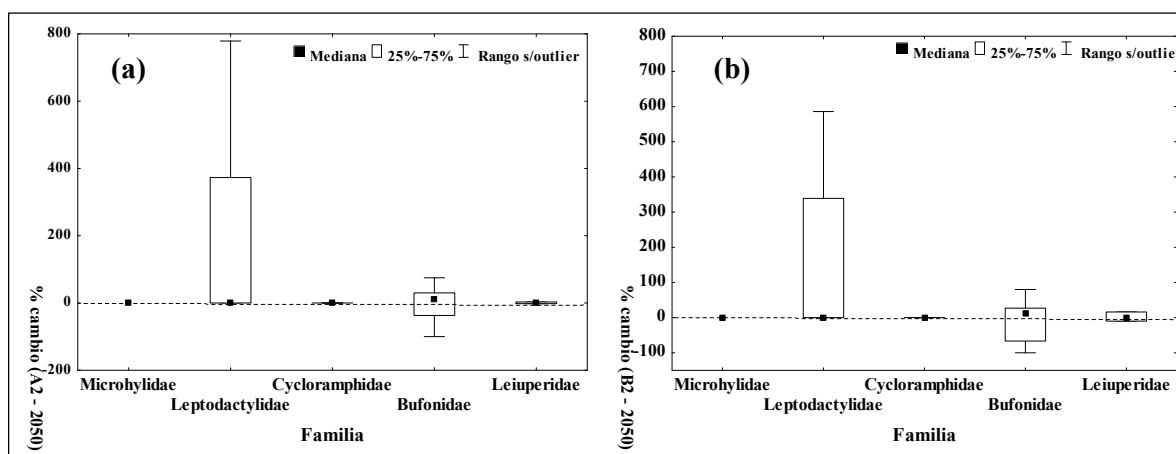


Figura 2.6. Diagrama de caja que muestra el porcentaje de cambio entre familias (a) escenario A2 y (b) escenario B2.

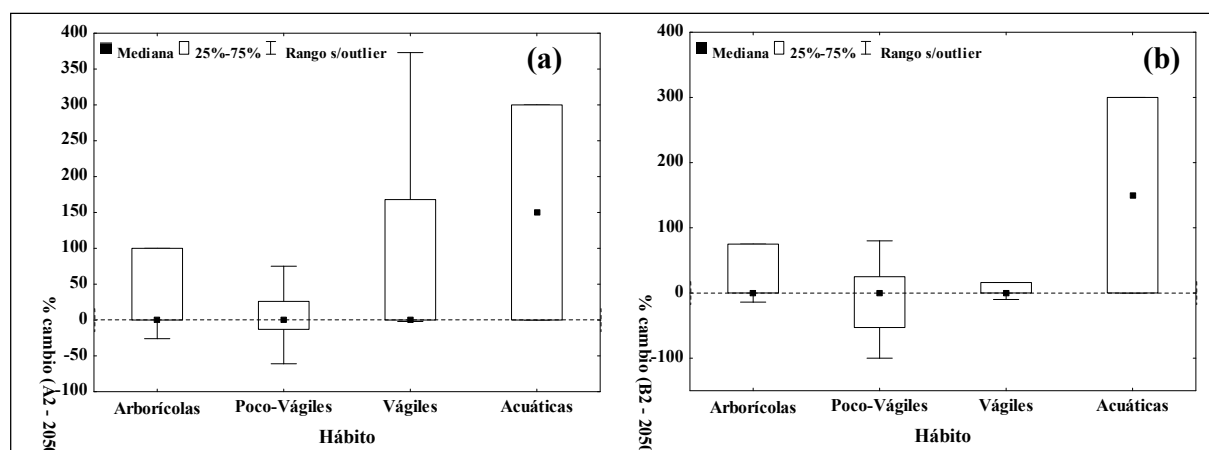


Figura 2.7. Diagrama de caja que muestra el porcentaje de cambio entre grupos de especies según su hábito de vida (a) escenario A2 y (b) escenario B2.

Según su posición geográfica, se encontraron diferencias significativas respecto al grado de cambio tanto en el escenario A2 (prueba K-W: $H_{3gl} = 26,07$; $p < 0,001$; $N = 38$) como en el B2 (prueba K-W: $H_{3gl} = 25,21$; $p < 0,001$; $N = 38$), para los agrupamientos de especies (**Fig. 2.8**). En este sentido, las especies del Este y Norte del país se expandirían más

que lo esperado, mientras que las especies distribuidas principalmente en el Sur de Uruguay se retraerían significativamente más de lo esperado por azar tanto en el escenario A2 ($\text{Chi}^2_{3\text{gl}} = 26,84, p < 0,001$), como en el B2 ($\text{Chi}^2_{3\text{gl}} = 26,84, p < 0,001$).

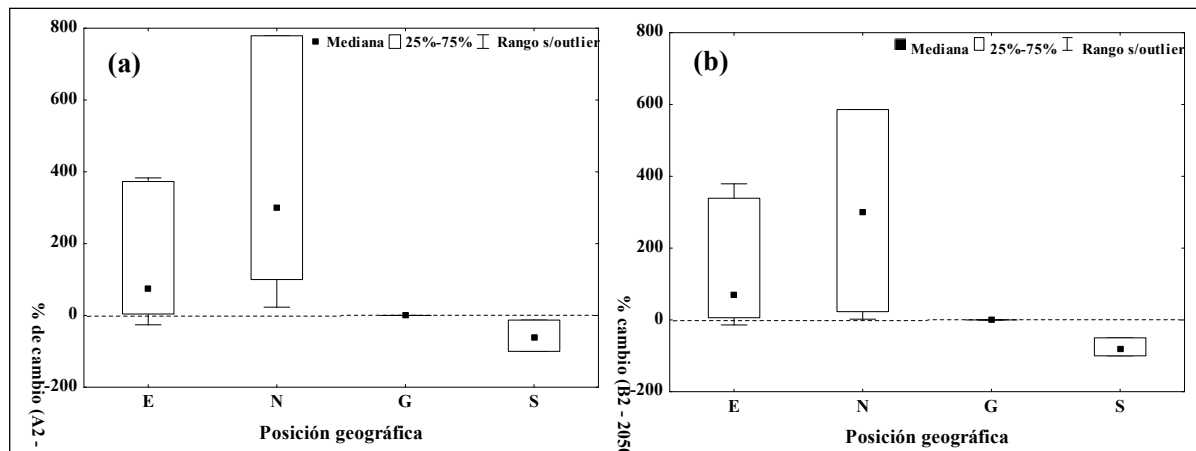


Figura 2.8. Diagrama de caja que muestra el porcentaje de cambio entre grupos de especies según su posición geográfica, según (a) escenario A2 y (b) escenario B2. (E: Este; N: Norte, G: Generalista, S: Sur).

DISCUSIÓN

Potenciales modificaciones en la riqueza de especies

El cambio climático está afectando los sistemas biológicos y se espera que en el futuro este efecto se incremente (IPCC, 2007). A nivel de especies, entre otros cambios, se esperan modificaciones en los rangos de distribución. Numerosos estudios predicen corrimientos en los rangos de distribución hacia altitudes y latitudes altas (Parmesan, 2006). Los resultados del proceso de modelación señalan que gran parte de las especies de anfibios de Uruguay podría experimentar cambios en su distribución, en función de los cambios climáticos proyectados para 2050 (escenarios A2 y B2), que se acentuarían hacia 2080 (**Anexo 2.1**). Dichos cambios en la distribución de las especies, se verían reflejados en un aumento de la riqueza local en ambos escenarios. Este resultado concuerda con los cambios proyectados en la riqueza de anfibios del continente americano, según el consenso de 10 modelos de circulación general para estos mismos escenarios (Blaustein *et al.* 2010). A su vez, también coincide con los cambios proyectados para la herpetofauna de zonas templadas del hemisferio norte, bajo la hipótesis de expansión universal (Araújo y Rahbek, 2006). Esta hipótesis asume que las especies podrán ocupar todas las zonas proyectadas como “climáticamente adecuadas” en función de las condiciones que actualmente ocupan (Peterson, 2001).

En ambos escenarios se daría un aumento de la riqueza por cuadrícula en el sentido noroeste-sureste, coincidiendo con las tendencias espaciales de los cambios proyectados en precipitación y temperatura. Las zonas continentales del noroeste del país serían aquellas donde se experimentaría un mayor aumento en ambas variables, lo que se atenuaría hacia el sureste debido a la influencia oceánica (DINAMA, 2005).

Comparando el patrón geográfico de riqueza actual con la riqueza proyectada para los escenarios futuros, se observa una disminución de la variabilidad espacial. En este punto debe prestarse especial atención a la posibilidad de la eventual ganancia de especies. Este estudio solo analiza proyecciones de cambio en anfibios que actualmente ocurren en Uruguay. Sin embargo, trabajos que analizan los cambios en riqueza a nivel de toda América, proyectan que Uruguay podría experimentar hasta un 50% de recambio de especies de anfibios (Lawler *et al.* 2010). A su vez las proyecciones prevén que la región Andina, el noreste de Norteamérica y el sureste de Sudamérica (Uruguay y sureste de Argentina) serán las únicas zonas del continente en las que se darían ganancias de especies (Blaustein *et al.* 2010; Lawler *et al.* 2009).

Potenciales modificaciones en la distribución de las especies

En primera instancia debe destacarse que los cambios proyectados para una especie bajo los escenarios A2 y B2 (2050) son altamente concordantes, no solo en la magnitud del cambio, sino en la tendencia espacial del mismo (**Fig. 2.4 y 2.5**). Este resultado no es esperable *a priori*, dado que cada escenario del IPCC configura un panorama mundial distinto desde el punto de vista socio-económico y, en consecuencia, en la emisión de GEI. Sin embargo, a pesar de que la diferencia entre estos escenarios es considerable hacia finales del siglo XXI, es menor para la década del 50' (**Fig. 2.1**). Esta escasa diferencia explicaría el alto grado de concordancia en las proyecciones de cambio en la distribución de las especies.

Bajo los dos escenarios estudiados, A2 (severo) y B2 (moderado), los resultados sugieren que un alto porcentaje de especies podría expandir su distribución en Uruguay, lo cual es consistente con la predicción planteada en este trabajo. Los anfibios son organismos ectotermos altamente sensibles a las condiciones climáticas (Alford y Richards, 1999). Los aumentos en temperatura y precipitación favorecerían la expansión de aquellas especies limitadas por estas condiciones. Este punto es sustentado por el hecho de que para el 87% de las especies estudiadas, la variable de mayor peso en la modelación fue la temperatura mínima de algún mes de invierno. Es decir que la distribución de gran parte de la herpetofauna uruguaya estaría limitada climáticamente por las bajas temperaturas invernales. Este resultado es consistente con estudios previos que reportan una limitación principal de la distribución de anfibios por las bajas temperaturas (temperatura mínima letal) (Snyder y Weathers, 1975).

Los análisis de “atributos” de las especies sugieren que no habría un efecto taxonómico ni del hábito de vida sobre el grado de cambio proyectado. La ausencia de señal “filogenética” respecto a los patrones de cambio en la distribución, ha sido reportada en trabajos anteriores modelando herpetofaunas de Europa (Araújo *et al.* 2006). Una explicación posible es que la diversidad ecológica dentro de las familias y la presencia de rasgos especie-específicos vinculados al modo reproductivo o al uso de hábitat, pueden debilitar una eventual señal filogenética, principalmente en familias muy especiosas (Lips *et al.* 2003). En lo que refiere al hábito de vida, no necesariamente especies con diferentes hábitos deben ocupar nichos climáticos distintos. Es más, anfibios con distintos hábitos suelen co-ocurrir en condiciones climáticas similares, segregándose entre ambientes o micro-ambientes (Maneyro, 2008; Prado y Pombal, 2005). Sin embargo, el hábito de vida y, en particular, la vagilidad podría condicionar la respuesta de las especies al cambio climático. A modo de ejemplo,

dentro de las especies terrestres, cabría esperar que aquellas de alta vagilidad tengan una mayor capacidad de ajustarse a las modificaciones climáticas. Al respecto se ha planteado que una capacidad de dispersión limitada contribuye a aumentar la susceptibilidad de las especies al cambio climático (Foden *et al.* 2008). Según este criterio, aquellas especies terrestres poco vágiles (p. ej.: *Melanophryniscus montevidensis*, *Pleurodema bibroni*, *Rhinella schneideri*, *Leptodactylus podicipinus*) podrían ser más sensibles y/o tener una menor capacidad de respuesta ante los cambios proyectados.

Las especies agrupadas según su posición geográfica en Uruguay mostraron diferencias significativas respecto a las proyecciones de cambio en la distribución para 2050. Las especies de amplia distribución no experimentarían cambios, a excepción de *Rhinella dorbignyi*, mientras que las especies del Este y Norte de Uruguay se expandirían más de lo previsto por azar. Este último resultado viene en línea con lo planteado anteriormente, respecto a que las condiciones climáticas se desplazarían hacia el polo (Hickling *et al.* 2006). Consecuentemente, podría favorecerse la dispersión hacia el Sur de especies del Norte típicas de climas tropicales y subtropicales. Del mismo modo favorecería a muchas de las especies del grupo Este, pertenecientes a una biota subtropical del Sur de Brasil, que ingresa a Uruguay a través del sistema de serranías (Maneyro y Kwet, 2008). En el caso de las especies distribuidas en el Sur del país, los cambios climáticos proyectados en dirección norte-sur, provocarían el estrechamiento de su rango de “condiciones adecuadas”. Adicionalmente, el Río de la Plata y el océano Atlántico constituyen una barrera geográfica que evitaría el corrimiento de estas especies y, por ende, provocaría la contracción de su rango de distribución. Este fenómeno ha sido señalado previamente como una amenaza para las biotas de tierras bajas en los Andes tropicales, para las que se prevén desplazamientos hacia altitudes mayores (Colwell *et al.* 2008).

En la actualidad existen evidencias de cambios en la composición de las comunidades en respuesta al cambio climático reciente (Walther *et al.* 2002). Las expansiones y retracciones en la distribución potencial y la riqueza de anfibios en Uruguay, en conjunto con proyecciones regionales que indican una posible ganancia de especies, sugieren que en el futuro cercano se experimentarán cambios en las comunidades de anfibios en el país. Dichos cambios en la composición comunitaria modificará las interacciones interespecíficas (Levinsky *et al.* 2007). De hecho, se ha sugerido que los cambios en la composición de las comunidades, ocasionará modificaciones en la distribución de las especies de igual o incluso mayor magnitud que aquellas en respuesta directa al clima (Davis *et al.* 1998, Peterson *et al.* 2002). Más en general, se espera que surjan nuevas propiedades emergentes de las

comunidades y cambios en el funcionamiento de los ecosistemas. Los análisis realizados en este trabajo, así como la mayoría de los estudios en este tema no permiten profundizar en los impactos a nivel de la organización de las comunidades y los ecosistemas (Thuiller, 2007). Sin embargo, es necesario el desarrollo de nuevas herramientas que permitan explorar dichas consecuencias, si es que queremos tener un entendimiento más acabado de los eventuales cambios y poder mitigar aquellos impactos negativos.

Consideraciones zoogeográficas

Según los cambios proyectados en este estudio, bajo la hipótesis de dispersión universal (Peterson *et al.* 2001) pueden distinguirse tres grupos: (1) especies que no cambiarían su distribución (2) especies que podrían experimentar retracciones y (3) especies que se expandirían.

El grupo de más clara interpretación es el de las especies que no cambiarían su patrón de distribución bajo los escenarios de cambio climático estudiados. Las especies que conforman este grupo se caracterizan por ser ampliamente distribuidas (ej. *Leptodactylus latinasus*, *Leptodactylus latrans*, *Dendropsophus sanborni*, *Hypsiboas pulchellus*, *Pseudis minutus*, *Scinax granulatus*, *Odontophrynus americanus*, *Physalaemus gracilis*, *Pseudopaludicola falcipes*) ya que se encuentran en todo el Uruguay (Núñez *et al.* 2004). Desde el punto de vista biogeográfico podrían catalogarse como típicas de la región Pampeana, estando también presentes en la zona de Entre Ríos y Buenos Aires, así como en gran parte de Río Grande del Sur (Agostini y Roesler, 2011; Gallardo, 1964; 1968). De hecho varias de estas especies son exclusivas de esta región. Por otra parte, la mayoría de las especies en este grupo son generalistas de hábitat; a excepción de *Limnomedusa macroglossa* que está asociada a ambientes serranos o sitios con suelos superficiales (Gudynas y Gerhau, 1981). Es interesante destacar que las especies que integran este grupo exhiben distintas estrategias reproductivas, desde alguna basales como en *Pseudis minutus*, (Melchior *et al.* 2004) hasta otras muy complejas y derivadas como las del género *Leptodactylus* (Heyer, 1969).

En lo que refiere a las especies que podrían experimentar retracciones, debe resaltarse que todas tienen afinidad por los ambientes psamófilos del sur del país (Maneyro y Carreira, 2006). Debe mencionarse aquí que, si bien *Rhinella arenarum* utiliza ambientes psamófilos, es una especie más distribuida, que incluso presenta algunas poblaciones en regiones urbanizadas del noroeste de Uruguay (Núñez *et al.* 2004). Es también discutible la posición de *Pleurodema bibroni* en este grupo, ya que la misma presenta registros también en

ambientes serranos del sur de país (Núñez *et al.* 2004). Por otra parte, esta especie ha sido registrada al norte de Uruguay y sur de Brasil, aunque dichas poblaciones son alopátridas respecto a las del sur y su estatus taxonómico se encuentra en revisión (Camargo *et al.* 2005). A excepción de la especie anterior y de *Melanophryniscus montevidensis*, las demás son especies que están presentes en la provincia de Buenos Aires, y que su distribución actual se extiende bastante más al suroeste de nuestro país llegando a las provincias argentinas de La Pampa o Chubut (Lavilla *et al.* 2000).

Analizando el grupo de especies para las que se proyectan expansiones en su distribución, se pueden identificar dos subgrupos. Estos pueden agruparse en función de su patrón de distribución geográfica actual, así como por las características del hábitat que ocupan. El primero de estos sub-grupos está conformado por especies “Chaco-Misioneras”, cuyo centro de distribución geográfica está al norte y noroeste de Uruguay. En el aspecto reproductivo, todas presentan dinámicas reproductivas marcadamente estacionales, que en el caso de nuestro país se asocian con las precipitaciones (Achaval y Olmos, 2007). El otro subgrupo está integrado por especies que se distribuyen en el norte y noreste del país, muy asociadas a ambientes serranos. Desde el punto de vista zoogeográfico estas especies formarían parte de la “fauna riograndense” (Maneyro *et al.* 1995), ya que muchas de ellas tienen una amplia distribución en Río Grande del Sur (Maneyro y Kwet, 2008). Otra característica de las especies de este subgrupo es que Uruguay constituye su límite austral de distribución, como es el caso de *Physalaemus cuvieri* (Maneyro y Beheregaray, 2007) o *Leptodactylus furnarius* (Canavero *et al.* 2001); o las especies típicamente serranas *Scinax fuscovarius* (Arrieta y Maneyro, 1999) y *Rhinella achavali* (Kwet *et al.* 2006).

Finalmente, hay cuatro especies que mostraron comportamientos ambiguos (expansiones y retracciones) según el escenario analizado. En primer término debe destacarse que en estos casos, los grados de diferencia entre los escenarios A2 y B2 son bajos, y que el grado de retracción proyectada es menor. Dos de estas especies pertenecen a la Familia Hylidae (*Dendropsophus minutus* y *Phyllomedusa iheringi*) y las otras a la Familia Leiuperidae (*Physalaemus henselii* y *P. riograndensis*). A excepción de *D. minutus*, que presenta distribución marginal en Uruguay, las otras tres son especies que tienen una amplia cobertura geográfica, pero una alta fidelidad al hábitat y comportamientos reproductivos especializados, que involucran la construcción de nidos de espuma (Maneyro *et al.* 2008) o de hojas (Langone *et al.* 1985).

Contribuciones a la conservación

Los resultados de este trabajo representan un insumo que puede ser utilizado para la planificación de estrategias de conservación. Los cambios esperados a futuro como consecuencia del cambio climático suelen clasificarse como amenazas u oportunidades. Dado que la mayoría de las especies no cambiaría o expandiría su distribución en Uruguay, se podría hablar de una oportunidad. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que cada especie responderá de forma idiosincrática, pudiendo: moverse, adaptarse (en términos evolutivos o de aclimatación fisiológica) o en algunos casos incluso extinguirse (Peterson *et al.* 2001).

Más allá de la capacidad de las especies de dispersarse ante condiciones climáticas favorables, debemos preguntarnos si están dadas las condiciones de hábitat para que puedan hacerlo. El cambio en el uso del suelo es uno de los responsables principales de la declinación global de anfibios (Todd *et al.* 2009). Muchas de las expansiones de especies previstas para Uruguay se darían en el litoral oeste y a través del sistema de serranías del noreste y este del país. Coincidentemente, éstas son dos de las zonas de nuestro país más modificadas en la actualidad (p. ej.: cultivos en el oeste, forestación en el noreste), y se prevé que el grado de alteración se acentúe en el futuro (Brazeiro *et al.* 2008a). Aquellas especies que no sean capaces de sobrevivir en ambientes antropizados no podrán dispersarse, más allá de que estén dadas las condiciones climáticas para que lo hagan.

Las áreas protegidas representan una de las herramientas de manejo y conservación más importante en la actualidad. Éstas pueden a futuro facilitar la dispersión de especies, manteniendo ambientes prístinos que aseguren poblaciones viables. A modo de ejemplo, se puede mencionar el Área Protegida Quebrada de los Cuervos, donde habitan gran parte de las especies de anfibios de la zona este de nuestro país. Justamente este tipo de zonas menos alteradas, pueden servir como corredores biológicos, asegurando la persistencia y eventual expansión de las especies. En este sentido, es necesario evaluar si las Áreas Protegidas ingresadas o en proceso de ingreso al SNAP, cubren efectivamente a las distintas biotas de nuestro país. Asimismo, debería analizarse la efectividad que dichas áreas pueden tener a futuro y dónde se requeriría la incorporación de nuevas reservas, en función de los cambios que puedan experimentar las especies (D'Amen *et al.* 2011).

Dado que los resultados de este trabajo podrían tener un uso en la práctica, respecto al manejo o la conservación de especies, es imprescindible recalcar que las proyecciones de cambio en la distribución de las especies deben ser consideradas cautelosamente. Los resultados del Capítulo 1 sugieren que el clima no es el único determinante de la riqueza de

anfibios de Uruguay. Factores como la especialización de hábitat, la cantidad de hábitats disponibles o la heterogeneidad climática (coeficiente de variación) aportan significativamente al patrón de riqueza. Adicionalmente, existe una importante variación en riqueza que no se vincula a factores ambientales. En este marco, factores no climáticos podrían establecer restricciones en la respuesta de las especies a los cambios proyectados en función del clima.

Además de los efectos directos del cambio climático sobre la biodiversidad, existen efectos indirectos como su interacción con los denominados “agentes de extinción” (*extinction drivers*) (Brook *et al.* 2008). Concretamente en el caso de los anfibios, ha sido documentado que el cambio climático generaría condiciones propicias para la expansión del hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* (Longcore *et al.* 1999). Este hongo es el responsable de la enfermedad conocida como Chytridiomycosis, una pandemia que afecta a las poblaciones de anfibios en gran parte del mundo y que ha sido documentada en Uruguay (Bardier *et al.* 2011; Borteiro *et al.* 2009). Si el cambio climático favorece la expansión de *B. dendrobatidis* en Uruguay, se establecerá un compromiso entre efectos positivos y negativos sobre las especies, cuyo resultado es difícil de prever.

Comentarios finales

A pesar de las asunciones de los modelos de envoltura climática y la incertidumbre asociada a ellos, han sido ampliamente reconocidos como una herramienta clave; tanto para el análisis de la distribución de numerosas especies, como para la evaluación de los efectos potenciales del cambio climático (Heikkinen *et al.* 2006). Por otra parte, en el proceso de modelación varios aspectos pueden ser controlados con el fin de disminuir las incertidumbres en las proyecciones (Wiens, 2009). De todas formas, las predicciones de estos modelos deben interpretarse con precaución; y considerarse una primera aproximación que indica impactos potenciales, más que como una simulación precisa de la distribución futura de las especies (Pearson y Dawson, 2003).

“Interpretada a la escala apropiada, la salida de los modelos de nicho puede brindar destellos de futuros probables, que pueden ser útiles en la conservación y el manejo de los recursos. La alternativa es ignorar el futuro, lo que en realidad no es una opción”

(Wiens, 2009)

BIBLIOGRAFÍA

- Achaval F. y Olmos A. (2007) *Anfibios y Reptiles del Uruguay*. Biophoto, Montevideo, Uruguay.
- Achkar M. y Domínguez A. (2000) El sistema ambiental uruguayo. En: *Perfil Ambiental del Uruguay* (eds. Domínguez A y Prieto RG), pp. 17-27. Editorial Nordan-Comunidad, Montevideo.
- Agostini M. G. y Roesler I. (2011) Amphibia, Anura, Hylidae, *Scinax granulatus* (Peters, 1871): Distribution extension in central Argentina. *Check List* 7: 112-113.
- Alford R. A. y Richards S. J. (1999) Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annual Reviews in Ecology and Systematic* 30: 133-165.
- Alford R. A., Bradfield K. S. y Richards S. J. (2007) Global warming and amphibian losses. *Nature* 447: E3-E4.
- Altamirano A., da Silva H., Durán A., Echeverría A., Panario D. y Puentes R. (1976) Carta de Reconocimiento de Suelos del Uruguay: Clasificación de Suelos. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, Montevideo, Uruguay.
- Anderson B. J., Akcakaya H. R., Araújo M. B., Fordham D. A., Martínez-Meyer E., Thuiller W. y Brook B. W. (2009) Dynamics of range margins for metapopulations under climate change. *Proceeding of the Royal Society B* 276: 1415-1420.
- Araújo M. B. y Rahbek C. (2006) How Does Climate Change Affect Biodiversity? *Science* 313: 1396-1397.
- Araújo M. B., Thuiller W. y Pearson R. G. (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33: 1712-1728.
- Araújo M. B., Nogués-Bravo D., Diniz-Filho J. A. F., Haywood A. M., Valdes P. J. y Rahbek C. (2008) Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography* 31: 8-15.
- Arrieta D. y Maneyro R. (1999) Sobre la presencia de *Scinax fuscovarius* (A. Lutz, 1925) (Anura: Hylidae) en Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay (2ª Época)* 10: 15-19.
- Atauri J. A. y de Lucio H. V. (2001) The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* 16: 147-159.
- Baeza S., Paruelo J.M. y Altesor A. (2006) Caracterización funcional de la vegetación del Uruguay mediante el uso de sensores remotos. *Interciencia*, 31, 382-388
- Balanyá J., Oller J. M., Huey R. B., Gilchrist G. W. y Serra L. (2006) Global Genetic Change Tracks Global Climate Warming in *Drosophila subobscura*. *Science* 313: 1973-1975.

- Bardier C., Ghirardi R., Levy M. y Maneyro R. (2011) First case of chytridiomycosis in an adult specimen of a native anuran from Uruguay. *Herpetological Review* 42: 65-66.
- Barnosky A. D., Hadly E. A., Maurer B. A. y Christie M. I. (2001) Temperate terrestrial vertebrate faunas in North and South America: Interplay of ecology, evolution and geography with biodiversity. *Conservation Biology* 15: 658-674.
- Belloq M. I. y Gomez-Insausti R. (2005) Raptorial birds and environmental gradients in the southern Neotropics: A test of species-richness hypotheses. *Austral Ecology* 30: 892-898.
- Bennet A. F. (1990) Thermal dependence of locomotor capacity. *Integrative and comparative physiology* 259: 253-258.
- Bidegain M., Caffera R. M., Blixen F., Pshennikov V., Lagomarsino J. J., Forbes E. A. y Nagy G. J. (2005) Tendencias Climáticas, Hidrológicas y Oceanográficas en el Río de la Plata y Costa Uruguaya. In: *El Cambio Climático en el Río de la Plata* (eds. V. Barros, A. Menéndez y G. J. Nagy) pp. 137-143. CIMA, Buenos Aires, Argentina.
- Blaustein R. A., Walls S. C., Bancroft B. A., Lawer J. J., Searle C. L. y Gervasi S. S. (2010) Direct and Indirect Effects of Climate Change on Amphibian Populations. *Diversity* 2: 281-313.
- Boisvenue C. y Running S. W. (2006) Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* 12: 862-882.
- Borcard D. y Legendre P. (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153: 61-68.
- Borteiro C., Cruz J. C., Kolenc F. y Aramburu A. (2009) Chytridiomycosis in frogs from Uruguay. *Diseases of aquatic organisms* 84: 159-162.
- Brazeiro A., Achkar A., Toranza C. y Barthesagui L. (2008a) Potenciales impactos del cambio de uso de suelo sobre la biodiversidad terrestre de Uruguay. In: *Efecto de los cambios globales sobre la biodiversidad* (eds. A. V. Volpedo y L. Fernández-Reyes) pp. 7-21. CYTED - Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo.
- Brazeiro A., Achkar M., Canavero A., Fagúndez C., González E., Grela I., Lezama F., Maneyro R., Bartesaghi L., Camargo A., Carreira S., Costa B., Núñez D., Da Rosa I. y Toranza C. (2008b) *Prioridades Geográficas para la Conservación de la Biodiversidad Terrestre (Resumen Ejecutivo)*. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo.

- Brook B. W., Sodhi N. S. y Bradshaw C. J. A. (2008) Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 453-460.
- Brooks T. M., Mittermeier R. A., da Fonseca G. A. B., Gerlach J., Hoffmann M., Lamoreux J. F., Mittermeier C. G., Pilgrim J. D. y Rodrigues A. S. L. (2006) Global Biodiversity Conservation Priorities. *Science* 313: 58-61.
- Brown J. H. (1995) *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago y London.
- Brussa C. A. y Grela I. A. (2008) *Flora arborea del Uruguay. Con énfasis en las especies de Rivera y Tacuarembó*. Empresa Gráfica Mosca, Montevideo.
- Buckley L. B. y Jetz W. (2007) Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceeding of the Royal Society B* 274: 1167–1173.
- Burgmer T., Hillebrand H. y Pfenninger M. (2007) Effects of climate-driven temperature changes on the diversity of freshwater macroinvertebrates. *Oecologia* 151: 93-103.
- Camargo A., Naya D., Canavero A., da Rosa I. y Maneyro R. (2005a) Seasonal activity and the body size-fecundity relationship in a population of *Physalaemus gracilis* (Boulenger, 1883) (Anura: Leptodactylidae) from Uruguay. *Annales Zoologici Fennici* 42: 513-521.
- Camargo A., Maneyro R. y Langone J. A. (2005b) Análisis morfológico de las poblaciones uruguayas y brasileñas de *Pleurodema bibroni* Tschudi, 1838 (Anura, Leptodactylidae). In: *Actas de las VIII Jornadas de Zoología del Uruguay*. Sociedad Zoológica del Uruguay, Montevideo, Uruguay.
- Canavero A., Naya D. E. y Maneyro R. (2001) *Leptodactylus furnarius* Sazima y Bokerman, 1978 (Anura: Leptodactylidae). *Cuadernos de Herpetología* 15: 89.
- Canavero A., Arim M., Naya D.E., Camargo A., da Rosa I. y Maneyro R. (2008) Calling activity patterns in an anuran assemblage: the role of seasonal trends and weather determinants. *North-Western Journal of Zoology* 4: 29-41.
- Canavero A., Brazeiro B., Camargo A., da Rosa I., Maneyro R. y Núñez D. (2010) Amphibian diversity of Uruguay: Background knowledge, inventory completeness and sampling coverage. *Boletín de la Sociedad Zoológica de Uruguay* 19 (2ª época): 2-19.
- CDB (2007) Cambio Climático y Diversidad Biológica. Convenio sobre la Diversidad Biológica. Disponible gratuitamente en: <https://www.cbd.int/doc/bioday/2007/ibd-2007-booklet-01-es.pdf>.
- Chambers J.M. y Hastie T.J. (1997) *Statistical Models in S*. Chapman y Hall, London (UK).

- Ceroni M.B. (2008) Análisis espacio-temporal del Balance Hídrico en Uruguay: Disponibilidad de agua para el rodeo Ganadero 1980-2006. Departamento de Geografía, Universidad de la República, Montevideo. pp. 167.
- Chapman A. D. y Wiczorek J. (2006) *Guide to best practices for georeferencing*. Global Biodiversity Information Facility, Copenhagen.
- Chen I.-C., Shioub H.-J., Benedick S., Holloway J. D., Cheye V. K., Barlow H. S., Hilla J. K. y Thomas C. D. (2009) Elevation increases in moth assemblages over 42 years on a tropical mountain. *PNAS* 106: 1479-1483.
- Colwell R. K., Brehm G., Cardelús C. L., Gilman A. C. y Longino J. T. (2008) Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics. *Science* 322: 58-61.
- Crick H. Q. P., Dudley C., Glue D. E. y Thomson D. L. (1997) UK birds are laying eggs earlier. *Nature* 388: 526.
- Cueto V. R. y Lopez de Casenave J. (1999) Determinants of bird species richness: role of climate and vegetation structure at a regional scale. *Journal of Biogeography* 26: 487-492.
- Currie D. J. (1991) Energy and Large-Scale Patterns of Animal- and Plant-Species Richness. *The American Naturalist* 137: 27-49.
- Currie D. J. y Paquin V. (1987) Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* 329: 326-327.
- Currie D. J., Mittelbach G. G., Cornell H. V., Field R., Guégan J.-F., Hawkins B. A., Kaufman D. M., Kerr J. T., Oberdorff T., O'Brien E. y Turner J. R. G. (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7: 1121-1134.
- Currie D. J. (2007) Disentangling the roles of environment and spaces in ecology. *Journal of Biogeography* 34: 2009-2011.
- D'Amen M., Bombi P., Pearman P. B., Schmatz D. R., Zimmermann N. E. y Bologna M. A. (2011) Will climate change reduce the efficacy of protected areas for amphibian conservation in Italy? *Conservation Biology* 144: 989-997.
- da Rosa I., Canavero A., Maneyro R., Naya D. y Camargo A. (2002) Diet of four sympatric anurans species in a temperate environment. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 13: 12-20.
- da Rosa I., Camargo A., Canavero A., Naya D. y Maneyro R. (2006) Ecología de un ensamble de anuros en un humedal costero del sudeste de Uruguay. In: *Bases para la*

- conservación y el manejo de la costa uruguaya* (eds. Menafrá R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F y Conde D), pp. 447-455. Vida Silvestre, Uruguay, Montevideo.
- Davis A. J., Jenkinson L. S., Lawton J. H., Shorrocks B. y Wood S. (1998) Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* 391: 783–786.
- DINAMA (2005) Análisis de la estadística climática y desarrollo y evaluación de escenarios climáticos e hidrológicos de las principales cuencas hidrográficas el Uruguay y de su Zona Costera (Río Uruguay, Río Negro, Laguna Merín, Río de la Plata y Océano Atlántico) pp. 84. Informe Técnico, Unidad de Cambio Climático, Montevideo, Uruguay.
- Diniz-Filho J. A. F. y Bini L. M. (2005) Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography* 14: 177-185.
- Diniz-Filho J. A. F., Bini L. M., Vieira C. M., Blamires D., Carina Terribile L., Pereira Bastos R., de Oliveira G. y de Souza Barreto B. (2008) Spatial patterns of terrestrial vertebrate species Richness in the Brazilian Cerrado. *Zoological Studies* 47: 146-157.
- Dunn R. R., Agosti D., Andersen A. N., Arnan X., Bruhl C. A., Cerdá X., Ellison A. M., Fisher B. L., Fitzpatrick M. C., Gibb H., Gotelli N. J., Gove A. D., Guenard B., Janda M., Kaspari M., Laurent E. J., Lessard J.-P., Longino J. T., Majer J. D., Menke S., McGlynn T. P., Parr C. L., Philpott S. M., Pfeiffer M., Retana J., Suarez A. V., Vasconcelos H. L., Weiser M. D. y Sanders N. J. (2009) Climatic drivers of hemispheric asymmetry in global patterns of ant species richness. *Ecology Letters* 12: 324-333.
- Elith J., Graham C. H., Anderson R. P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R. J., Huettmann F., Leathwick J. R., Lehmann A., Li J., Lohmann L. G., Loiselle B. A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J. M., Peterson A. T., Phillips S. J., Richardson K., Scachetti-Pereira R., Schapire R. E., Soberón J., Williams S., Wisz M. S. y Zimmermann N. E. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- Fernández M., Holl J. y Kimberlin S. (2007) Global patterns of biodiversity. In: *Encyclopedia of Rocky Shores* (eds. M. Denny y S. D. Gaines) pp. 71-76. University of California Press, California.
- Ferrier S. (2002) Mapping Spatial Pattern in Biodiversity for Regional Conservation Planning: Where to from Here? *Systematic Biology* 51: 331-363.

- Field R., Hawkins B. A., Cornell H. V., Currie D. J., Diniz-Filho J. A. F., Guégan J.-F., Kaufman D. M., Kerr J. T., Mittelbach G. G., Oberdorff T., O'Brien E. M. y Turner J. R. G. (2009) Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography* 36: 132-147.
- Foden W., Mace G., Vié J.-C., Angulo A., Butchart S., L. D., Dublin H., Gutsche A., Stuart S. y Turak E. (2008) Species susceptibility to climate change impacts. In: *The 2008 Review of The IUCN Red List of Threatened Species* (eds. J.-C. Vié, C. Hilton-Taylor y S. N. Stuart). IUCN, Gland, Switzerland.
- Fraser R. (1998) Vertebrate species richness at the mesoscale: relative roles of energy and heterogeneity. *Global Ecology and Biogeography* 7: 215-220.
- Gallardo J. M. (1964) *Leptodactylus prognathus* Boul. y *L. mystacinus* (Burm.) con sus respectivas especies aliadas (Amphibia, Leptodactylidae del grupo Cavicola). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", (Zoología)* 9: 91-121.
- Gallardo J. M. (1968) Observaciones biológicas sobre *Pseudopaludicola falcipes* (Hensel), (*Anura, Leptodactylidae*). *Ciencia e Investigación* 24: 411-419.
- Gaston K. J. (1994) *Rarity*. Chapman & Hall, London (UK).
- Gaston K. J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- Gaston K. J. y Blackburn T. M. (2000) *Patterns and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Gibbs J. P. y Breisch A. R. (2001) Climate Warming and Calling Phenology of Frogs near Ithaca, New York, 1900-1999. *Conservation Biology* 15: 1175-1178.
- Gomes-Cortes L. (2009) Modelagem de distribuição de espécies como ferramenta para a conservação de espécies raras de anfíbios do Cerrado. In: *Instituto de Ciências Biológicas* pp. 115. Universidade Federal de Goiás, Goiás.
- Gudynas E. y Gerhau A. (1981) Notas sobre la distribución y la ecología de *Limnomedusa macroglossa* (Duméril y Bibron, 1841) en Uruguay (*Anura, Leptodactylidae*). *Iheringia (Serie Zoologia)* 60: 81-99.
- Halpern B. S., Walbridge S., Selkoe K. A., Kappel C. V., Micheli F., D'Agrosa C., Bruno J. F., Casey K. S., Ebert C., Fox H. E., Fujita R., Heinemann D., Lenihan H. S., Madin E. M. P., Perry M. T., Selig E. R., Spalding M., Steneck R. y Watson R. (2008) A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* 319: 948-952.

- Harley C. D. G., Hughes A. R., Hultgren K. M., Miner B. G., Sorte C. J. B., Thornber C. S., Rodríguez L. F., Tomanek L. y Williams L. (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9: 228.
- Hartel T., Nemes S., Cogalniceanu D., Ollerer K., Sheweiger O., Moga C.-I. y Demeter L. (2006) The effect of fish and aquatic habitat complexity on amphibians. *Hydrobiologia* 583: 173-182.
- Hawkins B. A., Field R., Cornell H. V., Currie D. J., Guégan J.F., Kaufman D. M., Kerr J. T., Mittelbach G. G., Oberdorff T., O'Brien E. M., Porter E. E. y Turner J. R. G. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84: 3105-3117.
- Heikkinen R. K., Luoto M., Araújo M. B., Virkkala R., Thuiller W. y Sykes M. T. (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography* 30: 1-27.
- Hernandez P. A., Graham C. J., Master L. L. y Albert D.L. (2006) The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773-785.
- Heyer R. (1969) The adaptative ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution* 23: 421-428.
- Hickling R., Roy D. B., Hill J. K., Fox R. y Thomas C. D. (2006) The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology* 12: 450-455.
- Holt A. C., Salkeld D. J., Fritz C. L., Tucker J. R. y Gong P. (2009) Spatial analysis of plague in California: niche modeling predictions of the current distribution and potential response to climate change. *International Journal of Health Geographics* 8: 38.
- Hortal J. y Lobo J. M. (2005) An ED-based protocol for optimal sampling of biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 14: 2913-2047.
- Hortal J., Triantis K. A., Meiri S., Thébault E. y Sfenthourakis S. (2009) Island Species Richness Increases with Habitat Diversity. *The American Naturalist* 174: E205-E217.
- Hughes L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 56-61.
- Hulbert A. H. (2004) Species-energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters* 7: 714-720.
- Hutchinson G. E. (1957) Concluding remarks. In: *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* pp. 415-427. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.

- Hutchinson G. E. (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93: 145-159.
- IPCC (2000) Special Report Emission Scenarios (Ed. IPCC). Intergovernmental Panel on Climate Change.
- IPCC (2001) Cambio Climático 2001: Informe de síntesis. Resumen para Responsables de Políticas (ed. IPCC), Wembley (London).
- IPCC (2007a) Climate Change 2007: Synthesis Report Synthesis Report (ed. IPCC), Valencia España.
- IPCC (2007b) Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (eds. C. W. Team, R. K. Pachauri y A. Reisinger) pp. 104. Intergubernamental Panel of Climate Change, Geneva (Switzerland).
- Jenni L. y Kéry M. (2003) Timing of Autumn Bird Migration under Climate Change: Advances in Long-Distance Migrants, Delays in Short-Distance Migrants. *Proceedings: Biological Sciences* 270: 1467-1471.
- Kane R. P. (2002) Precipitation anomalies in southern America associated with a finer classification of El Niño and La Niña events. *International Journal of Climatology* 22: 357-373.
- Keller A., Rodel M.-O., Linsenmair K. E. y Grafe T. U. (2009) The importance of environmental heterogeneity for species diversity and assemblage structure in Bornean stream frogs. *Journal of Animal Ecology* 78: 305-314.
- Kerr J. T. y Packer L. (1997) Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature* 385: 252-254.
- Kottek M., Grieser J., Beck C., Rudolf B. y Rubel F. (2006) World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15: 259-263.
- Kwet A., Di Bernardo M. y Maneyro R. (2006) First record of *Chaunus achavali* (Anura: Bufonidae) from Rio Grande do Sul, Brazil, with a key for the identification of the species in the *Chaunus marinus* group. *Iheringia, Série Zoologia, Porto Alegre* 96: 479-585.
- Langone J. A., Prigioni C. M. y Venturino L. (1985) Informe preliminar sobre el comportamiento reproductor y otros aspectos de la biología de *Phyllomedusa iheringi*, Boulenger, 1885 (Anura, Hylidae). *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 9: 1-12.

- Lavilla E. O., Richard E. y Scrocchi G. (2000) *Categorización de los Anfibios y Reptiles de la República Argentina*, Buenos Aires, Argentina.
- Lawler J. J., Shafer S., White D., Kareiva P., Maurer E. P., Blaustein A. R. y Bartlein P. J. (2009) Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere. *Ecology* 90: 588-597.
- Lawler J. J., Shafer S., Bancroft B. A. y Blaustein A. R. (2010) Projected Climate Impacts for the Amphibians of the Western Hemisphere. *Conservation Biology* 24: 38-50.
- Legendre P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm. *Ecology* 74: 1659-1673.
- Lennon J.J., Beale C.M., Reid C.L., Kent M. & Pakeman R.J. (2011) Are richness patterns of common and rare species equally well explained by environmental variables? *Ecography* 34: 529-539.
- Leonoir J., Gégout J. C., Marquet P. A., de Ruffray P. y Brisse H. (2008) A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science* 320: 1768-1771.
- Levinsky I., Skov F., Svenning J-C. y Rahbek C. (2007a) Potential impacts of climate change on the distributions and diversity patterns of European mammals. *Biodiversity and Conservation* 16: 3803-3816.
- Lips K. R., Reeve J. D. y Witters L. R. (2003) Ecological Traits Predicting Amphibian Population Declines in Central America. *Conservation Biology* 17: 1078–1088.
- Lobo J. M., Jiménez-Valverde A. y Hortal J. (2010) The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography* 33: 103-114.
- Lovejoy T. E. y Hannah L. (2005) *Climate Change and Biodiversity*. Yale University, USA.
- MacNally R., Fleishman E., Fay J. P. y Murphy D. D. (2003) Modelling butterfly species richness using mesoscale environmental variables: model construction and validation for mountain ranges in the Great Basin of western North America. *Biological Conservation* 110: 21-31.
- Maes D., Bauwens D., de Bruyn L., Anselin A., Vermeersch G., Van Landuyt W., de Knijf G. y Gilbert M. (2005) Species richness coincidence: conservation strategies based on predictive modelling. *Biodiversity and Conservation* 14: 1345-1364.
- Magrin G., Gay García C., Cruz Choque D., Giménez J. C., Moreno A. R., Nagy G. J., Nobre C. y A. V. (2007) Latin America Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (eds. M. L. Parry, O. F. Canziani, J.

- P. Palutikof, P. J. Van der Linden y C. E. Hanson) pp. 581-615. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Maneyro R. (2008) Padroes de actividade espaço-temporais em uma assambléia netropical de anuros. In: *Faculdade de Biociências*. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 146pps.
- Maneyro R., Forni F. y Santos M. (1995) Anfíbios del departamento de Rocha. *Serie Divulgación Técnica (PROBIDES)* 1: 1-24.
- Maneyro R. y Langone J.A. (2001) Categorización de los Anfíbios de Uruguay. *Cuadernos de Herpetología* 15: 107-118.
- Maneyro R. y da Rosa I. (2004) Temporal and spatial changes in the diet of *Hyla pulchella* (Anura, Hylidae) in southern Uruguay. *Phyllomedusa*, 3: 102-113.
- Maneyro R. y Carreira S. (2006) La herpetofauna de la costa uruguaya. In: *Bases para la conservación de la costa uruguaya* (eds. F. Menafrá, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino y D. Conde) pp. 233-246. Editorial Graphis, Montevideo.
- Maneyro R. y Beheregaray M. (2007) First record of *Physalaemus cuvieri* Fitzinger, 1826 (Anura, Leiuperidae) in Uruguay, with comments on the anuran fauna along the borderline Uruguay-Brazil. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 16: 36-41.
- Maneyro R. y Kwet A. (2008) Amphibians in the border region between Uruguay and Brazil: Updated species list with comments on taxonomy and natural history (Part I: Bufonidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A* 1: 95-121.
- Maneyro R., Núñez D., Borteiro C., Tedros M. y Kolenc F. (2008) Advertisement call and female sexual cycle in Uruguayan populations of *Physalaemus henselii* (Peters, 1872) (Anura: Leiuperidae). *Iheringia (Serie Zoologia)* 98: 210-214.
- Marengo J. A., Rusticucci M., Penalba O. y Renom M. (2010) An intercomparison of observed and simulated extreme rainfall and temperature events during the last half of the twentieth century: part 2: historical trends. *Climatic Change* 98: 509-529.
- Marquet P. A., Fernández M., Navarrete S. A. y Valdivinos C. (2004) Diversity emerging: Towards a deconstruction of biodiversity patterns. In: *Frontiers of Biogeography: New directions in the geography of nature*. (eds. M. Lomolino y L. R. Heaney) pp. 192-209. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mazaris A.D., Tzanopoulos J., Kallimanis A.S., Matsinos Y.G., Sgardelis S.P. & Pantis J.D. (2008) The contribution of common and rare species to plant species richness patterns: the effect of habitat type and size of sampling unit. *Biodiversity and Conservation* 17: 3567-3577.

- McCallum M. L. (2007) Amphibian Decline or Extinction? Current Declines Dwarf Background Extinction Rate. *Journal of Herpetology* 41: 483-491.
- McNab B. K. (2002) *The Physiological Ecology of Vertebrates*. Cornell University Press, New York.
- Melchior J., Di-Bernardo M., Pontes G. M. F., de Oliveira R. B., Solé M. y Kwet A. (2004) Reproducao de *Pseudis minuta* (Anura, Hylidae) no sul do Brasil. *Phyllomedusa* 3: 61-68.
- Moreno-Rueda G. y Pizarro M. (2009) Relative influence of habitat heterogeneity, climate, human disturbance, and spatial structure on vertebrate species richness in Spain. *Ecological Research* 24: 335-344.
- Mourelle C. y Ezcurra E. (1997) Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors. *Journal of Vegetation Science* 8: 547-558.
- Naya D., Camargo A., Maneyro R., da Rosa I. y Canavero A. (2003) Intestinal length of four South American anuran species. *Cuadernos de Herpetología*, 16, 165-167
- Nogués-Bravo D. y Martínez-Rica J. P. (2004) Factors controlling the spatial species richness pattern of four groups of terrestrial vertebrates in an area between two different biogeographic regions in northern Spain. *Journal of Biogeography* 31: 629-640.
- Núñez D., Maneyro R., Langone J. A. y de Sá R. O. (2004) Distribución geográfica de la fauna de anfibios del Uruguay. *Smithsonian Herpetological Information Series* 134: 1-34.
- Owen J. G. (1989) Patterns of Herpetofaunal Species Richness: Relation to temperature, precipitation, and variance in elevation. *Journal of Biogeography* 16: 141-150.
- Panario D., Gutiérrez O., Achkar M., Bartesaghi L. y Ceroni M. (2011) Mapa de ambientes: Cartografía implementada en un SIG (ed. MGAP). Convenio MGAP/PPR-CIEDUR, Montevideo.
- Parmesan C. (1996) Climate and species' range. *Nature* 382: 765-766.
- Parmesan C., Ryrholm N., Stefanescu C., Hillk J. K., Thomas C. D., Descimon H., Huntley B., Kailal L., Kullberg I. J., Tammaru T., Tennent W. J., Thomas J. A. y Warren M. (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399: 579-583.
- Parmesan C. y Yohe G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Parmesan C. (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematic* 37: 637-669.

- Pausas J. G., Carreras J., Ferré A. y Font X. (2003) Coarse-scale plant species richness in relation to environmental heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* 14: 661-668.
- Pawar S., Koo M. S., Kelley C., Ahmed M. F., Chaudhuri S. y Sarkar S. (2007) Conservation assessment and prioritization of areas in Northeast India: Priorities for amphibians and reptiles. *Biological Conservation* 136: 346-361.
- Pearson R. y Dawson T. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361-367.
- Pearson R. G., Raxworthy C. J., Nakamura M. y Peterson A. T. (2007) Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34: 102-117.
- Peñuelas J. y Boada M. (2003) A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NW Spain). *Global Change Biology* 9: 131-140.
- Perez-Quesada A. (2010) *Contribución de las especies raras y comunes a la variabilidad geográfica de la riqueza de plantas leñosas de Uruguay*. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo. 42pps.
- Peterson T., Sánchez-Cordero V., Soberón J., Bartley J., Buddemeier R. W. & A.G. N.-S. (2001) Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological Modelling* 144: 21-30.
- Peterson A. T., Ortega-Huerta M. A., Bartley J., Sánchez-Cordero V., Soberón J., Buddemeier R. H. y Stockwell D. R. B. (2002) Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416: 626-629.
- Phillips S. J., Dudík M. y Schapire R. E. (2004) A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling. In: *Proceedings of the 21st International Machine Learning Conference* (eds. R. Greiner y D. Schuurmans). ACM Press, Banff, Alberta, Canada.
- Phillips S. A., Anderson R. P. y Schapire R. E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- Phillips S. J. y Dudík M. (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.
- Pianka E. R. (1966) Latitudinal gradient in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist* 100: 33-66.
- Pimm S. L. (2008) Biodiversity: climate change or habitat loss — which will kill more species? *Current Biology* 18(3): 117-119.

- Pineda E. y Lobo J. M. (2009) Assessing the accuracy of species distribution models to predict amphibian species richness patterns. *Journal of Animal Ecology* 78: 182-190.
- Pounds J. A. y Crump M. L. (1994) Amphibian declines and climate disturbance: the case of the golden toad and the harlequin frog. *Conservation Biology* 8: 72-85.
- Pounds J. A., Fogden M. P. y Campbell J. H. (1999b) Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398: 611-615.
- Prado G. M. y Pombal J. J. P. (2005) Distribuição espacial e temporal dos anuros em um brejo da reserva biológica de Duas Bocas, sudeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional* 63: 685-705.
- Qian H., Wang X., Wang S. y Li Y. (2007) Environmental determinants of amphibian and reptile species richness in China. *Ecography* 30: 471-482.
- Rahbek C. (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224-239.
- Rangel T. F. L. V. B., Diniz-Filho J. A. F. y Bini M. (2006) Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15: 321-327.
- Rangel T. F. L. V. B., Bini L. M., Diniz-Filho J. A. F., Plaza-Pintos M., Carvalho P. y Bastos R. P. (2007) Human development and biodiversity conservation in Brazilian Cerrado. *Applied Geography* 27: 14-27.
- Rangel T.F.L.V., Diniz-Filho J.A.F. y Bini L.M. (2010) SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33: 46-50.
- Raxworthy C. J., Martinez-Meyer E., Horning N., Nussbaum R. A., Schneider G. E., Ortega-Huerta M. A. y Peterson A. T. (2003) Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* 426: 837-841.
- Reading C. J. (2007) Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship. *Oecologia* 151: 125-131.
- Real R., Olivero J. y Vargas J. M. (2008) Using chorotypes to deconstruct biogeographical and biodiversity patterns: the case of breeding waterbirds in Europe. *Global Ecology and Biogeography* 17: 735-746.
- Ricklefs R. E. y Schluter D. (1993) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Rodríguez M. A., Belmontes J. A. y Hawkins B. A. (2005) Energy, water and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe. *Acta Oecologica* 28: 65-70.

- Rohr J. R. y Raffel T. R. (2010) Linking global climate and temperature variability to widespread amphibian declines putatively caused by disease. *PNAS* 107: 8269–8274.
- Ruggiero A. y Kitzberger T. (2004) Environmental correlates of mammal species richness in South America: effects of spatial structures, taxonomy and geographic range. *Ecography* 27: 401-416.
- Rusticucci M. y Renom M. (2008) Variability and trends in indices of quality-controlled daily temperature extremes in Uruguay. *International Journal of Climatology* 28: 1083-1095.
- Shmida A. y Wilson M. W. (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1-20.
- Sigutienza, A.G. (2001) Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological Modelling* 144: 21-30.
- Snyder G. K. y Weathers W. W. (1975) Temperature Adaptations in Amphibians. *The American Naturalist* 109: 93-101.
- Soares C. y Brito J. C. (2007) Environmental correlates for species richness among amphibians and reptiles in a climate transition area. *Biodiversity and Conservation* 16: 1087–1102.
- Soberón J. y Peterson A. T. (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species's distribution areas. *Biodiversity Information* 2: 1-10.
- Stuart S. N., Chanson J. S., Cox N. A., Young B. E., Rodrigues A. S. L., Fischman D. L. y Waller R. W. (2004) Status and Trends of Amphibian Declines and Extinctions Worldwide. *Science* 306: 1783-1786.
- Tello J. S. y Stevens R. D. (2010) Multiple environmental determinants of regional species richness and effects of geographic range size. *Ecography* 33: 796-808.
- Thuiller W. (2007) Climate change and the ecologist. *Nature* 448: 550-552.
- Todd B. D., Luhring T. M., Rothermel B. B. y Gibbons J. W. (2009) Effects of forest removal on amphibian migrations: implications for habitat and landscape connectivity. *Journal of Applied Ecology* 46: 554–561.
- Tognelli M. F., Roig-Juñent S. A., Marvaldi A. E., Flores G. E. y Lobo J. M. (2009) An evaluation of methods for modelling distribution of Patagonian insects. *Revista Chilena de Historia Natural* 82: 347-360.
- UICN (2010) The UICN Red List of Threatened Species. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Cambridge, UK.

- Urbina-Cardona J. N. y Loyola R. D. (2008) Applying niche-based models to predict endangered-hylid potential distributions: are Neotropical protected areas effective enough? *Tropical Conservation Science* 1: 417-445.
- van Rensburg B. J., Chown S. I. y Gaston K. J. (2002) Species Richness, Environmental Correlates, and Spatial Scale: A Test Using South African Birds. *The American Naturalist* 159: 566-577.
- Vaz-Ferreira R. y Gerhau A. (1974) Protección de la prole en leptodactílicos. *Revista de Biología del Uruguay*, 2: 59-62.
- Vaz-Ferreira R. y Gerhau A. (1975) Comportamiento epitelético de la rana común *Leptodactylus ocellatus* (L.) (Amphibia, Leptodactylidae) I. Atención de la cría y actividades alimentarias ya agresivas relacionadas. *Physis*, 34: 1-14.
- Vázquez L.-B. & Gaston K.J. (2004) Rarity, commonness, and patterns of species richness: the mammals of Mexico. *Global Ecology and Biogeography* 13: 533-542.
- Vitousek P. (1994) Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology* 75: 1861-1876.
- Walther G-R., Post E., Coveny P., Menzel A., Parmesan, C., Beebee T. J. C., Fromentin J-M., Hoegh-Guldberg O. y Bairlein F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- Ward D. F. (2007) Modelling the potential geographic distribution of invasive ant species in New Zealand. *Biological Invasions* 9: 723-735.
- Whitfield, S. M. y Pierce, M. S. F. (2005) Tree buttress microhabitat use by a Neotropical leaf-litter herpetofauna. *Journal of Herpetology* 39: 192-198.
- Wiens J. J., Graham C. H., Moen D. S., Smith S. A. y Reeder T. W. (2006) Evolutionary and Ecological causes of the Latitudinal Diversity Gradient in Hylid Frogs: Treefrog Trees Unearth the Roots of High Tropical Diversity. *The American Naturalist* 168: 579-596.
- Wiens J.A., Stralberg D., Jongsomjit D., Howell C.A. y Snyder M.A. (2009) Niches, models, and climate change: Assessing the assumptions and uncertainties. *PNAS*, 106: 19729-19736.
- Willis K. J. y Bhagwat S. A. (2009) Biodiversity and Climate Change. *Science* 326: 806-807.
- Yost A. C., Petersen S. L., Gregg M. y Miller R. (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.

ANEXOS

Capítulo 1:

Anexo 1.1: Fuente de información de registros en la región.

Anexo 1.2: Identificación de cuadrículas bien muestreadas para anfibios de Uruguay.

Anexo 1.3: Resultados de la modelación con Maxent de la distribución potencial actual de anfibios.

Capítulo 2

Anexo 2.1: Resultados de la modelación con Maxent de la distribución potencial de anfibios presente y en escenarios futuros (2050 y 2080) en escenarios de cambio climático.