

**EL EFECTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA
DISTRIBUCIÓN DE SERPIENTES Y LAGARTOS DEL
NOROESTE ARGENTINO Y SU RELACIÓN CON LAS
ÁREAS PRIORITARIAS DE CONSERVACIÓN**

LIC. JAVIER NORI

DIRECTOR: DR. GERARDO C. LEYNAUD
CO-DIRECTOR: DRA. PATRICIA ILLOLDI-RANGEL

Patricia Illoldi Rangel



FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS FÍSICAS Y NATURALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA

-2014-

COMISIÓN ASESORA

Dr. Gerardo C. Leynaud, Centro de Zoología Aplicada e IDEA-CONICET, FCEFyN
Universidad Nacional de Córdoba

Dra. Gabriela A. Cardozo, Laboratorio de Biología del Comportamiento, e IDEA-
CONICET, FCEFyN, Universidad Nacional de Córdoba.

Dr. Felix B. Cruz, INIBIOMA-CONICET, Universidad Nacional del Comahue.

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

TRIBUNAL

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

Agradecimientos

A Gerardo Leynaud, mi director, quien me ha acompañado ayudado y apoyado durante todo este trayecto, y me ha demostrado ser una excelente persona y un amigo.

A Julita, la ‘pitufa’, mi compañera incondicional.

A Papá, Mamá y Ceci, quienes me enseñaron que debía elegir el camino que más feliz me hiciese, más allá del contexto y dieron TODO para que lo lograra.

A Ernesto Verga, Julián Lescano, David Vergara, Paola Carrasco, Jerónimo Krapovickas y Eugenia Periago, los amigos que me han ayudado, enseñado y acompañado más de cerca, en esta linda etapa, y con quienes hemos compartido muchas ideas, vivencias y cervezas.

A Felix Cruz y Gabriela Cardozo, quienes cumplieron muy bien con su rol de asesores, acompañándome criteriosamente durante toda la tesis.

A Miltón Perez, Mariano Elisio, Lucas Ortes, Pablo Abeiro, Rubens Mercado, Sebastián Audisio, Juan Cruz Cortes, Juan Manuel Vidal y Lucas Laino y Mara Maldonado, amigos entrañables.

Gustavo Scrocchi, Juan Carlos Stazzonelli y señora, Paula Cabrera, Sonia Kretzschmar, y Gabriela Gallardo, me han hecho sentir en casa, ayudado y enseñado, cada vez que estuve lejos.

A Marcelo Bonino, Diego Baldo, Mauricio Akmentins, Felix Cruz, Cristian Abdala, Alejandro Giraud, Vanesa Arzamendia, Fernando Lobo, Juan Manuel Diaz-Gomez,

Sebastián Quinteros, Eduardo Etchepare y Lina Moreno, todos amigos que me han ayudado en alguno de los aspectos relativos a la tesis.

A Rafael Loyola, Nicolás Urbina-Cardona, Clarita Rodríguez-Soto, Priscilla Lemes, Patricia Illoldi-Rangel, todos amigos y colegas de otros sitios de los que tuve la suerte de aprender mucho y compartir experiencias muy gratas.

A Estela Bonino ya que sin su cuota de bondad y confianza, mi trabajo doctoral no podría haber sido posible.

A Gustavo Reati, Verónica Marinero, Marilina Vera, Natalia Della Costa, Susana Sappia, Eugenia Lascano, Gabriela Bruno, y el resto mis compañeros de trabajo en el Centro de Zoología Aplicada, quienes han hecho que el día a día sea muy ameno.

A la Universidad Nacional de Córdoba, institución a la cual estoy orgulloso de pertenecer.

INDICE

Resumen	1
Introducción general	2
Primera Parte - Los patrones de respuesta de las serpientes y lagartos del NOA al Cambio Climático Global.	15
Capítulo 1 - Los patrones de respuesta individual de las serpientes y lagartos del NOA al Cambio Climático Global.	16
1. Marco teórico	17
2. Materiales y Métodos	20
3. Resultados	33
4. Discusión	55
Capítulo 2 - Generando modelos para explicar la sensibilidad de las serpientes y lagartos del NOA al CCG	64
1. Marco teórico	65
2. Métodos	67
3. Resultados	69
4. Discusión	73
Segunda Parte - El cambio climático y las áreas prioritarias de conservación para los lagartos y serpientes del NOA	78
Capítulo 3 - Evaluando el efecto del cambio climático sobre las áreas prioritarias de conservación para los lagartos y serpientes del Noroeste Argentino.....	79
1. Marco teórico	80
2. Materiales y Métodos	83
3. Resultados	97

2. Discusión	115
Capítulo 4 - Incorporando la sensibilidad diferencial al CCG en el cálculo de las Áreas de Conservación Prioritaria.....	123
1. Marco teórico	124
2. Métodos	126
3. Resultados	127
4. Discusión	129
Conclusiones Generales.....	134
Literatura citada.....	139

Resumen

El cambio climático global (CCG) está generando importantes desequilibrios y problemáticas para la conservación de la biodiversidad, mediante reducciones considerables (y hasta totales) de los rangos de distribución de especies. Esta problemática resulta particularmente severa para los reptiles. En esta tesis, se estudiaron los patrones de sensibilidad diferencial de las especies de serpientes y lagartos del Noroeste Argentino al CCG, en función de sus requerimientos climáticos, las características de sus rangos de distribución, y sus relaciones filogenéticas; asimismo se estudió el efecto del fenómeno sobre las zonas prioritarias de conservación para estas especies. Se implementaron modelos de distribución geográfica de especies, diversos análisis estadísticos, en sistemas de información geográfica (SIG) y métodos para la selección de áreas prioritarias. La sensibilidad de las especies al CCG mostró fuertes asociaciones con ciertas características de sus nichos climáticos y sus rangos de distribución independientemente de las relaciones filogenéticas entre las especies. Las especies más vulnerables resultaron aquellas que habitan zonas altas y poseen rangos de distribución acotados. En concordancia, fueron las regiones de Puna y Yungas donde se espera los mayores efectos del CCG sobre las áreas prioritarias. No obstante, la mayor urgencia para la conservación de los reptiles del NOA, se ubica en el Chacho y zonas transicionales, donde si bien no se espera un efecto muy severo del CCG, el avance de la frontera agrícola podría dejar muchas zonas de alta prioridad prácticamente irrecuperables en términos de conservación.

Introducción general

Una especie de animal o planta se extingue de la tierra cada 20 minutos. Si bien es un enorme reto diferenciar entre extinciones naturales y antrópicas, no existen dudas: las tasas de extinción se han exacerbado drásticamente durante “antropoceno” (Whittaker et al. 2005; Ladle & Whittaker 2011). Se estima que las tasas de extinciones de mamíferos y aves han sido aceleradas por actividades humanas entre 100 y 1000 veces (Primak, 1993). Los humanos poseemos una gran ventaja ecológica sobre el resto de las especies, conferida por la evolución de la razón y el lenguaje, la cual, en el transcurso de nuestra historia nos ha permitido expandir drásticamente nuestro nicho realizado. Hemos modificado enormemente procesos y sistemas naturales complejos con el principal fin de producir comodidades y alimentos (Taylor, 2004), sin pensar ni detenernos demasiado en las consecuencias: una ola de extinciones, posiblemente sin precedentes en la historia evolutiva reciente (Margules & Sarkar 2007).

Diversas actividades antrópicas atentan sobre la biodiversidad, produciendo declinaciones y pérdidas de poblaciones y especies. Se señala como una de las principales al efecto del Cambio Climático Global (CCG) inducido por el hombre (Butchart et al. 2010). La evidencia científica indica de manera inequívoca que el calentamiento global de los últimos años es producto de las altas tasas de emisiones de gases de efecto invernadero producto de las actividades humanas, tasas que aumentan año a año (Canadell et al., 2007; IPCC, 2014). El clima en la tierra se ha calentado casi 1 °C durante los últimos 100 años, siendo los 30 últimos años, el período de mayor calentamiento (mucho mayor a cualquier período del último milenio) (IPCC, 2014). Dichos cambios en las temperaturas medias han traído aparejados grandes cambios en los patrones de precipitaciones, corrientes marinas, así como también una gran heterogeneidad climática producto de los cambios climáticos regionales (McCarty 2001, IPCC, 2014).

Si bien el clima no es el único factor determinante de la distribución de una especie, ya que existen otros aspectos extremadamente importantes como lo son la historia evolutiva y las presiones bióticas y abióticas no- climáticas, es uno de los factores más influyentes. Para cada variable climática, cada especie posee un rango de tolerancia determinado dentro del cual puede sobrevivir y reproducirse y sólo podrá habitar aquellos sitios donde el clima (i.e. su rango de tolerancia dentro de las n variables climáticas) se lo permita (Soberon & Peterson 2005).

El fenómeno recién mencionado, es la causa por la cual los abruptos cambios climáticos de origen antrópico sufridos en los últimos años, han estado y actualmente están generando grandes cambios en los patrones de distribución en diferentes especies alrededor del mundo (ej. Root et al. 2003; Parmesan 2006; Lenoir et al. 2008), produciendo retracciones, expansiones y desplazamientos abruptos del nicho climático (i.e. espacio climáticamente habitable) de las especies. Aquellos casos en los cuales los espacios climáticos ocupados por las especies se retraen, estas especies pierden necesariamente espacios habitables. Por otro lado, en los casos en los que el nicho climático de una especie se desplaza, dicha especie debe tener la capacidad de moverse junto con él, a fin de poder ocupar los nuevos espacios. En los casos en que esto no es posible (por ej, por una baja capacidad de dispersión, o por un ambiente altamente fragmentado, que limita la vagilidad de la especie en cuestión), esta pierde una porción física de su nicho climático, reduciendo su área de distribución.

El efecto del CCG sobre los patrones de distribución de la biota, está causando un gran número de problemas de conservación para la biodiversidad en todo el mundo (ej. Perry et al. 2005; Lenoir et al. 2008; Nores 2009). Asimismo, debido a los pronósticos climáticos para el futuro reciente (IPCC 2014), se esperan efectos severos del fenómeno sobre la biota (ej. Thomas et al.

2004; Sinervo et al. 2010; Loyola et al. 2012; Thuiller et al. 2011), así como también sobre la capacidad del hombre para planificar una conservación de la biodiversidad eficiente a largo plazo (Loyola et al. 2012; 2012b; Araújo & Rahbek 2013; Faleiro et al. 2013; Lemes & Loyola 2013;).

Por un lado, todo indicaría que el CCG provocará en un futuro cercano que muchas especies pierdan grandes extensiones de espacios habitables retrayendo así drásticamente sus rangos de distribución (Loyola et al. 2012). Este fenómeno podría ser sumamente severo en gradientes altitudinales marcados, los cuales, en muchos casos, poseen un gran número de endemismos que habitan las regiones altas, las cuales se espera sean las más perjudicadas por el fenómeno (Thuiller et al. 2011). Por otra parte, las evidencias indican que muchas áreas protegidas podrían reducir su eficiencia dado que un gran número de especies podrían moverse quedando fuera de estas, donde actualmente poseen poblaciones aisladas de fuertes disturbios antrópicos que amenazan su subsistencia (Lemes et al. 2013; Ferro et al. 2014). Asimismo, las especies invasoras tendrían nuevos espacios climáticamente aptos, lo cual podría hacer que sean una amenaza para áreas protegidas en las cuales actualmente no podrían tener poblaciones viables (por estar en sitios climáticamente no-aptos; por ej. *Lithobates catesbiana*, Nori et al. 2011). Estos son algunos de los motivos por los cuales comprender el efecto del CCG sobre los patrones de distribución de la biota, y hallar la mejor forma de aplicar estos conocimientos para incrementar la eficiencia de las políticas de conservación a largo plazo, se han convertido en desafíos de los más importantes que actualmente enfrenta la ciencia aplicada.

Los reptiles no son la excepción a esta serie de problemáticas de conservación como consecuencia del CCG. Su condición de ectotermos terrestres, hace que el clima resulte una variable de suma importancia para la determinación de sus rangos de distribución, razón por la

que se espera que los cambios climáticos tengan fuertes efectos sobre los lugares habitables para estas especies (Araújo et al. 2006), con pronósticos muy poco alentadores para este grupo de organismos (Sinervo et al. 2010).

En la presente tesis, se estudió el efecto del CCG sobre los patrones de distribución de los Lagartos y Serpientes que habitan el Noroeste Argentino (NOA), y sobre las prioridades geográficas para la conservación de los mismos. El objetivo general planteado para este trabajo es el siguiente:

“Analizar el grado de cambio en espacios adecuados para especies de Squamata (lagartos y serpientes) del NOA producto del cambio climático en función de sus requerimientos ambientales, distribución geográfica e historia filogenética y aplicar dichos conocimientos a la planificación sistemática de la conservación en el área”.

En la primera parte de la tesis (Capítulos 1 y 2), se estudió la relación entre la respuesta (geográfica) de las especies al CCG, y (a) sus requerimientos climáticos, (b) las características generales de sus rangos de distribución (c) las relaciones filogenéticas entre las especies; asimismo se intentará generar un modelo que nos permita explicar la sensibilidad diferencial de las especies estudiadas al CCG, bajo la hipótesis de que

“Producto de los cambios ambientales pronosticados para escenarios futuros, los espacios adecuados para los reptiles del NOA se modificarán, y el grado de cambio estará influenciado por los requerimientos climáticos y consecuentemente por las características de la distribución geográfica de las especies, independientemente de la historia filogenética de las mismas” .

Los objetivos específicos que se persiguieron en esta primera parte son los siguientes:

1. Determinar la relación existente entre la sensibilidad al cambio climático (medida como cambios en espacios aptos producto del cambio climático) para las especies de Squamata del NOA y la amplitud y posición de sus nichos climáticos.
2. Determinar la relación entre la sensibilidad al cambio climático de las especies de Squamata del NOA y sus requerimientos en relación a variables climáticas específicas.
3. Determinar si existe asociación entre la sensibilidad al cambio climático de las especies de Squamata del NOA y determinadas características de su distribución geográfica (amplitud, altitud y cercanía a grandes barreras a la migración).
4. Determinar si la sensibilidad al cambio climático para las especies de Squamata seleccionadas se asocia a la historia filogenética del grupo.

Debido a que la temática abordada resulta prioritaria en relación a la planificación de la conservación en el área, y la aplicación de los principios generados podrían resultar de gran utilidad para evaluar y considerar los potenciales efectos del CCG, en la planificación de la conservación en el NOA, en la segunda parte de esta tesis (capítulos 3 y 4) se analizaron los efectos del CCG, sobre las prioridades geográficas específicas para la conservación (i.e. áreas de conservación prioritaria) para las especies de lagartos y serpientes del NOA. En esta segunda parte se analizó además la posibilidad de incorporar los aspectos relacionados a la sensibilidad diferencial de las especies al CCG (generados en la primera sección), a la planificación de la conservación en el área. En esta parte de la tesis se trabajó bajo la hipótesis de que ***“El efecto del CCG sobre la distribución de los lagartos y reptiles del NOA, producirá grandes cambios en las prioridades geográficas para la conservación de estas especies”***. Suponemos que la

potencialidad del territorio para alcanzar un objetivo de conservación determinado se verá fuertemente disminuido (producto de cambios de representatividad de especies y cambios en la configuración geográfica de las zonas de mayor prioridad) producto del CCG.

Los objetivos específicos planteados para esta sección son:

5. Determinar las áreas prioritarias de conservación para las especies de lagartos y serpientes del NOA y estimar los cambios producidos en las mismas, producto del cambio climático.
6. Incorporar la sensibilidad diferencial al cambio climático de las especies de lagartos y serpientes del NOA en el cálculo de las áreas de conservación prioritaria.

Área de estudio.

El área de estudio se corresponde con las 5 provincias políticas ubicadas en el Noroeste de la Argentina: Jujuy, Salta, Tucumán, Santiago del Estero y Catamarca. Estas comprenden un rango latitudinal que va desde los 21,75° hasta los 30,5° de latitud sur; y longitudinal, de entre los 61,7° y los 69,1° grados de longitud oeste. Cubren un área aproximada de 470,000 km² (aproximadamente el 20% de la superficie continental de Argentina), abarcando un gradiente altitudinal muy extenso (desde los 55 m.s.n.m. hasta más de 6700 m.s.n.m). Según Olson et al. (2001), esta región incluye 5 ecoregiones diferentes: Puna, Chaco, Yungas, Andina, y Monte (Figura 1).

En términos generales el clima en el NOA es diverso, con zonas donde las temperaturas medias anuales son de -9 °C a zonas con temperaturas donde alcanzan más de 23 °C promedio anual; en relación a las precipitaciones anuales, existen zonas donde no se superan los 30 mm y otras regiones donde las precipitaciones anuales son mayores a 2000 mm. La heterogeneidad topográfica y ambiental de la región es causante de que la biodiversidad del área (y específicamente la herpetofauna) sea muy elevada (Cei 1994; Brown 2005; Scrocchi et al. 2008, Mendoza & Gonzales 2011). Resulta importante destacar que en el área de estudio han sido registrados cambios significativos en las temperaturas y patrones de precipitaciones en las últimas décadas, los cuales resultan preocupantes tanto para la biodiversidad como para el normal desarrollo de las actividades humanas en la región (Minetti & Leiva 2005; Minetti & Gonzáles, 2006).

La Puna Argentina, ubicada en la región oeste del área de estudio, comprende una altiplanicie que alcanza los 4500 m.s.n.m. caracterizada por una baja presión atmosférica, escasas

precipitaciones, temperaturas medias anuales que rondan los 6 °C, y una muy alta amplitud térmica. El Chaco (ocupando el este del área de estudio), es una ecoregión caracterizada por su topografía de extensa llanura, cubierta de bosques de marcada estacionalidad. El clima en esta región es seco y cálido, caracterizado por elevadas temperaturas en verano y heladas en invierno. Cabe destacar que esta es una región con una marcada aptitud agrícola, razón por la cual las tasas de deforestación recientes son muy elevadas (Hoyos et al. 2012; Gasparri & Grau 2009). La región de las Yungas se sitúa al norte del área de estudio, albergando bosques de alturas, muy biodiversos. Su clima es cálido y húmedo. La región Andina, ocupado parte del oeste del área de estudio, se corresponde principalmente con estepas de altura (hasta más de 6500 m.s.n.m.) arbustivas y herbáceas, el clima de la región es frío y seco, se registran copiosas nevadas fundamentalmente en invierno. Por último la región del Monte, ubicada al sur del área de estudio, se corresponde a una gran llanura con vegetación herbácea y arbustiva, adaptada a las escasas precipitaciones y bajas temperaturas que se registran en esta región (Cabrera 1976; Scrocchi et al. 2008; Scrocchi et al. 2010).

El área de estudio posee 35 áreas protegidas de nueve categorías diferentes, las cuales ocupan una superficie total aproximada de 40500 km². La mayoría de ellas (66%) ocupan la ecoregión de la Puna, seguida de la región Andina con el 12%; en tanto que las regiones del Chaco (6%), Monte (7%) y Yungas (9%) están representadas en una superficie menor al 10% del total de áreas protegidas (Figura 2; Tabla 1).

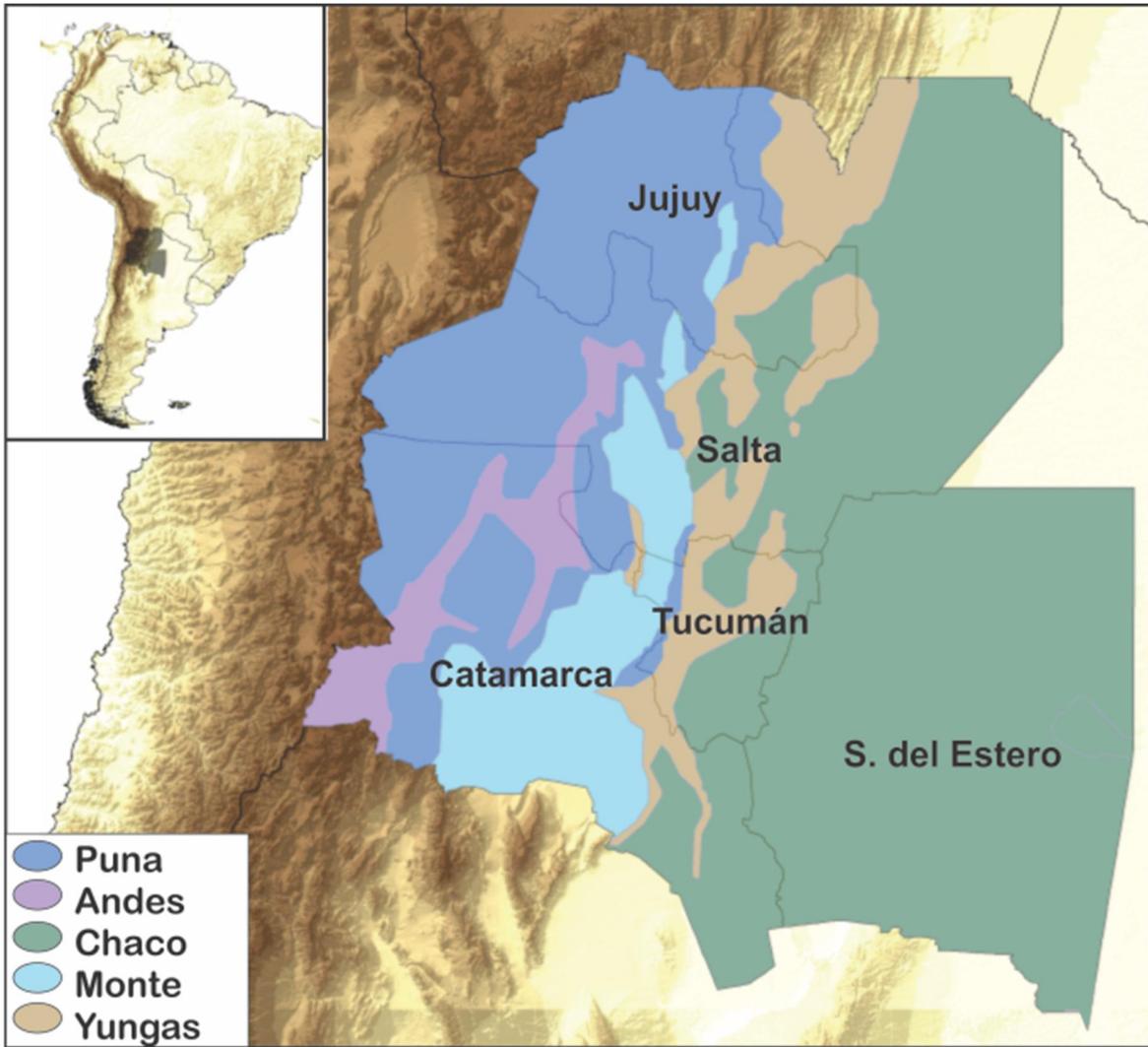


Figura 1: Ubicación del Noroeste Argentino en el continente y ecoregiones.

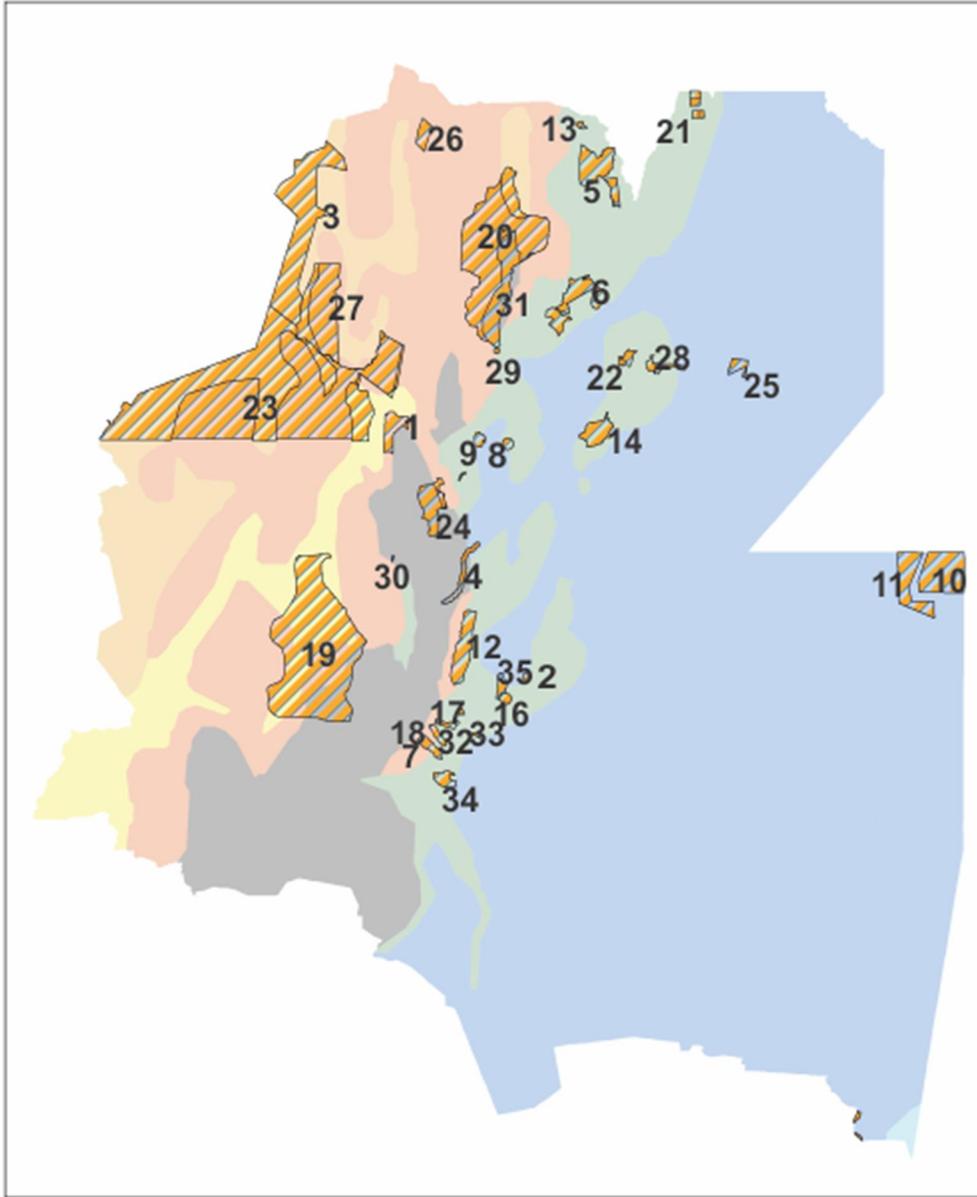


Figura 2: Áreas protegidas del NOA, listadas en la Tabla 1

Tabla 1: Listado de las 35 áreas protegidas del NOA con sus correspondientes categorías, superficies, provincias, y ecoregiones que ocupan

Nombre	Categoría	Provincia	Región	Sup[km ²]
1-Abra de Acay	Monumento Natural	Salta	Puna/Andes	381.482
2-Aguas Chiquitas	Reserva Nat Provincial	Tucumán	Yungas	34.5137
3-Alto Andina de Chinchilla	Reserva Nat Provincial	Jujuy	Andes	3327.28
4-Angastaco	Monumento Natural	Salta	Monte	220.396
5-Baritú	Parque Nacional	Salta	Yungas	683.139

6-Calilegua	Parque Nacional	Jujuy	Yungas	772.667
7-Campo de los Alisos	Parque Nacional	Tucumán	Yungas/Puna	161.677
8-Campo General Belgrano	Area de Conservación	Salta	Yunga/Chaco	69.536
9-Carabajal	Reserva de Fauna Silvestre	Salta	Yungas	10.4877
10-Copo	Parque Nacional	S. del Estero	Chaco	1180.47
11-Copo	Reserva Nat Provincial	S. del Estero	Chaco	773.618
12-Cumbres Calchaquíes	Parque Provincial	Tucumán	Yungas/Puna	679.32
13-El Nogalar de Los Toldos	Reserva Nacional	Salta	Yungas	32.252754
14-El Rey	Parque Nacional	Salta	Yungas	402.399
15-Finca Las Costas	Reserva Provincial	Salta	Chaco/Yunga	86.1031
16-Horco Molle	Reserva Universitaria	Tucumán	Yugas	71.325766
17-La Angostura	Reserva Nat Provincial	Tucumán	Yungas	16.5847
18-La Florida	Reserva Nat Provincial	Salta	Yungas	93.0415
19-Laguna Blanca	Reserva Nat Provincial	Catamarca	Monte/Puna/Andes	7159.16
20-Laguna Leandro	Monumento Natural P.	Jujuy	Andes	3.39283
21-Laguna Pintascayo	Reserva Nat Provincial	Salta	Yungas	158.133
22-Las Lancitas	Reserva Nat Provincial	Jujuy	Yungas	110.787
23-Los Andes	Reserva Nat de Fauna	Salta	Andes	14897.583
24-Los Cardones	Parque Nacional	Salta	Monte	639.8433
25-Los Palmares	Reserva Provincial	Salta	Chaco	141.79
26-M.N. Laguna los Pozuelos	Monumento Natural	Jujuy	Andes	207.986
27-Olaroz Cauchari	Reserva Provincial de Fauna	Jujuy	Puna	2111.017
28-Pizarro	Reserva Provincial	Salta	Yungas	79.2831
29-Potrero de Yala	Parque Provincial	Jujuy	Yungas/Puna	16.3407
30-Quebrada de Cafayate	Reserva Nat Provincial	Salta	Monte	6.96848
31-Quebrada de Humahuaca	Monumento Natural P.	Jujuy	Puna	5601
32-Quebrada del Portugues	Reserva Nat Provincial	Tucumán	Yungas	74.8243
33-Rio Los Sosa	Reserva Nat Provincial	Tucumán	Yungas	26.9547
34-Santa Ana	Reserva Nat Provincial	Tucumán	Yungas	172.611
35-Sierra de San Javier	Reserva Universitaria	Tucumán	Yungas	120.665

Especies implicadas

La fauna de serpientes y lagartos del NOA es altamente diversa. En efecto, este territorio está habitado por un total 133 especies, de las cuales 51 son serpientes (pertenecientes a 6 Familias; Girauo et al. 2012) y 82 son lagartos (pertenecientes a 10 Familias; Abadala et al. 2012). Por lo tanto este territorio está habitado por el 35% del total de serpientes y lagartos que habitan la Argentina (Abdala et al. 2012; Girauo et al. 2012).

Primera Parte - Los patrones de respuesta de las serpientes y lagartos del NOA al Cambio Climático Global.

Capítulo 1 - Los patrones de respuesta individual de las serpientes y lagartos del NOA al Cambio Climático Global.

1. Marco teórico

Como se desarrolló anteriormente, el CCG puede generar grandes cambios en los patrones de distribución de las especies (Thomas et al. 2004; Chen et al. 2011), provocando en muchos casos pérdidas considerables de los espacios habitables para estas (Loyola et al., 2012), siendo además la causa probada de numerosos eventos de extinciones (eg. Lenoir et al. 2008). Asimismo, la mayoría de pronósticos no son en nada alentadores (Dullinger et al., 2012), menos aún para animales terrestres ectotermos como los reptiles (Sinervo et al. 2010). Por todo esto, intentar comprender los patrones de respuesta geográfica de estos organismos al cambio climático global, resulta un tema de alta prioridad en la actualidad.

Si bien la respuesta geográfica de los organismos al CCG, resulta heterogénea, existen patrones de respuesta general que se han puesto en evidencia. Por ejemplo, se ha visto y se espera (como pauta general) que como resultado del calentamiento global, los nichos climáticos de las especies se desplacen a mayores latitudes y altitudes (Bellard et al. 2012). Si bien este patrón de respuesta resulta lógico e intuitivo, varios otros autores han profundizado el estudio del fenómeno, relacionado la respuesta potencial (y en algunos casos empírica) de las especies al CCG con diferentes parámetros biológicos y biogeográficos de las mismas (e.g. Swihart et al., 2003; Thuiller et al., 2004b; 2005; Kotiaho et al., 2005; Araújo et al. 2006; Broennimann et al., 2006; Boulangeat et al., 2012; Bonino et al., 2015; Tingley et al 2009). Así, han surgido recientemente varias hipótesis interesantes que relacionan los patrones de respuesta al CCG con (a) las características de los ‘nichos climáticos’ que las especies ocupan (b) las características de sus rangos de distribución (c) las variables climáticas específicas de los sitios que habitan (d) la historia filogenética de los taxones.

Los nichos climáticos ocupados por las especies pueden ser caracterizados a partir de sus posiciones y amplitudes en el espacio climático. Así, la posición de una especie en el espacio climático de un área, resulta una medida de cuán ‘climáticamente marginal’ resulta esta especie en relación a las condiciones promedio del área; en tanto, la amplitud del nicho climático de una especie, resulta una medida de la ‘tolerancia climática’ de la misma, (ambos rasgos en relación a las variables con las que el espacio climático fue caracterizado) (Thuiller et al. 2005). En relación a esto, las evidencias indican que aquellas especies que poseen posiciones marginales en el espacio climático (en relación a las condiciones promedio de un determinado área), poseen menores posibilidades de ‘reacomodar’ su nicho climático ante un cambio, y por ende mayores posibilidades de perder porciones significativas del mismo producto del CCG (ie. son más vulnerables a los efectos del CCG) (Swihart et al., 2003; Thuiller et al., 2005; Broennimann et al., 2006; Tingley et al 2009). Por otra parte aquellas especies con mayores amplitudes de nicho climático, poseen una mayor capacidad de adaptación (por su capacidad de habitar regiones climáticamente disimiles) y una mayor resiliencia antes dichos cambios climáticos (Thuiller et al., 2004b; 2005; Kotiaho et al., 2005; Broennimann et al., 2006; Boulangeat et al., 2012; Bonino et al., 2015). Si bien se cree que estos son los patrones generales que rigen la sensibilidad de las especies al CCG, existen muchas cuestiones a considerar, por ejemplo, se cree que ciertas especies poseen la capacidad de generar cambios en sus nichos climáticos a fin de adaptarse a condiciones cambiantes (Beaumont et al. 2009; Gallagher et al. 2010)

Las características de los rangos de distribución de las especies se encuentran en íntima relación con sus amplitudes y posiciones de nicho climático, y por ende con la respuesta geográfica de las especies al CCG. Dicha respuesta potencial o exposición al CCG ha sido relacionada con

diversos rasgos de las distribuciones de los taxones, como por ejemplo la amplitud del rango altitudinal ocupado por las especies, la amplitud de su rango de distribución, las máximas latitudes o máximas alturas a las que habitan (Broennimann et al., 2006; Lenoir et al., 2008; Thuiller et al., 2005; Bonino et al., 2014). Se ha encontrado, por ejemplo, que en determinados contextos geográficos, aquellas especies que habitan las regiones más altas son las más vulnerables al CCG, como consecuencia de que el calentamiento produce la elevación de los espacios aptos para estas especies y por consiguiente estos se reducen geográficamente (Lenoir et al. 2008; Engler et al. 2011; Thuiller et al. 2011). También se han señalado como más perjudicadas por este fenómeno a aquellas especies más cercanas a las grandes barreras a la dispersión, como por ej. Océanos (producto de la imposibilidad de alcanzar nuevos sitios aptos limitados por estas barreras). Asimismo, en ciertos contextos, se ha encontrado más vulnerables a aquellas especies que habitan a mayores latitudes, que poseen rangos de distribución más acotados, u otro tipo de rasgo particular en su distribución geográfica (Broennimann et al., 2006; Lenoir et al., 2008; Thuiller et al., 2005; Bonino et al., 2014).

La respuesta geográfica de las especies al CCG, guarda también una relación estrecha con las tolerancias climáticas de las mismas a variables específicas. Si bien este patrón es sumamente variable y depende mucho del grupo bajo estudio, se ha encontrado, por ejemplo, una sensibilidad diferencial para ciertas especies en función de los cambios esperados en las precipitaciones de los sitios que ocupan (Thuiller et al. 2005; Araújo et al. 2006). También existe alguna evidencia de que diferentes grupos taxonómicos podrían responder diferencialmente al CCG, como consecuencia de la señal filogenética entre ellos, por lo que el efecto del fenómeno podría tener consecuencias geográficas clado-específicas (ie. sensibilidad similares para especies filogenéticamente cercanas) (Hof et al. 2010; Loyola et al. 2014).

En este capítulo, se analizó la sensibilidad de las especies estudiadas al CCG y su relación con (a) la amplitud y posición de sus nichos climáticos, (b) características generales de sus rangos de distribución, (c) características climáticas específicas de los sitios que habitan, (d) las relaciones filogenéticas entre las especies. Asimismo, en el segundo capítulo se desarrolló a partir de estas relaciones, un modelo que nos permitió explicar la sensibilidad diferencial de las especies al CCG, incluyendo además el sesgo incorporado por la señal filogenética entre los taxones.

Los objetivos específicos que abordaremos en esta esta primera parte son los siguientes:

1. Determinar la relación existente entre la sensibilidad al cambio climático (medida como cambios en extensión de espacios aptos producto del cambio climático) para las especies de Squamata del NOA y la amplitud y posición de sus nichos climáticos.
2. Determinar la relación entre la sensibilidad al cambio climático de las especies de Squamata del NOA y sus requerimientos en relación a variables climáticas específicas.
3. Determinar si existe asociación entre la sensibilidad al cambio climático de las especies de Squamata del NOA y determinadas características de su distribución geográfica (amplitud, altitud y cercanía a grandes barreras a la migración).
4. Determinar si la sensibilidad al cambio climático para las especies de Squamata seleccionadas se asocia a la historia filogenética del grupo.

2. Materiales y Métodos.

Especies seleccionadas y registros de ocurrencia: Dada la imposibilidad de obtener registros de ocurrencia de todo el rango de distribución de las más de 130 especies presentes en el NOA, para abordar los objetivos planteados en este capítulo se seleccionaron 17 de ellas (Tabla 1) De estas especies se recopilaron registros de ocurrencia correspondientes a todo su rango de distribución.

En este punto es importante señalar que, en función de los objetivos aquí planteados, la caracterización de los nichos climáticos de las especies, así como también la característica de sus rangos de distribución, no podían ser extraídas sólo de la porción de la distribución que abarcara el área de estudio propuesta (NOA). Si bien se siguieron determinados criterios para la selección de especies, en función de los objetivos planteados, lógicamente las especies seleccionadas (14% del total) podrían no representar adecuadamente toda la diversidad de especies presente en el área de estudio. La selección de especies se rigió en los siguientes criterios (a) contar con representantes de todas las ecoregiones del área (b) contemplar una importante diversidad taxonómica o filogenética en relación a la presente en el área (c) contener diversidad en relación a la amplitud del rango de distribución de las especies (desde ampliamente distribuidas hasta microendémicas). (d) a los fines prácticos se seleccionaron especies de las que se contaba o podía obtenerse información de todo su rango de distribución.

Los registros de ocurrencia de las especies (1130; Tabla 2) provienen de especímenes colectados entre 1975 y 2012, y se obtuvieron de distintas colecciones herpetológicas (Fundación Miguel Lillo, Universidad Nacional de Salta, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Museo de Ciencias Naturales de la Plata, Colección Boliviana de Fauna, La Paz Bolivia, Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, Santa Cruz, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo); bibliografía relevante (Gonzales 1998; 2006; Da Silva & Sites 1999; Dirksen & de la Riva 1999; Montero et al. 1995; Gonzales y Reichle 2002; Scrocchi & Giraudo 2002; Langstroth 2002; Padial et al. 2003; Scott et al. 2006; Cabrera & Etheridge 2006; Kacoliris et al. 2006; Passos & Fernandes 2008; Da Silva & Rodrigues 2008; Perez et al. 2008; Alvarez et al. 2009; Minoli et al. 2011; Carrasco et al. 2012; Cabrera 2012; Harvey et al. 2012) y en los casos en que fue necesario

bases de datos online (Global Biodiversity Information Facility, HerpNet y Sistema de Información de Biodiversidad de Parques Nacionales). En relación a este último ítem se utilizaron filtros para obtener exclusivamente registros provenientes a colecciones hepitológicas reconocidas y pertenecientes a países en los cuales las especies en cuestión estuviesen presentes, a fin de evitar la incorporación de datos erróneos producto de una mala identificación de las especie. Una vez generada la base de datos, los registros se georeferenciaron utilizando gazetteers, sitios de internet y programas específicos (Gloogle Earth; Google Maps; dices; Wikimapia, ArcGis 9.3, etc). Una vez georeferenciadas las localidades para cada especie en todo su rango de distribución se consultaron a especialistas reconocidos en los grupos taxonómicos de las especies, con el fin de corroborar la información relevada (Dres. Gustavo Scrocchi, Alejandro Giraud; Cristian Abdala, Fernando Lobo, Federico Arias, Juan Manuel Diaz-Gomez y Sebastián Quinteros). Para la realización de los modelos sólo se consideró un registro de presencia por radio aproximado de 100 km² (píxel de 0.083° de lado).

Variables climáticas y escenarios utilizados: En relación a las variables utilizadas, se consideraron 19 variables bioclimáticas obtenidas de Wordclim (<http://www.worldclim.org>). Estas son variables de alto significado biológico derivadas de las temperaturas y precipitaciones medias mensuales. Representan tendencias anuales, estacionales y también factores ambientales extremos o limitantes (Hijamns et al. 2005). Como variables topográficas se consideraron la elevación y la pendiente obtenidas del Earth Resources Observation and Science center (EROS) (disponibles en: <http://eros.usgs.gov>). Para las variables climáticas, se utilizó además de las actuales, un horizonte futuro para el año 2030 (escenario de emisión B1 y el modelo de circulación INM-CM3). Las variables para escenarios futuros, obtenidas del portal de datos GCM del Climate Change, Agriculture and food Security (CCAFS), se recopilaron por el Panel

Intergubernamental de Cambio Climático en el cuarto informe de evaluación (IPCC 2007). Debido a que algunas de las variables bioclimáticas poseen altas correlaciones y esto puede afectar negativamente el desempeño de los modelos (Heikkinen et al. 2006), y a fin de evitar información repetida, se calculó la correlación entre las variables utilizadas mediante un análisis de correlación de Pearson (utilizando valores de cada variable extraídos de 10,000 píxeles al azar para todo el continente) y se utilizaron sólo variables con correlaciones menores de 0.75. Entre los grupos de variables que mostraron alta correlación, se seleccionó una de ellas en función de su importancia en relación a la biología de las especies implicadas. En este sentido y debido a que el criterio para la selección de variables debía ser el mismo para todas las especies implicadas en el capítulo, se consideró fundamentalmente la condición de ectotermos terrestres, y entre las variables correlacionadas se seleccionaron aquellas correspondientes al período de mayor actividad de las especies. Las variables utilizadas para la realización de los modelos fueron: rango diurno medio de temperaturas, temperatura media del trimestre más cálido, temperatura máxima del mes más cálido, precipitaciones medias del trimestre más cálido, estacionalidad de las precipitaciones y altura sobre el nivel del mar.

Moldeos de distribución de especies Los modelos de distribución de especies, establecen mediante funciones matemáticas, correlaciones entre los registros de ocurrencia de las especies y variables medidas en un área geográfica determinada (dentro de la cual se ubican los registros en cuestión), esto permite calcular posteriormente un valor de “idoneidad” (suitability) para las especies en cada uno de los píxeles o unidades de área en que se divide el área de estudio, en función de las variables utilizadas. Dicha medida de idoneidad, permite posteriormente estimar un rango geográfico donde las condiciones resultan aptas para una especie en cuestión (Franklin et al. 2009). Una vez estimadas las relaciones, entre las variables y las ocurrencias a partir de los

algoritmos de modelado, utilizando las mismas variables medidas o estimadas para diferente tiempo y/o espacio, es posible proyectar los modelos a fin de evaluar como la especie responderá a posibles cambios en las variables (Peterson et al. 2011). Esta metodología hace posible generar hipótesis de la respuesta potencial de las especies a escenarios climáticos futuros hipotéticos.

Debido a que existen diferentes métodos disponibles para el modelado de distribución de especies, y estos se basan en funciones matemáticas diferentes que arrojan distintos resultados, recientemente ha surgido un protocolo metodológico que permite minimizar la incertidumbre que conlleva el uso de los diferentes algoritmos. Dicho protocolo se conoce como “Ensemble Forecasting”, y consiste en buscar áreas de alto consenso entre los resultados de los diferentes métodos y/o escenarios climáticos. Dichos ‘ensembles’ ayudan a producir modelos y proyecciones mucho más conservativas que utilizando sólo un método (para detalles ver Araujo & New 2007). En el presente capítulo se generaron ensambles a partir de tres métodos de modelado diferentes: el Genetic Algorithm for Rule-set production (GARP) con la selección del mejor subset (Anderson et al. 2003); Maxent (Phillips et al. 2006) y Two class Support Vector Machine (SVM; Schölkopf et al., 2001). Se seleccionaron estos algoritmos para esta parte de la tesis, fundamentalmente atendiendo a la ausencia de datos de ausencias geográficas reales para las especies (dentro de los posibles algoritmos por los cuales podíamos optar al momento de realizar los modelos, en función de las herramientas disponibles para nosotros en este momento, los seleccionados resultan los más aptos para trabajar con datos de solo presencia; Rangel & Loyola 2012; Varela et al. 2014).

Para el presente capítulo de la tesis los modelos, fueron generados implementando el software OpenModeller (Souza Muñoz et al. 2009). Todos ellos fueron calibrados y proyectados en un

área buffer (i.e. zona de amortiguación) de 2500 km del polígono conexo mínimo conteniendo el total de los registros de presencia de todas las especies implicada, a fin de evitar potenciales errores de comisión en las proyecciones, en zonas en las cuales las especies no habitan producto de su historia, independientemente de las condiciones climáticas. Para cada algoritmo se realizaron tres replicas independientes y se utilizó la media entre estas como mapa de consenso final para la realización del ‘ensemble’. Solo se consideró un registro de ocurrencia por especie por radio de 10 km (resolución utilizada para la calibración de los modelos). Asimismo, la calibración de los modelos se realizó utilizando el 75% de los registros de ocurrencia de cada especie. El 25% de los registros restantes fueron utilizados para la evaluación de los modelos. Para dicha evaluación se calculó el área bajo la curva ROC (AUC/ROC) que relaciona la sensibilidad y especificidad de los modelos a lo largo de todos los umbrales posibles (Hanley & McNeil 1982).

Las proyecciones de los modelos para cada uno de los escenarios utilizados se ensamblaron siguiendo a Araújo & New (2007) del siguiente modo: primero las proyecciones se transformaron en mapas de presencia-ausencia utilizando como umbral de presencia el mínimo valor de idoneidad que engloba el 95% de los registros de ocurrencia de la especie (dicho umbral se seleccionó con el objetivo de evitar sobre predicciones debidas a posible datos erróneos o mal referenciados); luego las proyecciones de los diferentes algoritmos para el mismo escenario y horizonte de tiempo (ej. las proyecciones de los tres algoritmos para el escenario de circulación INM-CM3 B1, año 2030 para *Bothrops ammodytoides*) se superpusieron utilizando una plataforma de SIG (Sistemas de Información Geográfica) y se seleccionaron todos aquellos pixeles donde todos los algoritmos predijeron presencia de la especie. Posteriormente el mismo proceso se repitió para los demás horizontes de tiempo y escenarios. Los mapas finales muestran

para cada especie el resultado de los ensambles de todos los algoritmos para cada uno de los dos horizontes (presente y 2030).

Estimación de la “sensibilidad” al cambio climático: Con el objetivo de calcular una medida de la “sensibilidad” de las especies al CCG, se compararon las proyecciones a condiciones actuales con las proyecciones a condiciones futuras. A partir de ambas proyecciones, se calculó la ganancia/pérdida de espacios climáticamente aptos (para cada especie) lo cual se utilizó como medida de sensibilidad al CCG. Así las especies con mayores superficies climáticamente aptas actuales, perdidas en el escenario futuro, se consideraron como las más expuestas al CCG. Para esto, se calculó el porcentaje de ganancia/pérdida en la proyección futura en función de la proyección en presente, mediante la fórmula $Sens=(100-(AF*100)/AP)$, donde AP es área climáticamente apta para la proyección a presente, y AF es área climáticamente apta en la proyección a futuro). El porcentaje de pérdida/ganancia de espacios adecuados fue la medida de sensibilidad al cambio climático utilizada.

Relación entre la posición de nicho climático y la sensibilidad al CCG de las especies

Cálculo de la posición de nicho climático: Para el cálculo de la posición del nicho climático en el gradiente ambiental se utilizó el análisis multivariado de ordenamiento denominado Canonical OMI (Outlying Mean Index) análisis implementado en paquete Adehabitat HS de R (R Team, 2014). Este análisis permite hacer una estimación de la marginalidad de las especies en el espacio climático. La posición de las especies en los ejes del análisis OMI representa una medida de diferencia entre las condiciones ambientales promedio en el área y las utilizadas por cada especie, siendo las especies que adoptan los mayores valores en dicho análisis las que ocupan las

posiciones de mayor marginalidad en el gradiente ambiental (para detalles ver Dolédec et al. 2000). La caracterización del gradiente ambiental se realizó con la totalidad de los pixeles del sub-continente sudamericano a fin de obtener una medida de la marginalidad de las especies en función de las condiciones disponibles totales. Si bien en la mayor parte de los trabajos afines, en los que se estimó la posición del nicho climático, el análisis utilizado fue el OMI análisis (Thuiller et al. 2004, 2005, Broennimann et al. 2006, Hof et al. 2010). En este estudio en particular se utilizó el Canonical OMI analysis, que es una ligera modificación del anterior y también ha sido implementado anteriormente para análisis afines con éxito (Darmon et al. 2011). La selección de este análisis se debe a que al luego del cálculo del análisis OMI se constató una alta correlación entre el primer eje del mismo y el primer eje del análisis de componentes principales implicado en el proceso del análisis OMI, lo cual indica que la variación explicada por el primer eje de este análisis se debe mayormente al ambiente, y no a la posición de las especies en el espacio climático. En el caso del Canonical OMI, se genera una pequeña distorsión del espacio climático para que el mismo adquiera una forma estándar relativamente “esférica”, para maximizar así la marginalidad debida a la posición de las especies en el espacio climático (para más detalles ver Thuiller et al. 2004; 2005, Broenimann et al 2006, Hof et al. 2010, Calenge 2011; Darmon et al. 2011). Para establecer la relación entre dicha variable (la posición del nicho climático de cada especie) y la vulnerabilidad de las especies al CCG se realizó una regresión lineal simple utilizando la vulnerabilidad al CCG como variable respuesta.

Relación entre la amplitud de nicho climático y la sensibilidad al CCG de las especies

Cálculo de la amplitud del nicho climático: Para calcular la amplitud del nicho climático, se realizó un análisis de componentes principales a partir del cual se caracterizó la posición en el espacio climático de cada uno de los registros de ocurrencia de las especies en relación al

gradiente ambiental. Se utilizó el siguiente protocolo (modificado de Beaumont et al. 2009 y Gallagher et al. 2010). Desde una plataforma de SIG se extrajo el valor de las variables climáticas seleccionadas para realizar los modelos de distribución, en cada uno de los puntos de presencia de las especies. Asimismo, a fin de caracterizar el ‘fondo’ ambiental se extrajeron los mismos valores de 5000 puntos al azar dentro de un polígono convexo mínimo realizado con los registros de ocurrencia de la totalidad de las especies (ligeramente modificado en sus vértices a fin de que todos los registros se estén incluidos en el mismo; Figura 3). Una vez obtenidos estos valores se realizó con ellos un análisis de componentes principales (ACP) en el cual se “mapeó” a las especies. Posteriormente, se calculó para cada especie la amplitud de su nicho climático en los primeros dos componentes principales (los cuales resumen un 97% de la variación total) identificando para cada especie los valores extremos entre los cuales se ubican el 90% del total de los registros para cada especie, en el gradiente ambiental (no se utilizaron los datos extremos a fin de evitar la sobrepredicción por datos marginales) (Figura 4). Finalmente se tomó como amplitud de nicho para cada especie la suma entre el valor de las amplitudes conteniendo el 90 % de los registros en los primeros 2 componentes multiplicado por el autovector correspondiente a dicho componente: $(\Delta\text{Comp } 1 * \text{Autovector } 1 + \Delta\text{Comp } 2 * \text{Autovector } 2)$

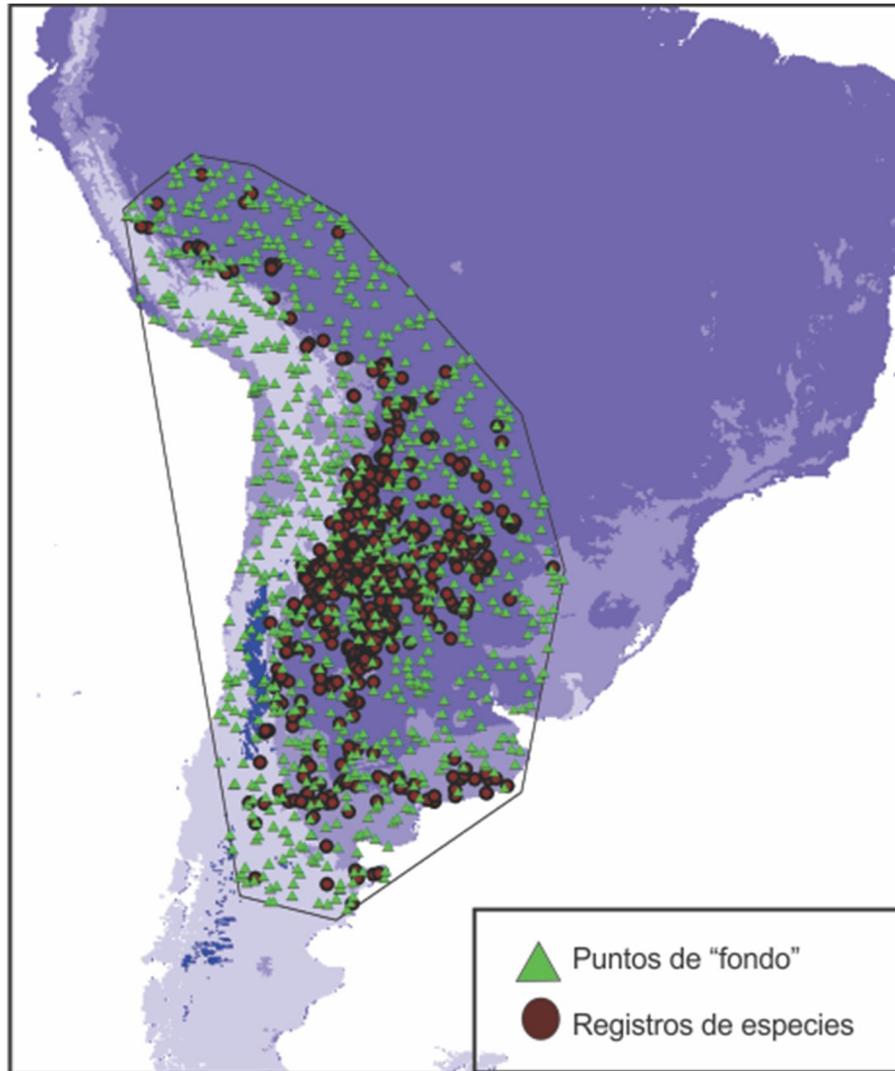


Figura 3: Registros de las especies y puntos al azar utilizados para la caracterización del espacio climático en el cálculo de la amplitud de nicho climático.

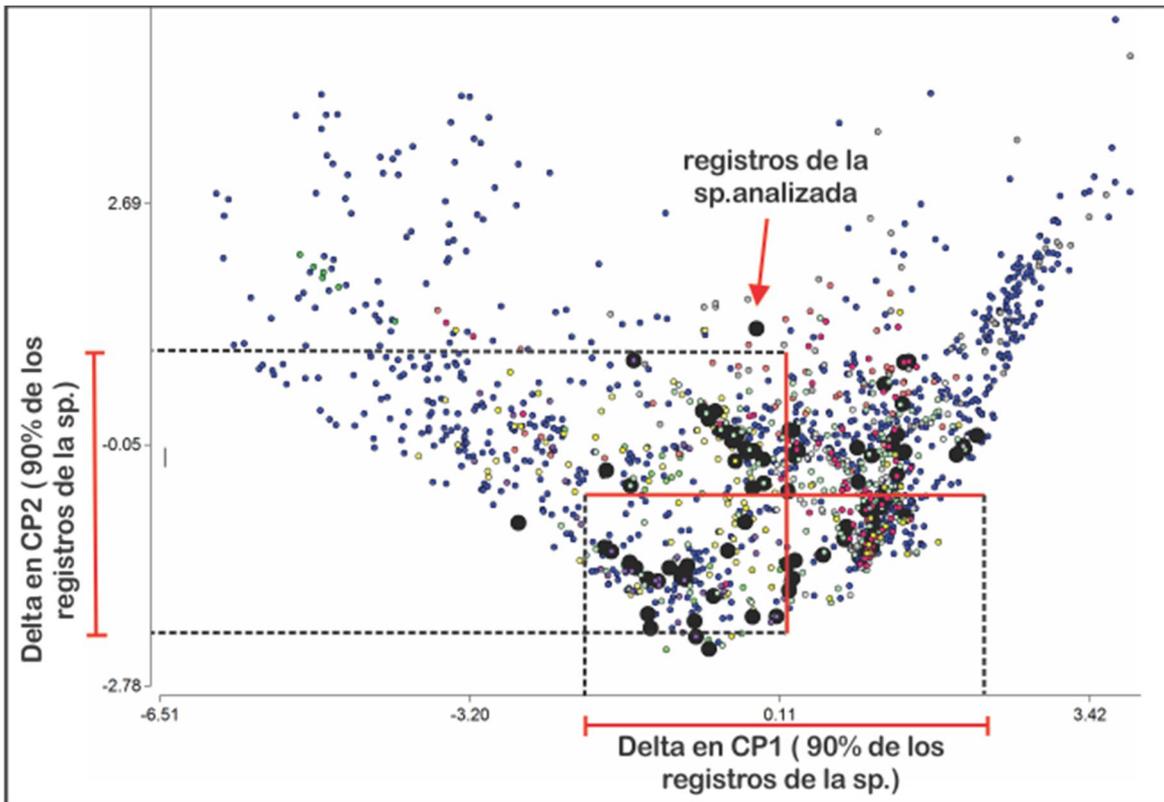


Figura 4: Esquema explicativo de la metodología implementada para los cálculos de la amplitud de los nichos climáticos. En el mismo se destacan los registros de una de las especies (*Homonota fasciata*) en los primeros dos componentes principales (puntos negros grandes) y los intervalos correspondientes al 90% de los registros en dichos ejes. Los puntos pequeños corresponden a la caracterización del ‘fondo’ ambiental (azules), y al resto de las especies implicadas (resto de los colores)

Relación entre requerimientos ambientales específicos de las especies y su sensibilidad al cambio climático

Cálculo de los requerimientos climáticos: Utilizando una plataforma de SIG se extrajeron los valores de distintas variables climáticas (Rango diurno medio de temperatura; Estacionalidad de la temperatura, Temperatura media del trimestre más cálido, Precipitación media del trimestre más cálido) en cada uno de los registros de ocurrencia de las distintas especies. Posteriormente se calculó el valor medio para cada especie en relación a cada una de estas variables. La relación

entre estas variables y el CCG se estableció mediante regresiones lineales simples utilizando la sensibilidad al CCG como variable respuesta. Las variables fueron seleccionadas de tal forma de intentar representar diversos aspectos climáticos y a la vez de importancia para las especies; así, se seleccionaron tanto temperaturas como precipitaciones medias de los periodos de actividad de las especies, y variables relacionadas a las variaciones temporales en las temperaturas a lo largo del año y del día.

Relación entre las características de los rangos de distribución de las especies y su sensibilidad al cambio climático

Cálculo de caracteres geográficos: Basándonos en los antecedentes existentes en el tema, se seleccionaron y calcularon distintos atributos geográficos de la distribución de cada especie de potencial importancia en relación a la sensibilidad de las mismas al CCG. Las relaciones entre estas variables y el CCG se estudiaron mediante regresiones lineales simples utilizando la vulnerabilidad al CCG como variable respuesta.

Rango de altitud: Utilizando una plataforma de SIG con los registros de ocurrencia de las especies y la información en capas Raster de la elevación del terreno, se calculó para cada especie el rango de altura ocupado. Esta variable guarda estrecha relación con la amplitud del nicho climático, y por ende con la sensibilidad al cambio climático de las especies (Lenoir et al. 2008; Engler et al. 2011).

Altura máxima: La altura máxima se calculó a partir de la posición altitudinal de los puntos de cada especie calculados para el objetivo anterior. Esta variable podría ser un claro indicador de la

posición de la especie en el espacio climático, siendo que aquellas especies que alcanzan las mayores alturas, tenderán a ser más marginales climáticamente, y por ende más vulnerables al CCG (Lenoir et al. 2008).

Rango de distribución: El rango de distribución se calculó a partir de las proyecciones de los modelos de distribución en condiciones presentes, mediante el cálculo de la superficie climáticamente apta para cada especie. Esta variable es un indicador directo de la amplitud del nicho climático de las especies.

Distancia a la cordillera de los Andes: Mediante la reclasificación de una capa de elevación DEM y una capa de pendientes del continente se extrajo la posición de los picos montañosos más altos de la cordillera de los Andes (correspondientes a la línea divisoria de aguas), a partir de esto se generó un shape file independiente y se calculó la distancia mínima de cada registro de ocurrencia a dicha línea divisoria. Finalmente se seleccionó la distancia mínima para cada especie.

Máxima Latitud alcanzada por la especie: Se estimó a partir de la posición de los registros de ocurrencia a de las especies. Esta variable es un indicador de la posición de las especies en el espacio climático producto del gradiente climático que existe desde el ecuador hacia los polos, por esta razón podría encontrarse en relación con la sensibilidad potencial de las mismas al CCG.

Relación entre la historia filogenética de las especies y su sensibilidad al cambio climático:

Para la realización de este objetivo, se realizó en primer lugar una reconstrucción filogenética de las especies implicadas en este estudio, utilizando la hipótesis recientemente generada por Pylon

et al. (2013). Posteriormente para evaluar la influencia de la señal filogenética en la sensibilidad al cambio climático así como también con el resto las variables utilizadas para este estudio se realizó un análisis de estimación de señal filogenética (PHYSIG; Blomberg et al. 2003). Para esto se utilizaron tres modelos uno asumiendo largo de constante de rama en el árbol (CBL: constant branch length; en este caso $BL = 1$) y dos en el que el largo de las ramas fueron transformados usando Ornstein–Uhlenbeck (OU) a longitudes originales considerando una transformación (d) de $d = 0.2$ y $d = 0.8$ respectivamente. Cada una de estas transformaciones de las longitudes de rama representan las diferentes fuerzas de estabilización de la selección. Donde el valor de 0.2 representa un escenario muy ‘adaptativo’ y el valor de 0.8 lo contrario (para detalles ver Blomberg et al. 2003).

3. Resultados

Sensibilidad al CCG: Se recopilaron un total de 1130 registros de ocurrencia para las 17 especies (Tabla 2). En términos generales los modelos de distribución mostraron muy buenos valores de ajuste en relación al parámetro de evaluación calculado (AUC/ROC). Los mismos variaron entre 0.83 (para *Stenocercus roseiventris* algoritmo GARP) y 0.98 (*Liolaemus capillitas*, algoritmo MAXENT), dichas medidas de evaluación mostraron una media de 0.92 y un Desvío estándar de 0.08. A continuación se muestran los espacios ambientalmente aptos para cada una de las especies en los dos escenarios climáticos utilizados, y la sensibilidad al CCG para cada una de ellas, estimada como los cambios de los espacios climáticamente aptos entre el presente y el 2030 (Figura 5-20; Tabla 2)

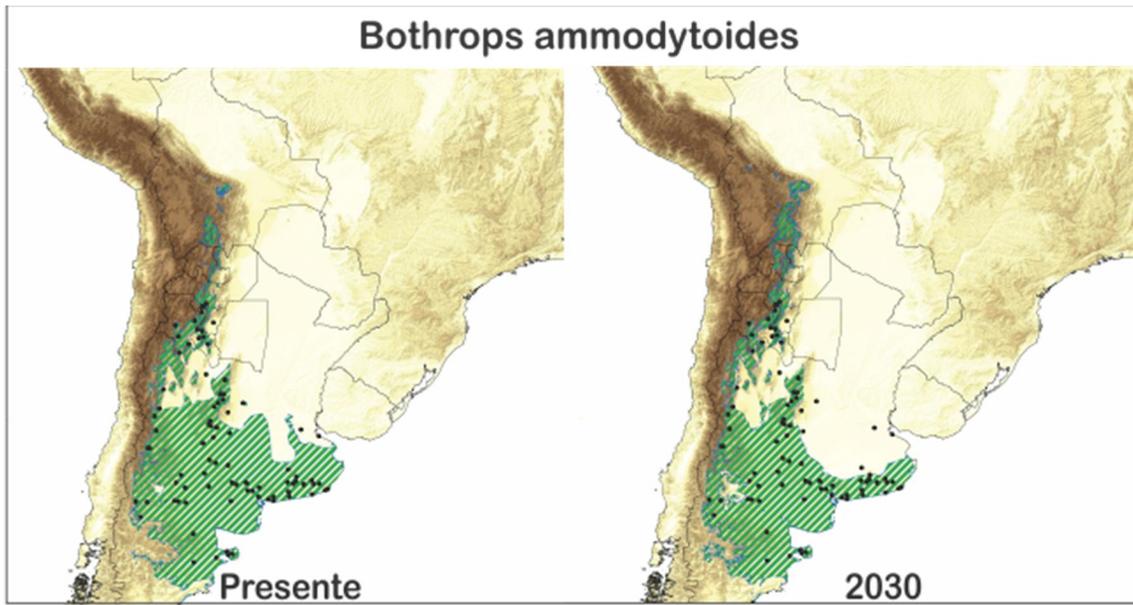


Figura 5: Registros de ocurrencia y espacios ambientalmente adecuados para *B. ammodytoides* según los ensambles de modelos generados, para condiciones actuales y futuras

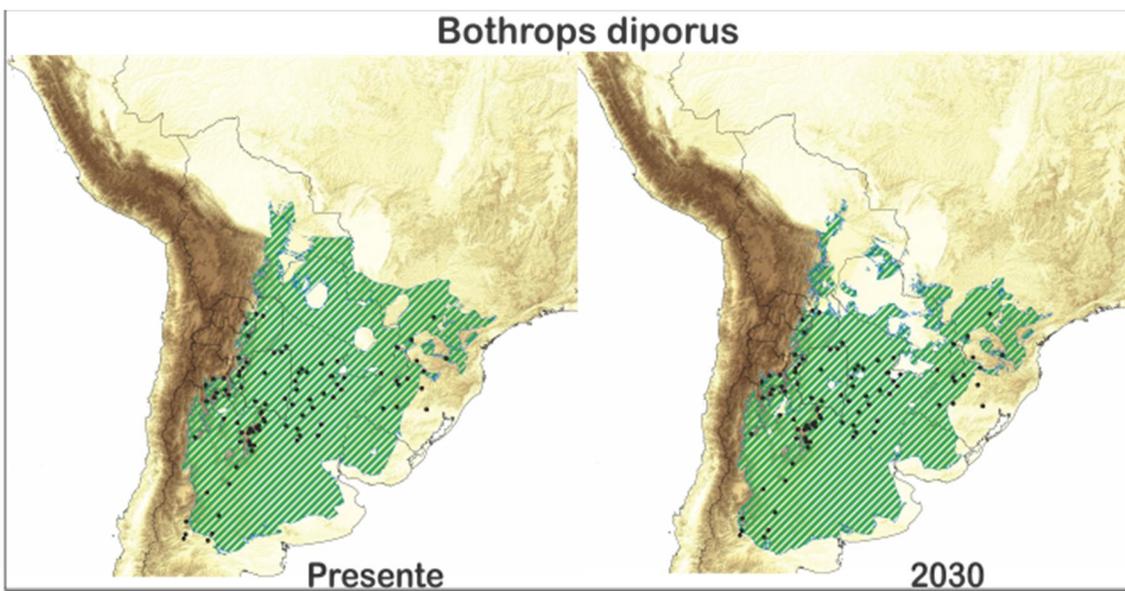


Figura 6: Registros de ocurrencia y espacios ambientalmente adecuados para *B. diporus* según los ensambles de modelos generados, para condiciones actuales y futuras

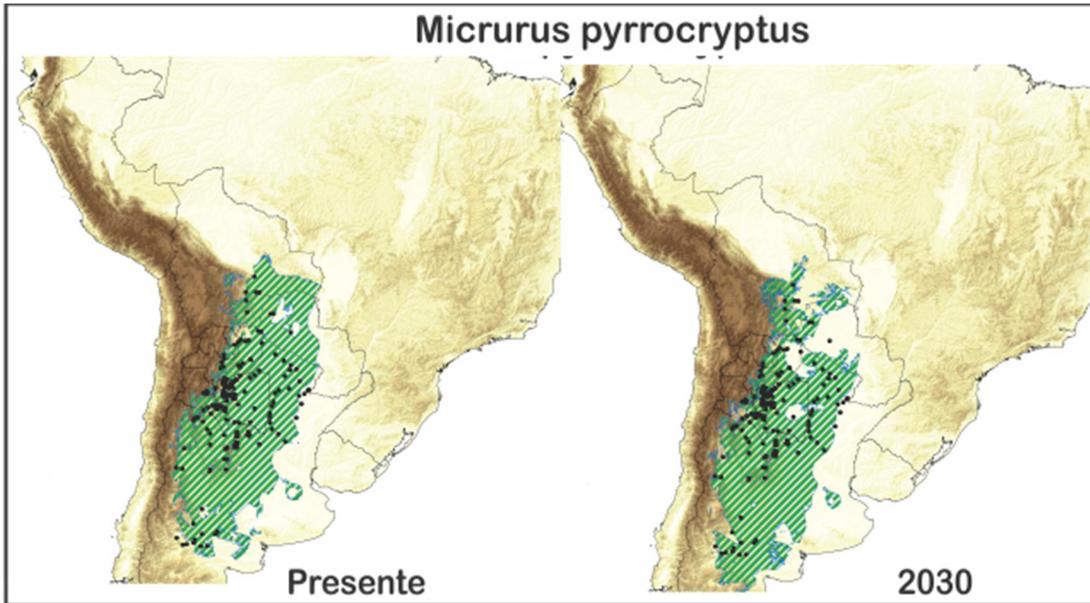


Figura 9: Registros de ocurrencia y espacios ambientalmente adecuados para *M. pyrrocryptus* según los ensambles de modelos generados, para condiciones actuales y futuras

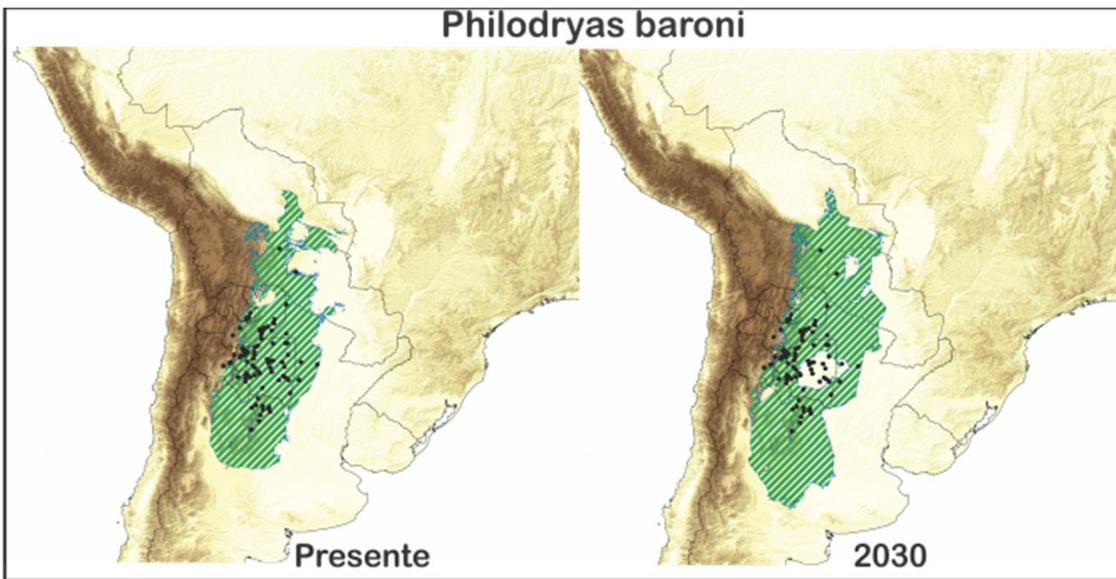


Figura 10: Registros de ocurrencia y espacios ambientalmente adecuados para *P. baroni* según los ensambles de modelos generados, para condiciones actuales y futuras

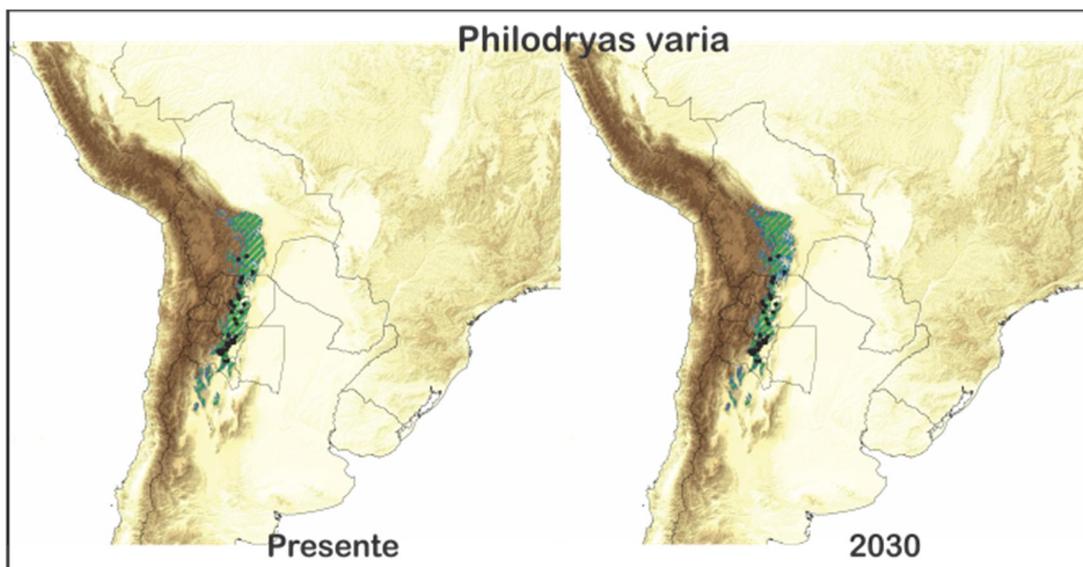


Figura 11: Registros de ocurrencia y espacios ambientalmente adecuados para *P. varia* según los ensambles de modelos generados, para condiciones actuales y futuras

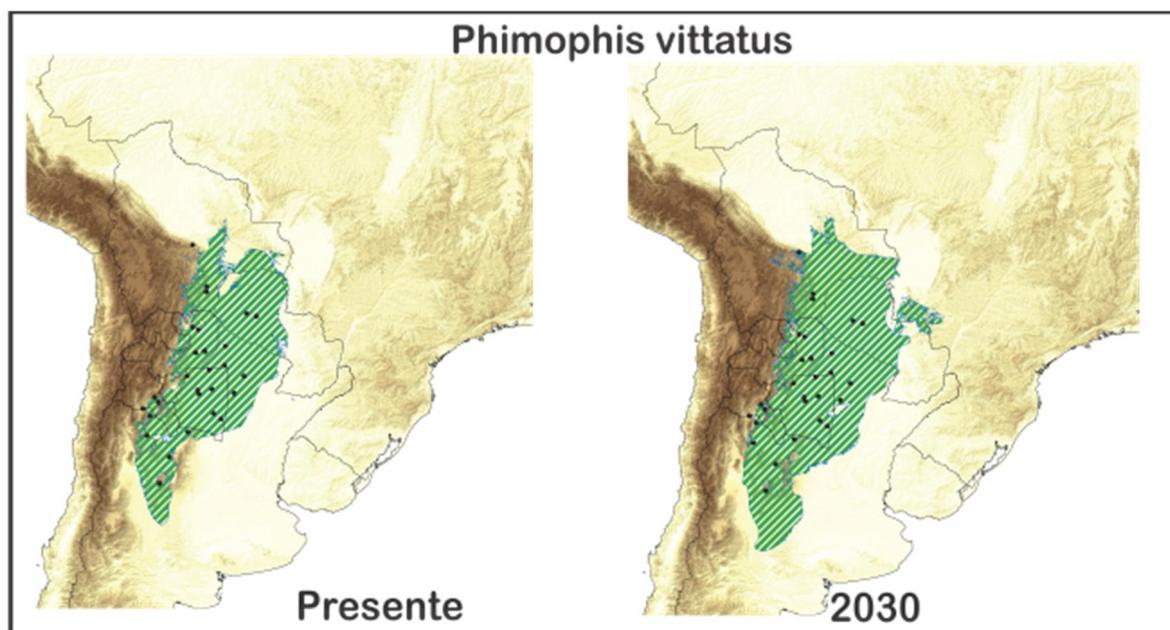


Figura 12: Registros de ocurrencia y espacios ambientalmente adecuados para *P. vittatus* según los ensambles de modelos generados, para condiciones actuales y futuras

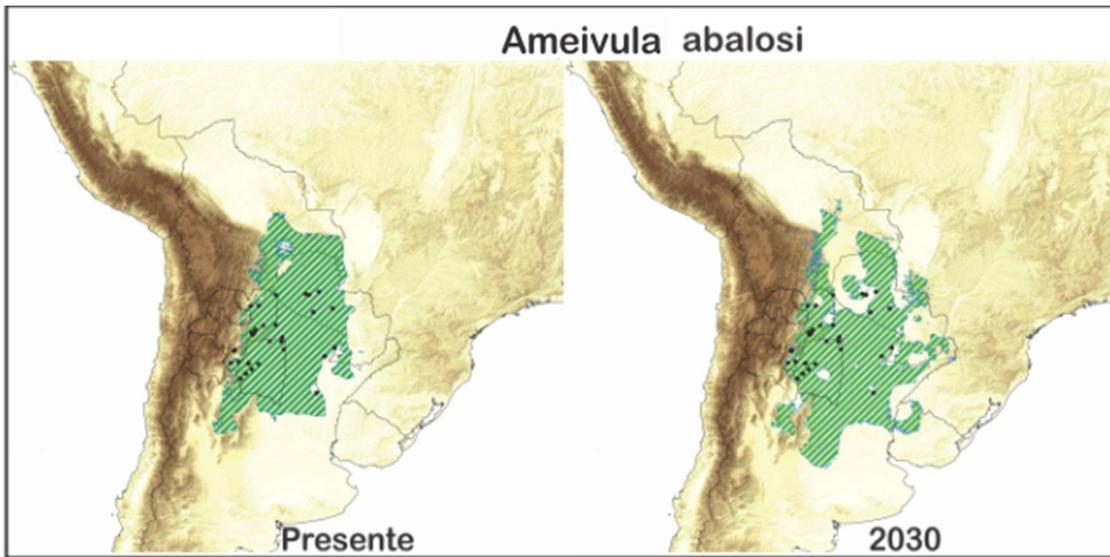


Figura 13: Registros de ocurrencia y espacios ambientalmente adecuados para *A. abalosi* según los ensambles de modelos generados, para condiciones actuales y futuras

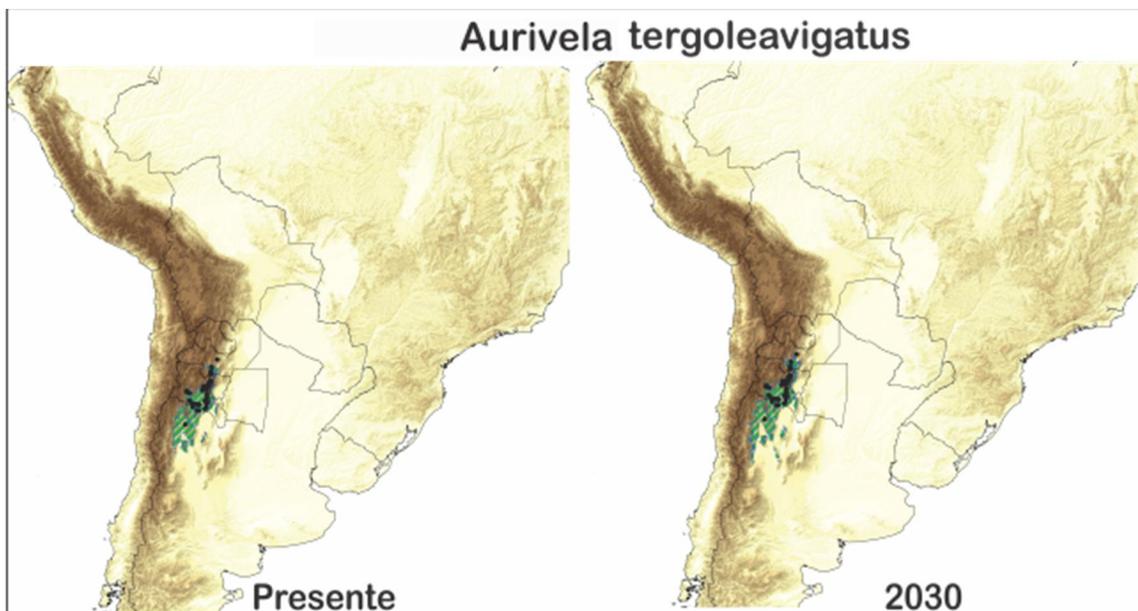


Figura 14: Registros de ocurrencia y espacios ambientalmente adecuados para *A. tergoleavigatus* según los ensambles de modelos generados, para condiciones actuales y futuras

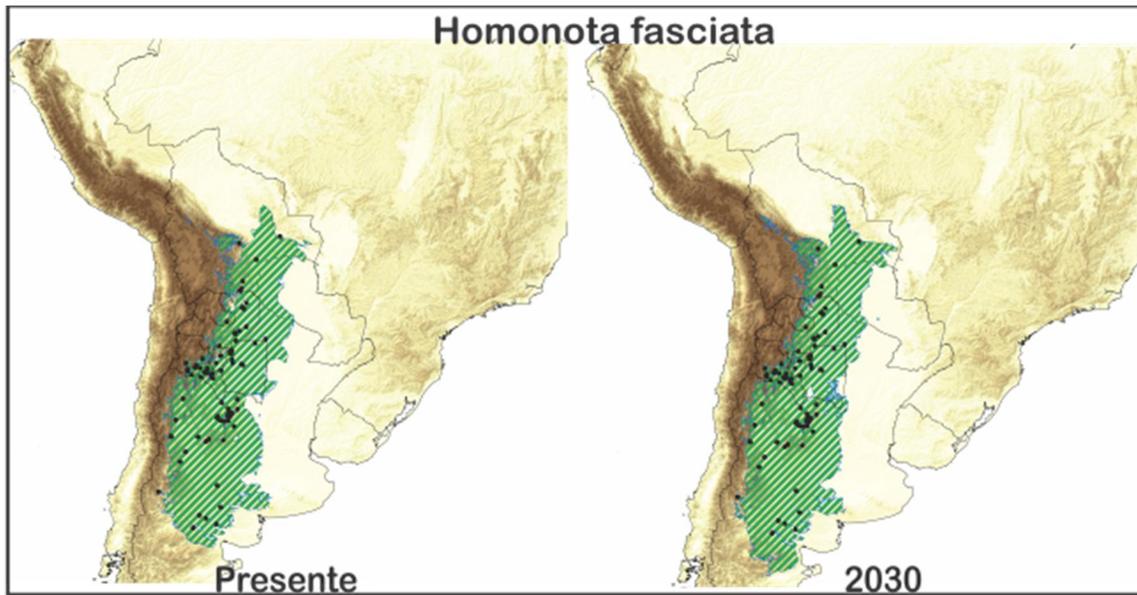


Figura 15: Registros de ocurrencia y espacios ambientalmente adecuados para *H. fasciata* según los ensambles de modelos generados, para condiciones actuales y futuras

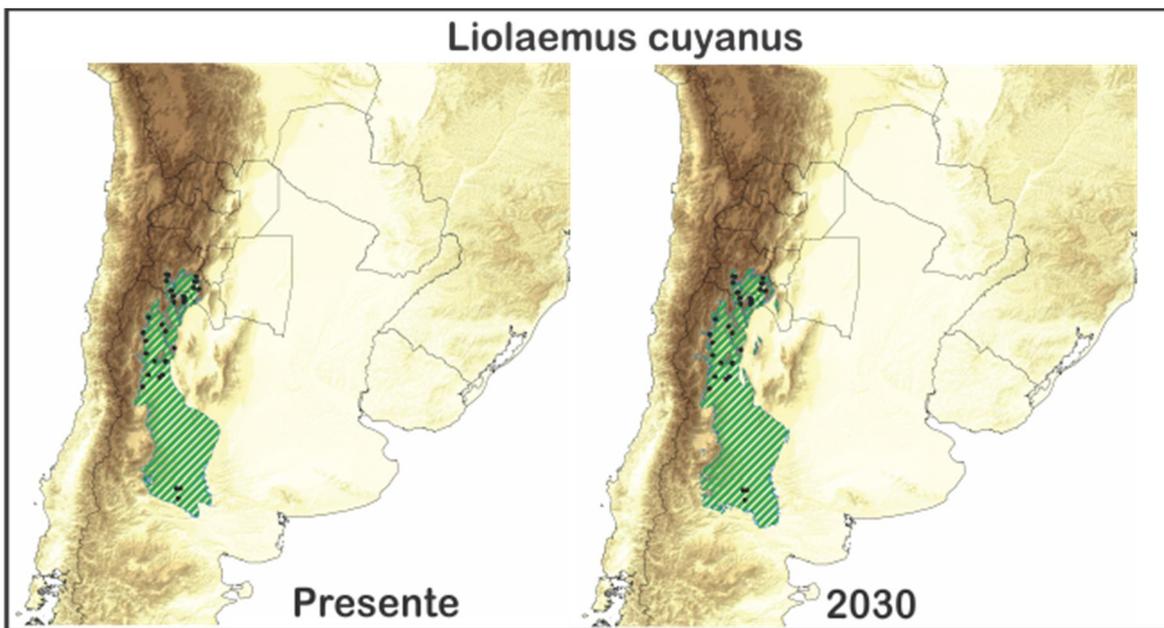


Figura 16: Registros de ocurrencia y espacios ambientalmente adecuados para *L. cuyanus* según los ensambles de modelos generados, para condiciones actuales y futuras

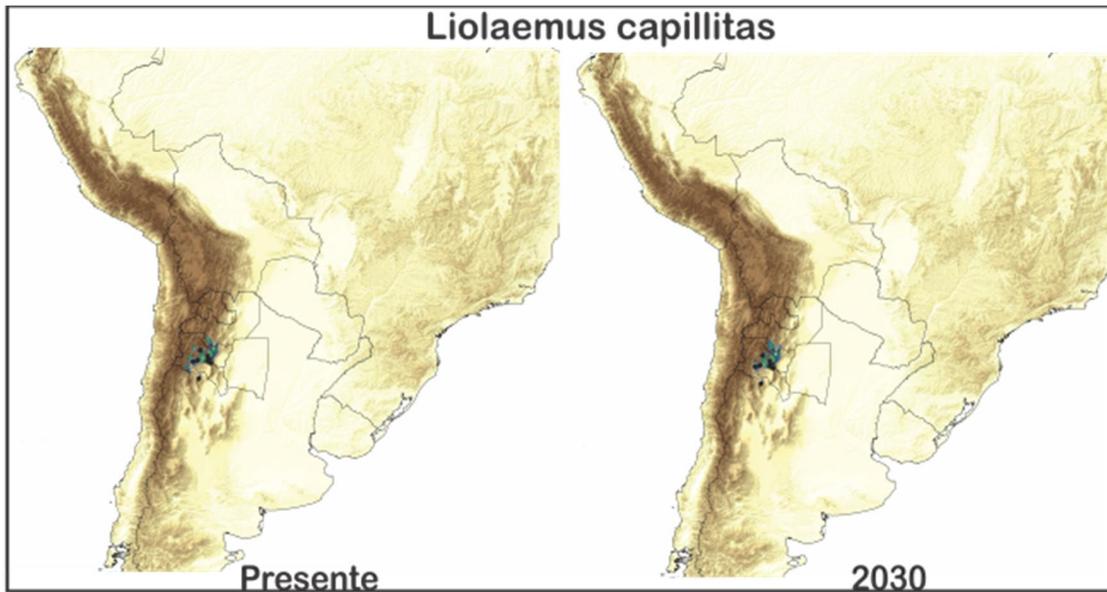


Figura 17: Registros de ocurrencia y espacios ambientalmente adecuados para *L. capillitas* según los ensambles de modelos generados, para condiciones actuales y futuras

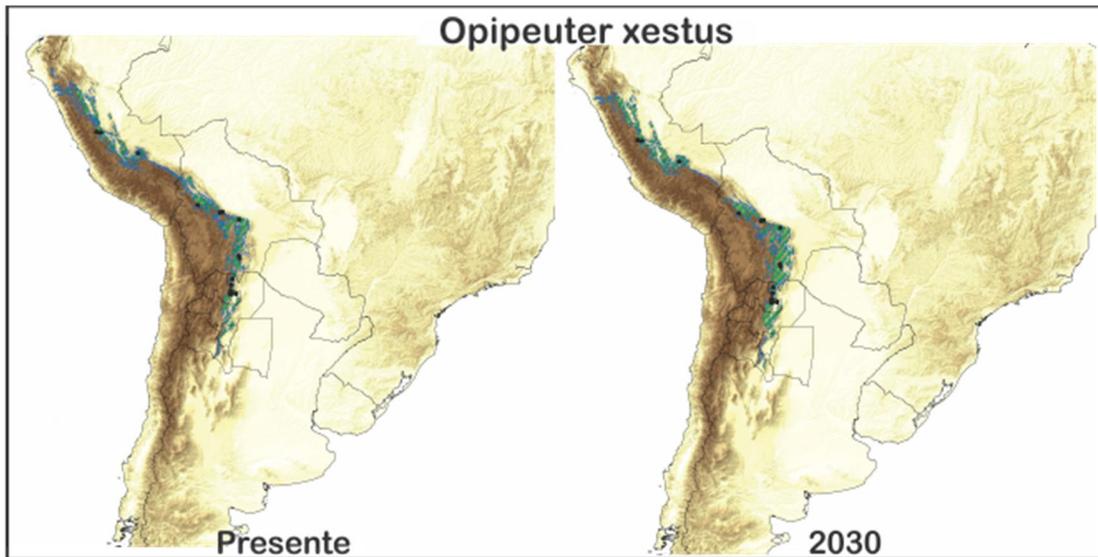


Figura 18: Registros de ocurrencia y espacios ambientalmente adecuados para *O. xestus* según los ensambles de modelos generados, para condiciones actuales y futuras

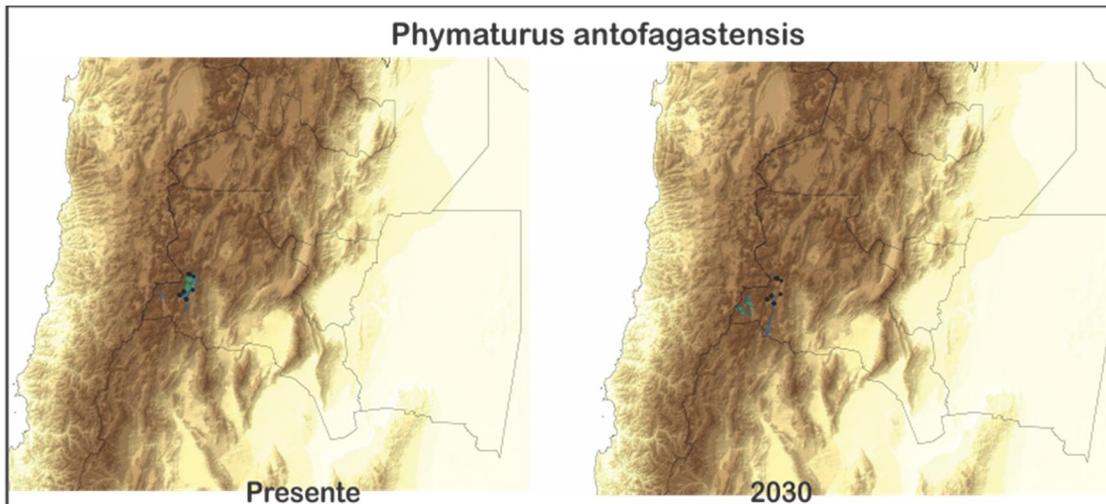


Figura 19: Registros de ocurrencia y espacios ambientalmente adecuados para *P. antofagastensis* según los ensambles de modelos generados, para condiciones actuales y futuras

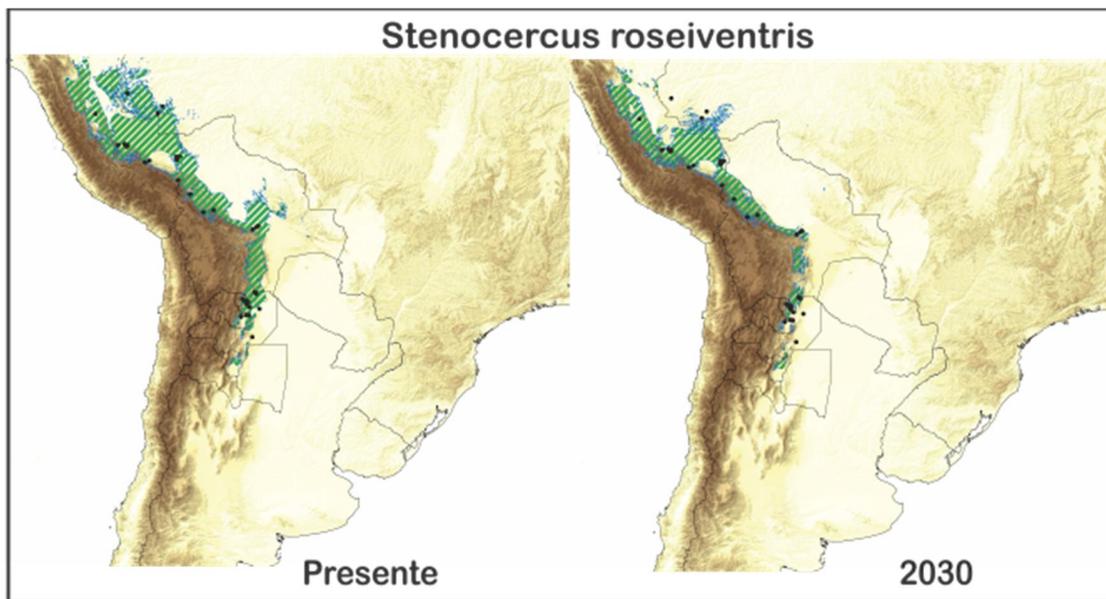


Figura 20: Registros de ocurrencia y espacios ambientalmente adecuados para *S. roseiventris* según los ensambles de modelos generados, para condiciones actuales y futuras

Tabla 2: Número de registros individuales para cada especie y superficie de espacios adecuados en los diferentes escenarios para cada especie en y

porcentajes de cambio en relación a los espacios ambientalmente adecuados en el escenario actual (pres-2030).

Especie	Registros	Superficie [km ²]		%cambio
		presente	2030	pres-2030
<i>Bothrops ammodytoides</i>	91	1075058,18	906929,74	-15,64
<i>Bothrops diporus</i>	104	2465756,87	2258507,04	-8,41
<i>Epicrates alvarezi</i>	92	767322,35	963079,86	25,51
<i>Erythrolamprus ceii</i>	88	224103,82	148644,63	-33,67
<i>Micrurus pyrrhocryptus</i>	112	1491406,50	1383505,81	-7,23
<i>Philodryas baroni</i>	95	967945,36	1102166,22	13,87
<i>Philodryas varia</i>	21	156528,76	134845,50	-13,85
<i>Phimophis vittatus</i>	29	904903,87	1224361,46	35,30
<i>Pseudotomodon trigonatus</i>	42	595280,96	551490,08	-7,36
<i>Ameivula abalosi</i>	33	992141,30	1140700,96	14,97
<i>Aurivela tergoaevigatus</i>	42	76915,10	87333,57	13,55
<i>Homonota fasciata</i>	97	1364527,83	1478554,68	8,36
<i>Liolaemus capillitas</i>	12	18582,47	16965,13	-8,70
<i>Liolaemus cuyanus</i>	39	230762,44	272696,68	18,17
<i>Opipeuter xestus</i>	60	178857,90	150490,02	-15,86
<i>Phymaturus antofagastensis</i>	7	660,00	370,12	-43,9
<i>Stenocercus roseiventris</i>	39	559921,98	330371,03	-41,00

Relación entre la posición del nicho climático y la sensibilidad al cambio climático: La gráfica de la figura 21 muestran los resultados del canonical OMI análisis y la tabla 3 los valores de marginalidad para cada una de las especies en el primero de los ejes del análisis. El primer eje explica el 84 %, y según este análisis las especies con los mayores valores fueron *Phymaturus antofagastensis*, *S. roseiventris*, en tanto las especies con posiciones menos marginales en el primero de los ejes resultaron ser. *Liolaemus cuyanus* y *Phimophis vittatus*

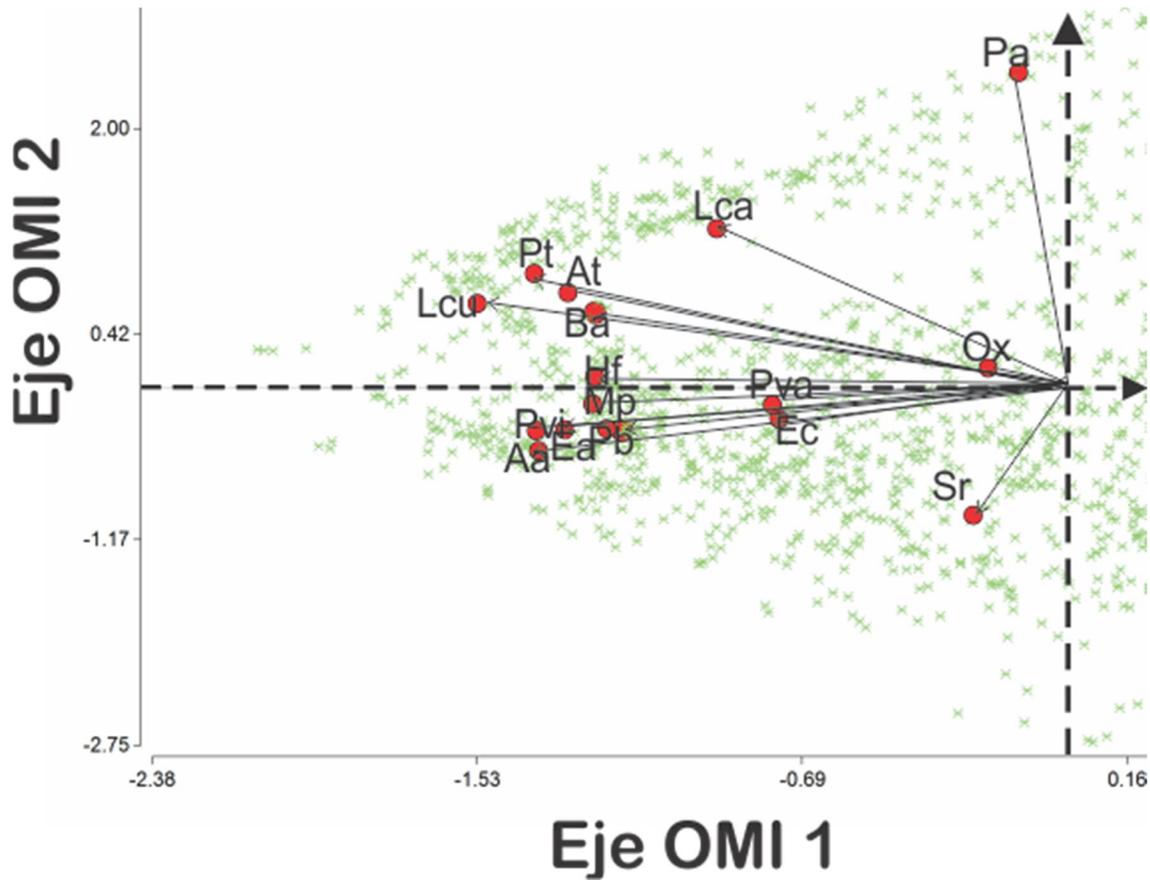


Figura 21: Posición del nicho climático de las especies en los dos primeros ejes del análisis Canónico OMI. Ba: *Bothrops ammoditoydes* Bd: *Bothrops diporus* Aa: *Ameivula abalosi* At: *Aurivela tergoleavigatus* Ea: *Epicrates alvarezi* Ec: *Erythrolamprus ceii* Hf: *Homonota fasciata* Lca: *Liolaemus capillitas* Lcu: *Liolaemus cuyanus* Mp: *Micrurus pyrrhocryptus* Ox: *Opipeuter xestus* Pb: *Philodryas baroni* Pva: *Philodryas varia* Pvi: *Phimophis vittatus* Pa: *Phymaturus antofagastensis* Pt: *Pseudotomodon trigonatus* Sr: *Stenocercus roseiventris*

Tabla 3: Posición de cada una del nicho climático de cada una de las especies según el análisis Canónico OMI.

Sp	Position
<i>Bothrops ammoditoydes</i>	-1.22
<i>Bothrops diporus</i>	-1.15
<i>Ameivula abalosi</i>	-1.37
<i>Aurivela tergoleavigatus</i>	-1.3

<i>Epicrates alvarezi</i>	-1.3
<i>Erythrolamprus ceii</i>	-0.75
<i>Homonota fasciata</i>	-1.23
<i>Liolaemus capillitas</i>	-0.91
<i>Liolaemus cuyanus</i>	-1.53
<i>Micrurus pyrrhocryptus</i>	-1.23
<i>Opipeuter xestus</i>	-0.21
<i>Philodryas baroni</i>	-1.19
<i>Philodryas varia</i>	-0.77
<i>Phimophis vittatus</i>	-1.38
<i>Phymaturus antofagastensis</i>	-0.13
<i>Pseudotomodon trigonatus</i>	-1.38
<i>Stenocercus roseiventris</i>	-0.24

La figura 22 muestra la regresión lineal simple entre la posición (marginalidad) del nicho climático de cada una de las especies en el primero de los ejes del canonical OMI análisis (el cual explica el 84% de la variación total) y la sensibilidad al cambio climático estimada como la perdida/ganancia de los espacios disponibles para cada una de las especies. La regresión resultó significativa ($P < 0.001$), con un valor de R^2 de 0.65.

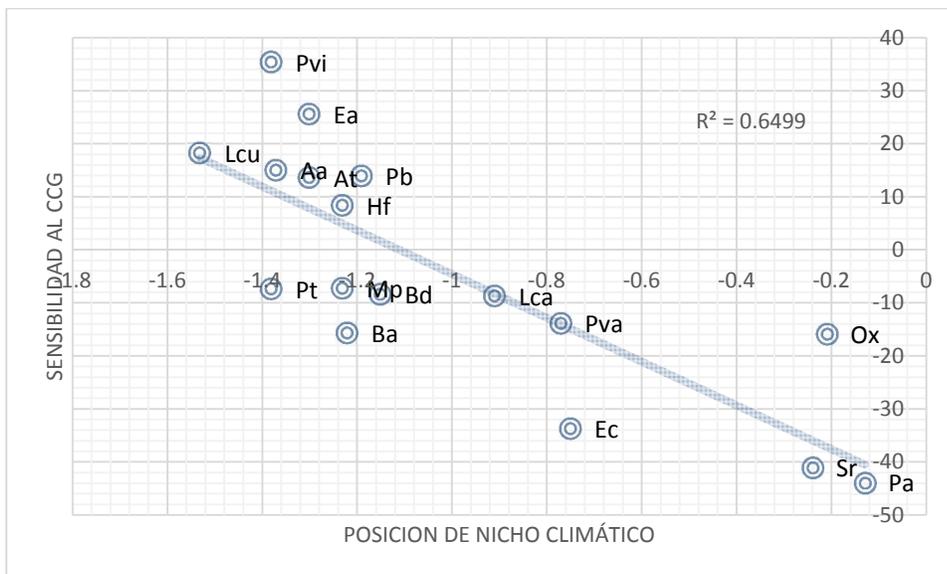


Figura 22: Regresión lineal simple entre la posición del nicho climático de cada especie y su sensibilidad estimada al cambio climático. Ba: *Bothrops ammoditoydes* Bd: *Bothrops diporus* Aa: *Ameivula abalosi* At: *Aurivela tergoleavigatus* Ea: *Epicrates alvarezi* Ec: *Erythrolamprus ceii* Hf: *Homonota fasciata* Lca: *Liolaemus capillitas* Lcu: *Liolaemus cuyanus* Mp: *Micrurus pyrrhocryptus* Ox: *Opipeuter xestus* Pb: *Philodryas baroni* Pva: *Philodryas varia* Pvi: *Phimophis vittatus* Pa: *Phymaturus antofagastensis* Pt: *Pseudotomodon trigonatus* Sr: *Stenocercus roseiventris*

Relación entre la amplitud del nicho climático y la sensibilidad al cambio climático: La tabla 4 muestra el valor de amplitud de nicho climático para cada una de las especies, en tanto, el gráfico de la figura 23 muestra el resultado de la regresión lineal simple entre la amplitud del nicho climático de las especies y su sensibilidad al CCG. Si bien las especies con menores amplitudes resultaron las más vulnerables, la relación entre la sensibilidad al cambio climático y la amplitud del nicho climático de las especies no resultó significativa ($R=0.0002$; $P=0.44$)

Tabla 4: Amplitud del nicho climático de cada una de las especies.

Especies	Amplitud
<i>Phymaturus antofagastensis</i>	3.87
<i>Liolaemus cuyanus</i>	4.78
<i>Phimophis vittatus</i>	5.96
<i>Epicrates alvarezi</i>	5.3
<i>Ameivula abalosi</i>	5.34
<i>Philodryas baroni</i>	5.55
<i>Stenocercus roseiventris</i>	4.59
<i>Aurivela tergoleavigatus</i>	6.12
<i>Liolaemus capillitas</i>	6.29
<i>Opipeuter xestus</i>	6.38
<i>Philodryas varia</i>	6.62
<i>Bothrops diporus</i>	7.01
<i>Erythrolamprus ceii</i>	7.19
<i>Micrurus pyrrhocryptus</i>	7.28
<i>Homonota fasciata</i>	8.11
<i>Bothrops ammoditoydes</i>	8.14
<i>Pseudotomodon trigonatus</i>	8.31

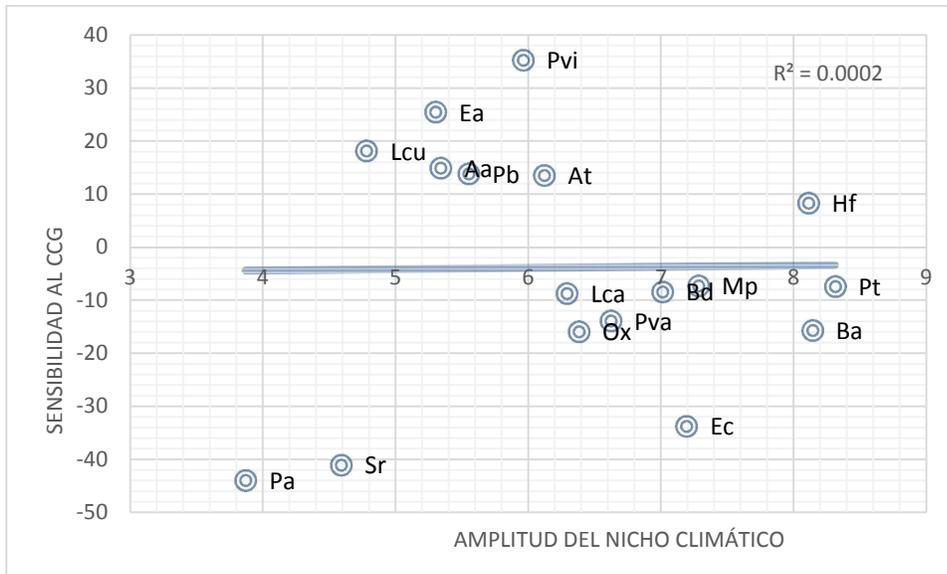


Figura 23: Regresión lineal simple entre la amplitud del nicho climático de cada especie y su exposición estimada al cambio climático. Ba: *Bothrops ammoditoydes* Bd: *Bothrops diporus* Aa: *Ameivula abalosi* At: *Aurivela tergoleavigatus* Ea: *Epicrates alvarezi* Ec: *Erythrolamprus ceii* Hf: *Homonota fasciata* Lca: *Liolaemus capillitas* Lcu: *Liolaemus cuyanus* Mp: *Micrurus pyrrhocryptus* Ox: *Opipeteur xestus* Pb: *Philodryas baroni* Pva: *Philodryas varia* Pvi: *Phimophis vittatus* Pa: *Phymaturus antofagastensis* Pt: *Pseudotomodon trigonatus* Sr: *Stenocercus roseiventris*

Relación entre requerimientos ambientales específicos de las especies y su sensibilidad al cambio climático: La Tabla 4 muestra los valores de las variables climáticas medidas para cada especie y las Figuras 24 a 27 muestran los resultados de las regresiones entre la sensibilidad al cambio climático y cada una de estas variables. Las variables climáticas que resultaron ser significativas, fueron las Estacionalidad de las temperaturas ($R^2 = 0.400$; $P = 0.006$) resultando más perjudicadas aquellas especies que habitan las áreas de menor estacionalidad y la las temperaturas medias de la estación cálida ($R^2 = 0.300$; $P = 0.008$), resultando más perjudicadas aquellas especies que habitan las zonas donde las temperaturas de dicha época son menores. Por otra parte no resultaron significativas las relaciones entre la sensibilidad al CCG y la duración de los días ($R^2 = 0.260$; $P = 0.059$); ni entre sensibilidad y las precipitaciones medias de los meses más cálidos ($R^2 = 0.020$; $P = 0.580$).

Tabla 4: Valores promedio de los requerimientos climáticos específicos para las variables seleccionadas medidas. RD: rango diurno medio de temperaturas; EstT: estacionalidad de la temperaturas Prec: Precipitaciones medias de los meses más cálidos; Temp.: Temperaturas medias de los meses más cálidos.

SPP	RD	EstT	Prec.	Temp.
<i>Bothrops ammodytoides</i>	143.14	5141.44	174.21	211.75
<i>Bothrops diporus</i>	133.26	4323.53	342.40	250.13
<i>Ameivula abalosi</i>	134.45	4249.79	339.27	268.79
<i>Aurivela tergoaevigatus</i>	148.64	4914.19	142.02	223.05
<i>Epicrates alvarezii</i>	139.16	4651.38	328.25	258.64
<i>Erythrolamprus ceii</i>	131.95	4093.89	407.68	222.93
<i>Homonota fasciata</i>	143.62	4721.22	269.03	240.14
<i>Liolaemus capillitas</i>	141.33	4418.92	121.83	179.83
<i>Liolaemus cuyanus</i>	159.51	5653.38	124.31	243.90
<i>Micrurus pyrrhocryptus</i>	138.65	4572.89	301.67	246.96
<i>Opipeuter xestus</i>	144.48	2669.33	400.90	201.14
<i>Philodryas baroni</i>	138.13	4479.38	344.47	251.52
<i>Philodryas varia</i>	129.37	4095.32	397.40	218.05
<i>Phimophis vitattus</i>	141.10	4444.03	317.38	265.34
<i>Phymaturus antofagastensis</i>	137.27	2693.0	46.30	90.11
<i>Pseudotomodon trigonatus</i>	152.43	5403.14	102.88	215.81
<i>Stenocercus roseiventris</i>	122.82	2067.49	582.74	245.54

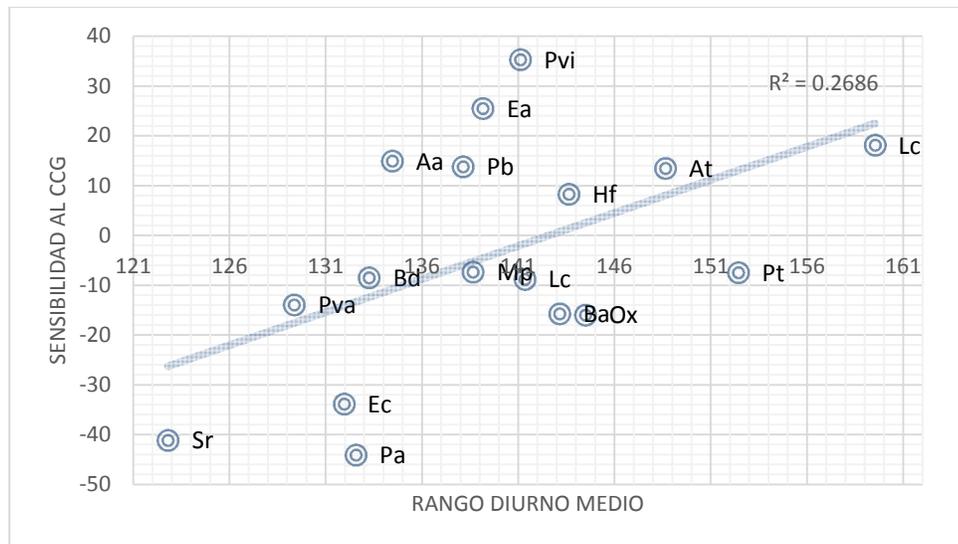


Figura 24: Regresión lineal simple entre Rango diario del día de temperatura promedio para cada especie y su sensibilidad estimada al cambio climático. Ba: *Bothrops ammoditoydes* Bd: *Bothrops diporus* Aa: *Ameivula abalosi* At: *Aurivela tergoleavigatus* Ea: *Epicrates alvarezi* Ec: *Erythrolamprus ceii* Hf: *Homonota fasciata* Lca: *Liolaemus capillitas* Lcu: *Liolaemus cuyanus* Mp: *Micrurus pyrrhocryptus* Ox: *Opipeuter xestus* Pb: *Philodryas baroni* Pva: *Philodryas varia* Pvi: *Phimophis vittatus* Pa: *Phymaturus antofagastensis* Pt: *Pseudotomodon trigonatus* Sr: *Stenocercus roseiventris*

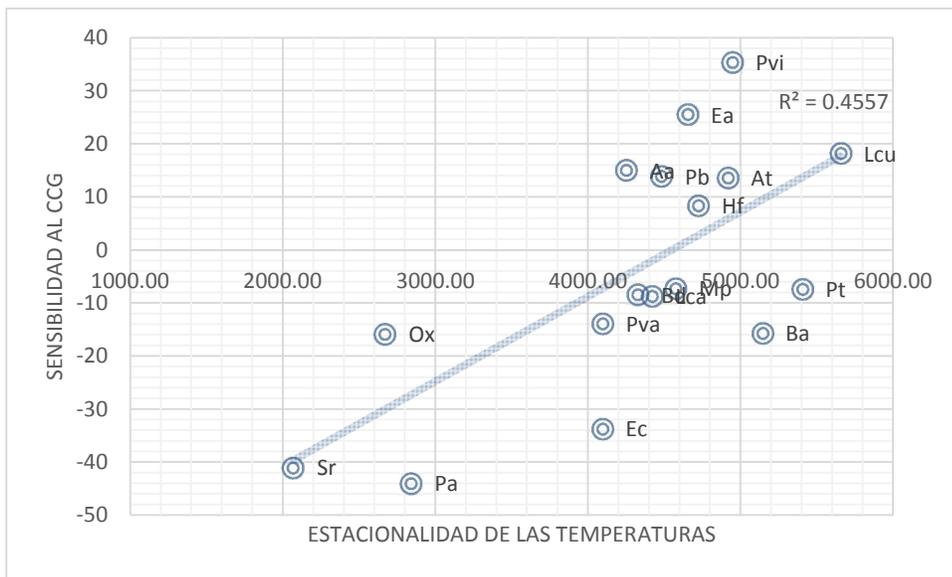


Figura 25: Regresión lineal simple entre la Estacionalidad de la temperaturas promedio para cada especies y su exposición estimada al cambio climático. Ba: *Bothrops ammoditoydes* Bd: *Bothrops diporus* Aa: *Ameivula abalosi* At: *Aurivela tergoleavigatus* Ea: *Epicrates alvarezi* Ec: *Erythrolamprus ceii* Hf: *Homonota fasciata* Lca: *Liolaemus capillitas* Lcu: *Liolaemus cuyanus* Mp: *Micrurus pyrrhocryptus* Ox: *Opipeuter xestus* Pb: *Philodryas baroni* Pva: *Philodryas varia* Pvi: *Phimophis vittatus* Pa: *Phymaturus antofagastensis* Pt: *Pseudotomodon trigonatus* Sr: *Stenocercus roseiventris*

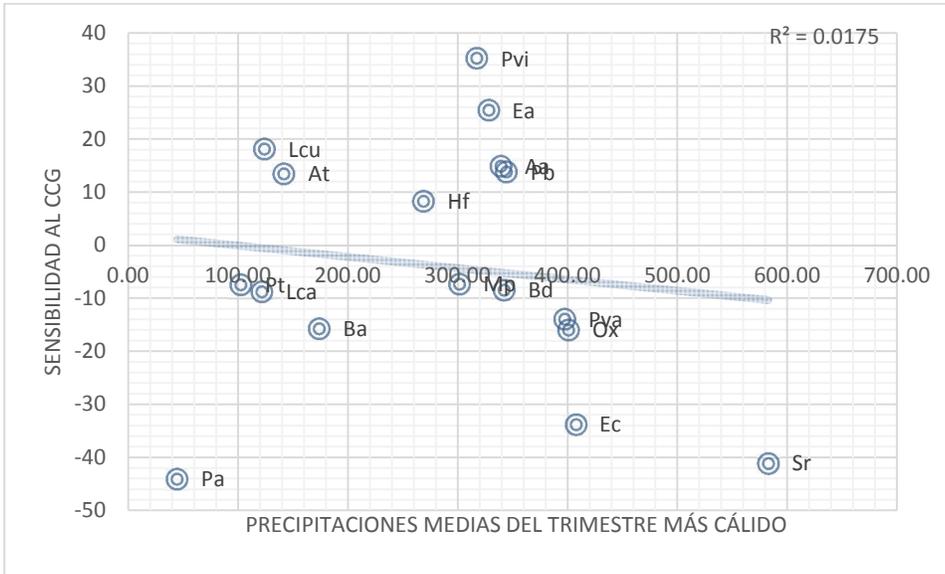


Figura 26: Regresión lineal simple entre la precipitaciones del trimestre más cálido promedio para cada especie y su exposición estimada al cambio climático. Ba: *Bothrops ammoditoydes* Bd: *Bothrops diporus* Aa: *Ameivula abalosi* At: *Aurivela tergoleavigatus* Ea: *Epicrates alvarezzi* Ec: *Erythrolamprus ceii* Hf: *Homonota fasciata* Lca: *Liolaemus capillitas* Lcu: *Liolaemus cuyanans* Mp: *Micrurus pyrrhocryptus* Ox: *Opipeuter xestus* Pb: *Philodryas baroni* Pva: *Philodryas varia* Pvi: *Phimophis vittatus* Pa: *Phymaturus antofagastensis* Pt: *Pseudotomodon trigonatus* Sr: *Stenocercus roseiventris*

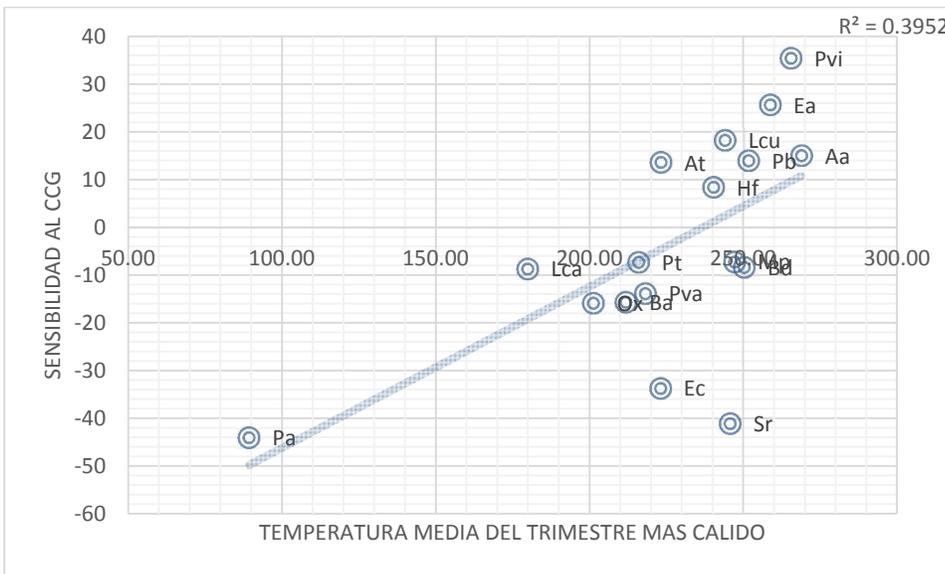


Figura 27 Regresión lineal simple entre las temperaturas medias del trimestre más cálido promedio para cada especie y su sensibilidad estimada al cambio climático. Ba: *Bothrops ammoditoydes* Bd: *Bothrops diporus* Aa: *Ameivula abalosi* At: *Aurivela tergoleavigatus* Ea: *Epicrates alvarezzi* Ec: *Erythrolamprus ceii* Hf: *Homonota fasciata* Lca: *Liolaemus capillitas* Lcu: *Liolaemus cuyanans* Mp: *Micrurus pyrrhocryptus* Ox: *Opipeuter xestus* Pb: *Philodryas baroni* Pva: *Philodryas varia*

Pvi: *Phimophis vittatus* Pa: *Phymaturus antofagastensis* Pt: *Pseudotomodon trigonatus* Sr: *Stenocercus roseiventris*

Relación entre las características geográficas de la distribución de las especies y su sensibilidad al cambio climático: Las variables geográficas que resultaron tener relación lineal significativa en relación a la sensibilidad de las especies al cambio climático fueron: las alturas máximas en la que se distribuyen las especies ($R^2= 0.68$; $P<0.001$) resultando más perjudicadas aquellas especies que alcanzan las mayores alturas y la distancia mínima entre la ocurrencia de la especie y la Cordillera de los Andes ($R^2=0.37$; $P=0.03$), resultando más perjudicadas aquellas especies cercanas a la cordillera. En tanto que la amplitud en el rango de distribución, del rango altitudinal y la latitud máxima alcanzada por las especies no resultaron significativas en relación a la sensibilidad al cambio climático de las mismas. La Tabla 5 muestra los valores de las variables geográficas calculadas para cada especie y los gráficos de las figuras 28 a 32 muestran los resultados de las regresiones entre la sensibilidad al cambio climático y cada una de estas variables.

Tabla5: Valores de las características geográficas de los rangos de distribución calculados para cada una de las especies seleccionadas. Alt: Altitudes máximas alcanzada [m]; Ralt: Rango altitudinal [m]; Rdist: Amplitud del rango de distribución [10000km²]; Cor: distancia a la Cordillera de los Andes [km]; Mlat: Máxima latitud alcanzada [grados]

Especie	Alt	Ralt	Rdist	Mlat	Cor
<i>Bothrops ammoditoydes</i>	3744	3735	107.51	-43.05	66.89
<i>Bothrops diporus</i>	1516	1488	206.58	-38.7	138.56
<i>Ameivula abalosi</i>	806	775	99.21	-29.54	304.99
<i>Aurivela tergoleavigatus</i>	2533	1795	7.69	-29.84	71.01
<i>Epicrates alvarezii</i>	1261	1184	76.73	-32	256.26
<i>Erythrolamprus ceii</i>	3822	3560	22.41	-28.26	100.41
<i>Homonota fasciata</i>	1957	1833	136.45	-39.77	72.34
<i>Liolaemus capillitas</i>	3473	1588	1.86	-28.81	101.07
<i>Liolaemus cuyanus</i>	1774	1460	23.08	-38.12	87.39
<i>Micrurus pyrrhocryptus</i>	2550	2522	149.14	-39.1	100.15

<i>Opipeuter xestus</i>	2927	2568	17.89	-23.78	70.45
<i>Philodryas baroni</i>	1681	1609	96.79	-31.98	192.89
<i>Philodryas varia</i>	3082	2355	15.65	-28.14	191.9
<i>Phimophis vittatus</i>	1217	1132	90.49	-33.11	211.51
<i>Phymaturus antofagastensis</i>	4697	704	0.07	-27.38	15.78
<i>Pseudotomodon trigonatus</i>	2374	2284	59.53	-43.99	51.78
<i>Stenocercus roseiventris</i>	2859	2713	55.99	-25.18	71.36

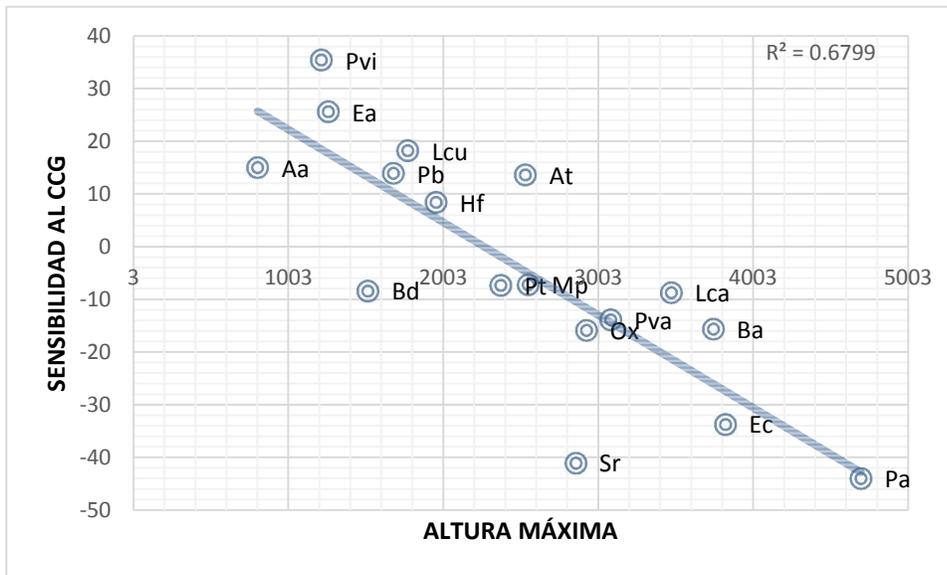


Figura 28: Regresión lineal simple entre la máxima altitud [m] alcanzada por cada especie y su sensibilidad estimada al cambio climático. Ba: *Bothrops ammoditoydes* Bd: *Bothrops diporus* Aa: *Ameivula abalosi* At: *Aurivela tergoleavigatus* Ea: *Epicrates alvarezii* Ec: *Erythrolamprus ceii* Hf: *Homonota fasciata* Lca: *Liolaemus capillitas* Lcu: *Liolaemus cuyanus* Mp: *Micrurus pyrrhocryptus* Ox: *Opipeuter xestus* Pb: *Philodryas baroni* Pva: *Philodryas varia* Pvi: *Phimophis vittatus* Pa: *Phymaturus antofagastensis* Pt: *Pseudotomodon trigonatus* Sr: *Stenocercus roseiventris*

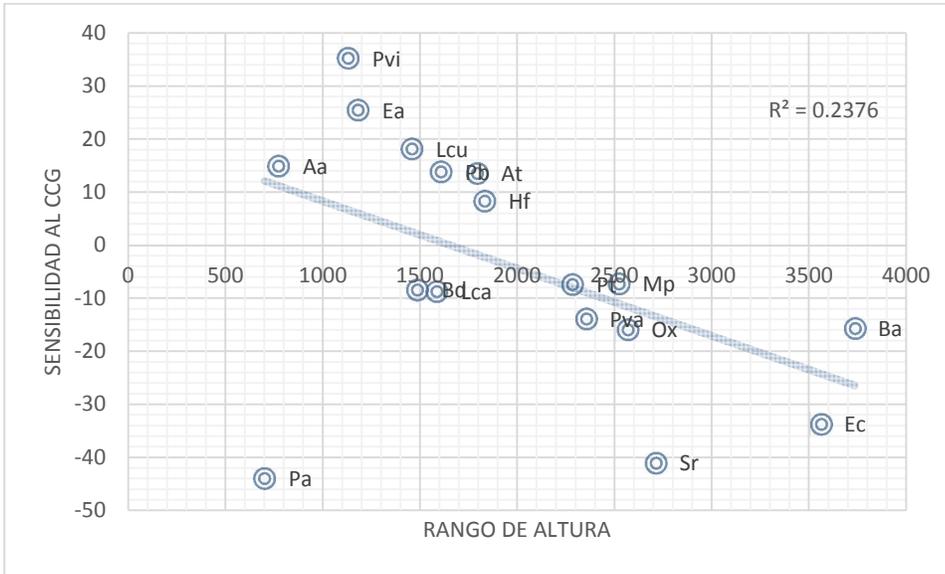


Figura 29: Regresión lineal simple entre el rango altitudinal ocupado por cada especie y su sensibilidad estimada al cambio climático. Ba: *Bothrops ammoditoydes* Bd: *Bothrops diporus* Aa: *Ameivula abalosi* At: *Aurivela tergoleavigatus* Ea: *Epicrates alvarezii* Ec: *Erythrolamprus ceii* Hf: *Homonota fasciata* Lca: *Liolaemus capillitas* Lcu: *Liolaemus cuyanus* Mp: *Micrurus pyrrhocryptus* Ox: *Opipeuter xestus* Pb: *Philodryas baroni* Pva: *Philodryas varia* Pvi: *Phimophis vittatus* Pa: *Phymaturus antofagastensis* Pt: *Pseudotomodon trigonatus* Sr: *Stenocercus roseiventris*

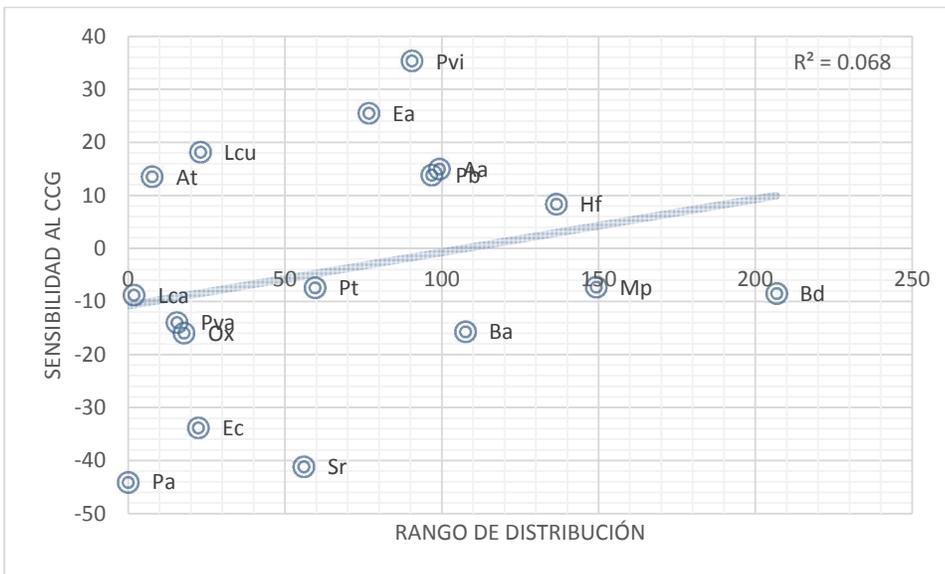


Figura 30: Regresión lineal simple entre el rango de distribución ocupado por cada especie y su sensibilidad estimada al cambio climático. Ba: *Bothrops ammoditoydes* Bd: *Bothrops diporus* Aa: *Ameivula abalosi* At: *Aurivela tergoleavigatus* Ea: *Epicrates alvarezii* Ec: *Erythrolamprus ceii* Hf: *Homonota fasciata* Lca: *Liolaemus capillitas* Lcu: *Liolaemus cuyanus* Mp: *Micrurus pyrrhocryptus* Ox: *Opipeuter xestus* Pb: *Philodryas*

baroni Pva: *Philodryas varia* Pvi: *Phimophis vittatus* Pa: *Phymaturus antofagastensis*
 Pt: *Pseudotomodon trigonatus* Sr: *Stenocercus roseiventris*

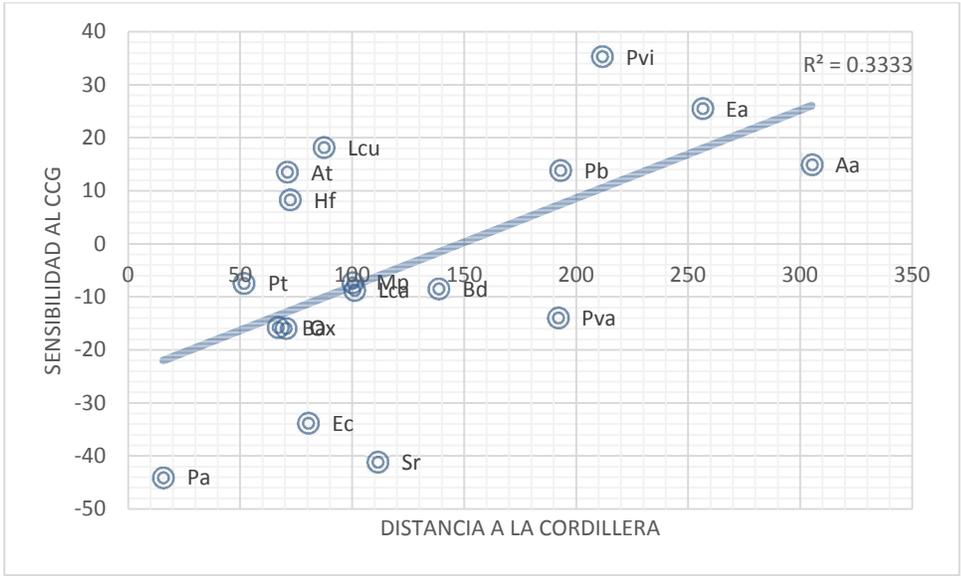


Figura 31: Regresión lineal simple entre la distancia a la Cordillera de los Andes [km] de cada especie y su sensibilidad estimada al cambio climático. Ba: *Bothrops ammoditoydes* Bd: *Bothrops diporus* Aa: *Ameivula abalosi* At: *Aurivela tergoleavigatus* Ea: *Epicrates alvarezzi* Ec: *Erythrolamprus ceii* Hf: *Homonota fasciata* Lca: *Liolaemus capillitas* Lcu: *Liolaemus cuyanus* Mp: *Micrurus pyrrhocryptus* Ox: *Opipeuter xestus* Pb: *Philodryas baroni* Pva: *Philodryas varia* Pvi: *Phimophis vittatus* Pa: *Phymaturus antofagastensis* Pt: *Pseudotomodon trigonatus* Sr: *Stenocercus roseiventris*

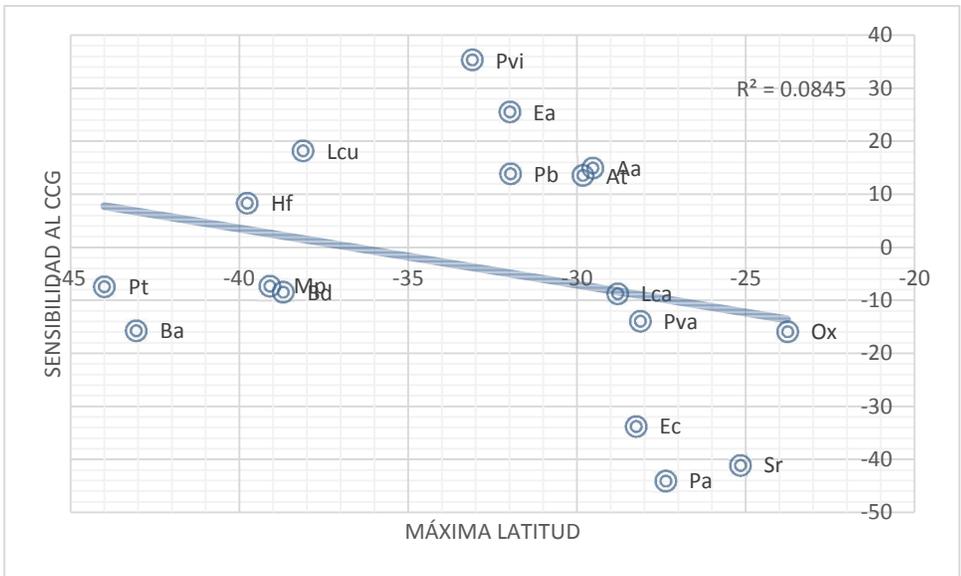


Figura 32: Regresión lineal simple entre la máxima latitud alcanzada [m] por cada especie y su sensibilidad estimada al cambio climático. Ba: *Bothrops*

ammoditoydes Bd: *Bothrops diporus* Aa: *Ameivula abalosi* At: *Aurivela tergoalevigatus*
 Ea: *Epicrates alvarezi* Ec: *Erythrolamprus ceii* Hf: *Homonota fasciata* Lca: *Liolaemus capillitas*
 Lcu: *Liolaemus cuyanus* Mp: *Micrurus pyrrhocryptus* Ox: *Opipeuter xestus*
 Pb: *Philodryas baroni* Pva: *Philodryas varia* Pvi: *Phimophis vittatus* Pa: *Phymaturus antofagastensis*
 Pt: *Pseudotomodon trigonatus* Sr: *Stenocercus roseiventris*

Relación entre la historia filogenética de las especies y su sensibilidad al cambio climático: La

Figura 33 muestra la reconstrucción filogenética para las especies implicadas en este estudio, mientras que la tabla 6 los resultados de los índices calculados. La señal filogenética de la sensibilidad al cambio climático no resultó significativa, lo cual indica que la sensibilidad al cambio climático no está explicada por la relación filogenética entre las especies. Así mismo, ninguna de las otras variables estudiadas mostró una señal filogenética significativa para alguno de los índices calculados, lo cual indica que los patrones de distribución no obedecen a un patrón filogenético.

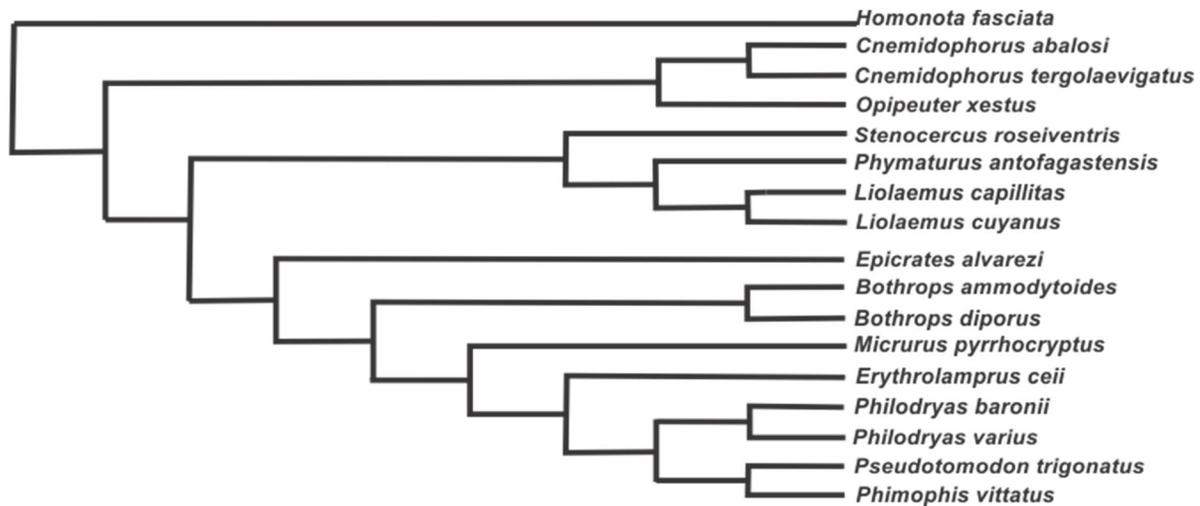


Figura 33: Reconstrucción filogenética de las especies implicadas en este estudio según Pyron et al. (2013)

Tabla 6: resultados de análisis de correlación filogenética para las variables implicadas en este estudio. Sensibilidad CCG: Sensibilidad de las especies al CCG; Cordillera: Distancia mínima a la Cordillera de los Andes; Altura Máxima: Altura máxima alcanzada; Rango alt: Rango altitudinal abarcado; Rango distr: rango de distribución abarcado Rdiurno medio: Rango diurno medio de temperaturas promedio; Posición: Posición en el espacio climático; Amplitud: Amplitud del nicho climático; Est Temp: Estacionalidad de las temperaturas promedio; Precipitaciones del trimestre más cálido promedio; Temperaturas: Temperaturas del trimestre más cálido promedio

Tratamiento	Untransf		OU 0.8		OU 0.2	
	K	P	K	P	K	P
Sensibilidad CCG	0.263	0.967	0.641	0.898	0.992	0.661
Cordillera	0.277	0.958	0.654	0.933	0.989	0.835
Altura máxima	0.322	0.884	0.728	0.632	0.998	0.381
Rango alt.	0.670	0.064	0.934	0.156	1.004	0.268
Rango distri	0.367	0.831	0.721	0.816	0.993	0.724
R. diurno medio	0.381	0.552	0.721	0.564	0.992	0.664
Posición	0.266	0.987	0.667	0.840	0.998	0.387
Amplitud	0.320	0.872	0.682	0.780	0.988	0.876
Estac. Temp	0.283	0.964	0.698	0.779	1.002	0.332
Precipitaciones	0.272	0.989	0.635	0.975	0.987	0.950
Temperatura	0.234	0.989	0.618	0.964	0.991	0.724

4. Discusión

Los resultados obtenidos en esta primera parte se ajustan a la hipótesis de trabajo planteada. En efecto, se ha puesto en evidencia que si bien para las especies seleccionadas la señal filogenética no explica la respuesta geográfica al CCG; dicha respuesta si muestra una relación lineal

significativa con las propiedades de los nichos climáticos, ciertos requerimientos climáticos específicos y características de los espacios geográficos que dichas especies ocupan.

Los modelos de distribución de especies, utilizados para la estimación de la sensibilidad de las especies al CCG en la presente tesis, han mostrado ser de utilidad para estudiar patrones similares en trabajos previos (ej. Thuiller et al. 2005; Araújo et al. 2006; Broennimann et al. 2006; Guisan et al. 2013; Bonino et al. 2014). Sin embargo, es importante destacar que si bien estos enfoques metodológicos son altamente extrapolables, no consideran factores que pueden resultar de gran importancia al momento de estimar la respuesta de las especies a condiciones climáticas cambiantes, como por ejemplo la fenología de las especies (y potenciales cambios adaptativos), patrones temporales de actividad reproductiva o plasticidad fisiológica de las especies. En sentido estricto, los modelos de la presente tesis permiten hacer una estimación de la exposición de las especies al cambio climático, la cual si bien tiene una gran relación con la sensibilidad diferencial al fenómeno, resulta solo una parte del problema (Dawson et al. 2011). Adicionalmente hay parámetros relativos a los modelos de distribución, como los umbrales de corte, que han sido fijados función de registros de ocurrencia actuales, razón por la cual (y sumamente relacionado a lo discutido al principio del párrafo), los modelos asumen que el nicho climático de las especies permanece estático a lo largo del tiempo, siendo ha sido probado que puede variar (ej. Galleger et al. 2010)

Existen en la literatura enfoques mecanísticos mucho más complejos y realistas para estimar la respuesta potencial de una determinada especie al CCG (ej. Kearney & Porter 2006, 2009; Kearney et al. 2009; Buckley et al. 2011, Ceia-Hasse et al. 2014), desgraciadamente estos métodos son mucho más específicos, y necesitan mucha información de base no disponible para

las especies implicadas en esta tesis. Asimismo, dicha información es sumamente costosa de obtener (en recursos y tiempo), para una especie individual. Todo esto sumado a la gran especificidad y baja extrapolabilidad y de estos modelos hace que los mismos no resulte acordes (ni alcanzables) para testear hipótesis como la planteada en este estudio (que implica comparaciones entre un gran número de especies).

Al igual que en estudios previos (Thuiller et al. 2005; Araújo et al. 2006), nuestro parámetro de sensibilidad ha sido los cambios en los espacios climáticamente habitables para las especies (más allá de la distribución real de las mismas); por ende, otra limitante relacionada a la capacidad del método para estimar la respuesta real de las especies al CCG radica en la posibilidad de las mismas, de ocupar los nuevos espacios climáticamente aptos a futuro. Esto se relaciona con los diversos factores especie-específicos para los cuales no existe información disponible para las especies implicadas, y si existiese, resultarían sumamente difíciles de incorporar en las predicciones, como la vagilidad de la especie, la capacidad de adaptarse a ambientes antropizados, o el grado de fragmentación de los ambientes que ocupan (Araújo et al. 2006, Hof et al. 2012).

Otra limitación no menor en relación al enfoque metodológico del presente capítulo radica en la incertidumbre asociada a los diferentes Modelos de Circulación Global en las proyecciones de los modelos. Existen numerosos modelos de circulación diferentes y válidos recopilados por la IPCC (IPCC, 2007, 2013). Es sabido que las proyecciones de modelos de distribución a diferentes Modelos de Circulación Global (manteniendo constante el resto de los parámetros) produce resultados que pueden variar de forma significativa (Diniz-Fihlo et al., 2009). Si bien las hipótesis de cambio en los sitios climáticamente habitables generadas en el presente capítulo

de la tesis son válidas, están generadas considerando un solo Modelo de Circulación Global (INM-CM3), razón por la cual la incertidumbre asociada a estas es alta.

En relación a las propiedades de los nichos climáticos de las especies y su respuesta al CCG; la posición de las especies en el espacio climático resultó fuertemente relacionada con la respuesta de las especies al CCG. Dicha relación había sido puesta en evidencia por autores previos (Swihart et al., 2003; Thuiller et al., 2005; Broennimann et al., 2006; Tingley et al 2012). En este trabajo las especies más marginales resultaron ser aquellas distribuidas en las regiones de la Puna y Andina (ej. *Phymaturus antofagastensis* o *Liolaemus capillitas*) o la región de las Yugas (ej. *Stenocercus roseiventris*, *Erithrolamprus ceii* u *Oppipeuter xestus*). Dichas regiones se caracterizan por poseer condiciones climáticas particulares y disimiles en relación a las condiciones promedio del continente (ie. marginales) (Minetti & Leiva 2005; Mendoza & Gonzales 2011). El hecho de que las especies climáticamente marginales habiten regiones altas podría estar indicando además que la altura alcanzada por las especies resulta un muy buen indicador de su marginalidad, lo cual podría tener importantes implicancias para la generación de políticas de conservación en relación al efecto potencial del CCG. Se retomará esta idea cuando discutamos la sensibilidad de las especies en relación a las características geográficas de sus rangos de distribución.

Si bien las dos especies más vulnerables al CCG fueron aquellas con menor amplitud de nicho climático, patrón que se correspondería con lo sugerido por autores previos (Thuiller et al., 2004b; 2005; Kotiaho et al., 2005; Broennimann et al., 2006; Boulangeat et al., 2012; Bonino et al., 2014), esta variable (amplitud del nicho climático) no mostró una relación lineal con la sensibilidad potencial de las especies al CCG. Esto puede deberse a que varias de las especies

con alta vulnerabilidad al CCG (que ocupan posiciones marginales en el espacio climático), habitan ambientes topográficamente irregulares, y gradientes altitudinales extensos (ej. *Opipeuter xestus* en la región de las Yugas), y por ende poseen un amplio nicho climático. Este patrón estaría indicando, que en el caso de este estudio, la posición en el espacio climático de las especies posee una importancia relativa mayor que la amplitud del mismo al momento de explicar la vulnerabilidad de las especies al CCG. Sin embargo aquellas especies con posiciones marginales y nichos climáticos pequeños (ej. *Phymaturus antofagastensis* o *Stenocercus roseiventris*) resultaron las especies más vulnerables, siendo esto indicio de que la amplitud del espacio climático resulta una variable importante en relación al fenómeno.

Relacionando las características geográficas de la distribución de las especies, con lo discutido anteriormente, es importante destacar que todas aquellas variables geográficas que resultaron estar significativamente relacionadas a la sensibilidad de las especies al CCG son indicadoras de la posición de las especies en el espacio climático; en tanto que aquellas variables indicadoras de la amplitud del nicho climático de las especies (i.e. la amplitud del rango de distribución y amplitud altitudinal) no mostraron ser buenas predictoras del fenómeno por si solas. Esto, evidencia nuevamente, como se demostró en contribuciones previas (Thuiller et al. Swihart et al., 2003; Thuiller et al., 2005; Broennimann et al., 2006; Tingley et al 2012) la marginalidad de las especies en el espacio climático es sumamente importante para comprender su respuesta potencial al CCG en este área.

Otra generalidad que resulta de interés, y ponen en evidencia los resultados, es que la importancia relativa de las características de la distribución geográfica de las especies al momento de explicar su respuesta potencial al CCG son altamente dependientes del contexto

geográfico. Así, mientras estudios previos mostraron que variables como la latitud que las especies ocupan o la amplitud del rango de distribución son sumamente importantes para explicar la respuesta de las mismas al CCG (ej. Broennimann et al. 2006; Bonino et al. 2014). En este estudio dichas variables por si solas no explicaron de forma significativa el fenómeno. Posiblemente, si existiesen barreras geográficas importantes que limiten el movimiento de las especies hacia el sur en nuestra área de estudio, producto de los movimientos Norte-Sur potencialmente inducidos por el CCG, la máxima latitud ocupada por las especies se tornaría altamente explicativa (ya que limitaría la migración de los nichos climáticos hacia el sur).

Según los resultados de este estudio, las especies que ocupan las mayores alturas, son las más vulnerables al efecto del CCG. Ante un calentamiento los nichos climáticos en zonas montañosas se elevan (y se achican, producto de características físicas estas zonas), lo cual genera grandes pérdidas de espacios habitables para las especies que habitan las zonas más elevadas. Este patrón fue descrito con anterioridad no solamente mediante modelos predictivos (ej. Thuiller et al. 2011), sino también a través de evidencia empírica (ej. Lenoir et al. 2008). En el presente estudio, como hemos mencionado con anterioridad, es claro que la altitud es un fuerte indicador de la posición que las especies ocupan en el espacio climático siendo las especie ‘de altura’ las marginales. Consideramos que este resultado, es sumamente relevante en términos de conservación en el área de estudio, ya que la altura máxima que las especies ocupan es una variable relativamente fácil de obtener (a partir de análisis de registros de colectas, o simplemente del conocimiento de expertos) y altamente explicativa de la respuesta al CCG, razón por la cual, podría ser útil para generar pautas para a la planeación sistemática de la conservación en el área de estudio.

La distancia de las especies a la barrera geográfica más importante del área (la Cordillera de los Andes) también resultó significativamente correlacionada con la respuesta al CCG. Este tipo de barreras resultan importantes en relación a la determinación de la distribución de las especies (Soberón & Peterson, 2005), así como también al momento de intentar determinar la repuesta potencial de las mismas al CCG (Broennimann et al. 2006; Baselga et al., 2012). Las especies más cercanas a la línea divisora de aguas resultaron las más vulnerables al CCG, dichas especies habitan zonas con grandes pendientes y climáticamente heterogéneas, razón por la cual el desplazamiento de sus nichos climáticos en el espacio geográfico está mucho más limitado que en otras regiones bajas y de mayor estabilidad climática como la región del Monte o el Chaco.

Ciertos requerimientos climáticos relacionados a variables específicas, mostraron estar significativamente relacionados a la vulnerabilidad potencial de las especies al CCG (Thuiller et al. 2005; Araújo et al. 2006). El hecho de que aquellas especies que ocupan las regiones de menor estacionalidad climática sean las más vulnerables al efecto del CCG, se halla en íntima relación con lo discutido en los párrafos anteriores, de hecho, las regiones climáticamente marginales (como las zonas altas de la Puna o Yungas) a pesar de poseer amplitudes térmicas diarias considerables, poseen menor estacionalidad anual (considerando temperaturas medias mensuales) que otras ecoregiones presentes en el área, como el Chaco o el Monte (Mendoza & Gonzales, 2011), lo cual hace que esta variable resulte un indicador indirecto de la marginalidad de las especies en el espacio climático. Por otra parte este patrón resulta interesante, ya que podría estar indicando que las especies adaptadas a menores rangos térmicos anuales serían más vulnerables al fenómeno (como pone en evidencia Bonino et al. 2014). No obstante, teniendo en cuenta la biología de las especies y las variaciones de temperatura totales en el área (no solo

variaciones entre temperaturas medias mensuales) esta afirmación es especulativa y debería ser puesta a prueba con métodos ecofisiológicos específicos.

El hecho de que las especies con las menores temperaturas en la estación cálida del año, sean las más vulnerables al CCG, parece un resultado poco concordante, puesto que lo esperable sería que ante el calentamiento sean las especies que habitan los climas más cálidos aquellas que se aproximen a temperaturas fisiológicamente críticas, no obstante este patrón depende del contexto geográfico, y en este caso en particular (teniendo en cuenta las latitudes de la zona de estudio), las especies de reptiles probablemente no habiten zonas con temperaturas cercanas a sus temperaturas críticas (ya que dichas temperaturas suelen ser mucho más elevadas en términos generales), razón por la que probablemente puedan tolerar los desplazamientos previstos para la temperatura en los próximos años (Hued et al. 2009; Gunderson et al. 2012). Relacionando el al patrón obtenido, con los patrones previos, también debemos mencionar que, de igual forma que ocurre con la estacionalidad, las bajas temperaturas resultan en la zona de estudio propias de las regiones de mayores altitudes en el área, regiones que ocupan las especies con posiciones climáticamente marginales.

Finalmente si bien los resultados de este estudio indicaron que para las especies estudiadas la señal filogenética, no es buena predictora de la sensibilidad al CCG, otros estudios han dado indicios del patrón contrario para otros grupos de ectotermos terrestres (Hof et al. 2010; Loyola et al. 2014). En ese sentido es importante recordar que las conclusiones sacadas en el presente capítulo derivan de un porcentaje relativamente bajo del total de las especies estudiadas (14%). Resultaría sumamente útil, explorar este patrón con mayor detalle y mayor número de especies en trabajos posteriores, ya que el grupo monofilético de reptiles más numeroso en el área de

estudio (*Liolaemidae*), tiene la mayor parte de sus especies (que habitan el NOA) en regiones altas y con distribuciones sumamente restringidas, lo cual podría indicar que este grupo monofilético, es en su mayoría altamente sensible al CCG, sugiriendo una posible señal filogenética en relación al fenómeno. No obstante, si bien este patrón podría especularse en relación al grupo (*Liolaemidae*) para las especies que habitan el NOA, difícilmente pueda hacerse para la totalidad del grupo, ya que a mayores latitudes el grupo posee numerosas especies que habitan llanuras y poseen distribuciones amplias, asimismo algunas especies del grupo han mostrado no estar tan expuestas al CCG (Bonino et al. 2014)

En el presente capítulo hemos explorado los patrones de respuesta de las especies de lagartos y serpientes del NOA al CCG en relación a variables individuales (considerando sus propiedades de nicho climático, sus requerimientos climáticos específicos, las características de sus rangos de distribución y sus historias filogenéticas). Si bien se encontraron patrones interesantes los cuales nos permiten validar nuestra hipótesis de trabajo, se consideró pertinente generar modelos, incluyendo simultáneas variables predictoras, con el objetivo de explicar el fenómeno con mayor precisión, lo cual se desarrollará en el próximo capítulo.

Capítulo 2 - Generando modelos para explicar la sensibilidad de las serpientes y lagartos del NOA al CCG

1. Marco teórico

Como detallamos en el capítulo anterior, independientemente de la heterogeneidad que existe en relación a la respuesta geográfica de los organismos al CCG (Bellard et al. 2012); a lo largo de estos últimos años han sido descritos varios patrones que nos permiten generar predicciones sobre la misma. Dichos patrones correlacionan la vulnerabilidad potencial de las especies al CCG con sus (a) propiedades de nicho climático, (b) requerimientos climáticos específicos, (c) características de su rango de distribución y (d) historias filogenéticas, a fin de comprender la respuesta potencial de las mismas, y así determinar que especies serían las más vulnerables al fenómeno (Swihart et al., 2003; Thuiller et al. 2004; Thuiller et al., 2005; Araújo et al. 2006; Broennimann et al., 2006; Lenoir et al. 2008; Tingley et al. 2012; Bonino et al. 2014). Sin embargo, y a pesar de que los patrones de respuesta hallados en ciertos casos han sido robustos (ej. Broennimann et al. 2006; Lenoir et al. 2008), no tenemos conocimiento de que múltiples variables hayan sido combinadas a fin de generar un modelo para explicar con mayor precisión este fenómeno.

En relación a este caso de estudio en particular, en el capítulo previo hemos demostrado que existen ciertas variables que pueden explicar significativamente la respuesta geográfica de las especies al CCG, como por ejemplo su posición en el espacio climático (i.e. la marginalidad climática), la altura máxima en la que habitan, o la distancia a la mayor barrera de dispersión. Por otra parte, como hemos discutido, nuestros resultados sugieren que existen otras variables que si bien no mostraron una relación lineal significativa con la respuesta geográfica de las especies al CCG, de estas puede deducirse información sumamente útil a fin de explicar el

fenómeno. Así, por ejemplo las especies más vulnerables al CCG poseen una amplitud de nicho más baja y un rango de distribución más acotado que el resto de las especies.

En función de lo expuesto, se supone que el patrón de respuesta geográfica de las especies al CCG, puede ser mejor explicado combinando variables predictoras en modelos, en lugar de hacerlo solo mediante variables individuales. Específicamente se cree que la mejor forma de explicar la vulnerabilidad potencial de las especies al CCG es a partir de la amplitud y marginalidad del nicho climático de las especies y/o variables indicadoras de estas en forma conjunta, y no a partir de variables individuales. Es así que en el presente capítulo se generaron modelos combinando (a) las propiedades de los nichos climáticos de las especies; (b) las características de los rangos de distribución de las especies (como indicadores de las propiedades del nicho climático de la especie).

Primero, generaremos modelos a partir de las propiedades de los nichos climático de las especies, a fin de entender si ambas variables en conjunto (amplitud y posición del nicho climático de las especies) explican el fenómeno, mejor que cualquiera de ellas individualmente. Posteriormente utilizamos como variables predictoras para generar los modelos las características generales de los rangos de distribución de las especies, entre las cuales podemos distinguir claramente aquellas que son indicadores de la posición de las especies en el espacio climático (altura máxima de distribución, máxima latitud de distribución y distancia a la Cordillera de los Andes), de aquellas que son indicadores de la amplitud del nicho climático de las especies (amplitud del rango de distribución y amplitud del rango altitudinal).

Cabe destacar que aportar evidencias a fin de comprender la respuesta geográfica de los organismos al CCG resulta un tema prioritario en términos de conservación de la biodiversidad, ya que entre otras cosas permite idear y generar políticas de conservación que para minimizar el impacto de este fenómeno sobre la biota (e.g. Araújo et al. 2011; Loyola et al. 2012b; Faleiro et al. 2013; Damien et al. 2013; Lemes & Loyola 2013; Ferro et al. 2014). Por esta razón la posibilidad determinar cuáles son las especies más vulnerables al fenómeno (así como indirectamente, las zonas en las cuales se prevé que el fenómeno genere las mayores consecuencias sobre la biota) mediante modelos extrapolables (i.e. generados a partir de un subset de especies) a partir de variables relacionadas a las características de la distribución de las especies, podría ser de suma utilidad para la planificación sistemática de la conservación.

2. Métodos

Especies seleccionadas y registros de ocurrencia: Los modelos realizados en el presente capítulo se generaron a partir de las mismas 17 especies y 1130 registros implicados en el capítulo anterior (pag. 18- 19).

Variables utilizadas: Las variables utilizadas para generar los modelos fueron:

- a) La sensibilidad potencial de las especies al CCG
- b) Las características de los nichos climáticos de las especies: amplitud y posición
- c) Las características generales de los rangos de distribución de las especies: amplitud del rango de distribución, amplitud del rango altitudinal, máxima altitud alcanzada por las especies, máxima latitud alcanzada por las especies y distancia a la Cordillera de los Andes.
- d) Las relaciones filogenéticas entre las especies implicadas.

Los métodos a partir de los cuales se estimaron todas las variables implicadas en los modelos se detallan en el Capítulo 1 (páginas 20 - 30)

Modelos estadísticos: para poner a prueba la hipótesis de esta sección se realizaron Modelos Generalizados Filogenéticos de Mínimos Cuadrados (PGLS). Dichos modelos incorporan el efecto de la señal filogenética entre las especies. Ha sido demostrado que la señal filogenética podría tener influencia en relación a la respuesta de las especies al CCG (Hof et al. 2011; Loyola et al. 2014), si bien en el capítulo anterior demostramos que en este caso de estudio en particular dicho efecto no es fuerte, consideramos pertinente considerar su efecto a la hora de generar los modelos. Por ello, estimamos la señal filogenética de los errores residuales usando el estadístico λ (señal filogenética de Pagel), simultáneamente con las regresiones obtenidas a partir de modelos de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS). Para esto utilizamos los paquetes de R (R Team, 2014) ‘caper’ (Comparative Analysis of Phylogenetics y Evolution in R; Orme, 2013) y ‘ape’ (Analysis of Phylogenetics y Evolution; Paradis et al., 2004).

Primero, a fin de comprender si las propiedades del nicho climático de las especies explican la sensibilidad al CCG de las mismas mejor en forma conjunta que individualmente, generamos los tres PGLS posibles utilizando la sensibilidad de las especies al CCG como variable respuesta y la posición y amplitud del nicho climático como variables predictoras (un modelo combinando ambas variables como predictoras, y dos con la cada variable como única predictoras). Posteriormente, a fin de entender si el patrón se repetía (y corroboraba) al utilizar las características generales del rango de distribución de las especies como variables predictoras (i.e. estudiar si la mejor forma de explicar la sensibilidad de las especies es a partir de la combinación de indicadores de la aptitud y posición del nicho climático de las especies), generamos todos los

modelos posibles combinando las 5 características generales del rango de distribución de las especies como variables predictoras, y utilizando la sensibilidad al CCG como variable respuesta.

En todos los casos se ajustó el poder de la señal filogenética usando el valor de máxima verosimilitud escalada al valor del parámetro λ (Pagel 1999) utilizando 'caper' (Orme, 2013). Para seleccionar el modelo de regresión que mejor explica el ajuste entre los modelos candidatos, utilizamos el criterio de información de Akaike (AIC). Utilizamos los pesos de los coeficientes de Akaike (W_i) como una medida del poder predictivo de cada modelo (Burnham & Anderson 2002).

3. Resultados

Los resultados de los PGLS se detallan en las Tabla 7 (considerando las propiedades de los nichos climáticos de las especies) y Tabla 8 (considerando las características de los rangos de distribución como variables predictoras). Para el primer sets de modelos, generados a partir de las propiedades de los nichos climáticos de las especies, el mejor de los modelos posibles fue el modelo en el cual se combinaron amplitud y marginalidad del como variables predictoras ($W_i=0.84$; $r^2_{ajustado}=0.73$). En relación a los modelos generados con las características de los rangos de distribución de las especies el modelo que mejor explica la variable respuesta incluye la amplitud del rango de distribución de las especies y la máxima altitud alcanzada por las especies (con un efecto significativo), también la latitud máxima alcanzada por las especies (aunque con un aporte no significativo al modelo). Este modelo presenta un valor de r^2 ajustado de 0.74 y un peso (considerando todos los modelos generados) $W_i=0.24$. También mostraron ser muy explicativos (teniendo un valor de AIC que difiere menos de 1 en relación al mejor de los

modelos) el modelo generado sólo a partir de la altura máxima alcanzada por las especies ($r^2_{ajustado} = 0.66$; $W_i = 0.2$); y el modelo generado a partir de la altura máxima y la amplitud del rango de distribución de las especies.

Tabla 7: Modelos Filogenéticos de Mínimos Cuadrados en los cuales se utilizaron las propiedades de los nichos climáticos de las especies como variables predictoras. Se indican sus correspondientes valores de ajuste y significancia ordenados según su peso (W_i). Sen: sensibilidad potencial al CCG, amp: amplitud del nicho climático, mar: marginalidad del nicho climático;

<i>Modelo</i>	<i>r2adj</i>	<i>AICc</i>	<i>Wi</i>	<i>predictor</i>	<i>Estimate</i>	<i>t value</i>	<i>Pr(> t)</i>
sen ~ amp + mar	0.732	136.714	0.872	(Intercept)	-10.735	-0.705	0.492
				amp	6.239	2.631	0.020
				mar	-45.294	-6.664	0.000
sen ~ amp	-0.043	158.007	0.000	(Intercept)	12.969	0.444	0.663
				amp	2.680	0.588	0.565
sen ~ mar	0.627	140.553	0.128	(Intercept)	-45.848	-5.305	0.000
				mar	-41.268	-5.277	0.000

Tabla 8: Modelos Filogenéticos de Mínimos Cuadrados en los cuales se utilizaron las características de las distribuciones de las especies como variables predictoras. Se indican sus correspondientes valores de ajuste y significancia ordenados según su peso (W_i). Sen: sensibilidad potencial al CCG, mlat: máxima latitud alcanzada por la especie, rdist: amplitud del rango de distribución, alt: altura máxima alcanzada por la especie, ralt: amplitud del rango altitudinal, cor: distancial a la Cordillera de los

<i>Modelo</i>	<i>r2adj</i>	<i>AICc</i>	<i>Wi</i>	<i>predictor</i>	<i>Estimate</i>	<i>t value</i>	<i>Pr(> t)</i>
sen ~ mlat + rdist + alt	0.735	138.766	0.230	(Intercept)	22.058	1.145	0.273
				mlat	-1.146	-1.956	0.072
				rdist	0.170	2.410	0.031
				alt	-0.021	-6.446	0.000
sen ~ alt	0.659	139.027	0.202	(Intercept)	39.920	4.750	0.000
				alt	-0.018	-5.645	0.000
sen ~ rdist + alt	0.682	139.663	0.147	(Intercept)	52.899	4.364	0.001
				rdist	0.092	-1.442	0.171
				alt	-0.020	-5.729	0.000

sen ~ alt + cor	0.649	141.295	0.065	(Intercept)	50.959	3.081	0.008
				alt	-0.020	-4.731	0.000
				cor	-0.044	-0.779	0.449
sen ~ ralt + alt	0.647	141.409	0.061	(Intercept)	43.009	4.489	0.001
				ralt	-0.003	-0.713	0.488
				alt	-0.016	-4.534	0.000
sen ~ mlat + alt	0.644	141.559	0.057	(Intercept)	27.287	1.230	0.239
				mlat	-0.346	-0.618	0.547
				alt	-0.017	-5.209	0.000
sen ~ cor + rdist + alt	0.685	141.678	0.054	(Intercept)	69.348	3.580	0.003
				cor	-0.059	-1.084	0.298
				rdist	-0.104	-1.614	0.131
				alt	-0.023	-5.123	0.000
sen ~ mlat + ralt + rdist + alt	0.724	142.237	0.041	(Intercept)	21.200	1.076	0.303
				mlat	-1.214	-2.001	0.068
				ralt	-0.003	-0.684	0.507
				rdist	-0.162	-2.216	0.047
				alt	-0.019	-4.954	0.000
sen ~ mlat + cor + rdist + alt	0.713	142.887	0.029	(Intercept)	22.146	0.606	0.556
				mlat	-1.145	-1.497	0.160
				cor	0.000	-0.003	0.998
				rdist	-0.170	-2.246	0.044
				alt	-0.021	-4.465	0.001
sen ~ ralt + rdist + alt	0.660	143.012	0.028	(Intercept)	53.405	4.230	0.001
				ralt	-0.001	-0.326	0.750
				ralt	-0.001	-0.326	0.750
				rdist	-0.085	-1.235	0.239
				rdist	-0.085	-1.235	0.239
				alt	-0.020	-4.471	0.001
				alt	-0.020	-4.471	0.001
				alt	-0.020	-4.471	0.001
sen ~ mlat + ralt + alt	0.641	143.947	0.017	(Intercept)	25.585	1.144	0.273
				mlat	-0.509	-0.864	0.403
				ralt	-0.004	-0.932	0.369
				alt	-0.015	-3.892	0.002
sen ~ ralt + cor + alt	0.636	144.158	0.016	(Intercept)	53.961	3.103	0.008
				ralt	-0.003	-0.697	0.498
				cor	-0.044	-0.760	0.461
				alt	-0.018	-4.017	0.001
sen ~ mlat + alt + cor	0.624	144.731	0.012	(Intercept)	43.719	1.083	0.299
				mlat	-0.141	-0.198	0.846
				alt	-0.019	-3.614	0.003
				cor	-0.036	-0.493	0.630
sen ~ cor + ralt + rdist + alt	0.661	145.701	0.007	(Intercept)	69.505	3.456	0.005

				cor	-0.058	-1.027	0.325
				ralt	-0.001	-0.263	0.797
				rdist	-0.098	-1.402	0.186
				alt	-0.023	-4.221	0.001
sen ~ mlat + ralt + rdist + alt + cor	0.699	147.155	0.003	(Intercept)	16.923	0.443	0.667
				mlat	-1.281	-1.584	0.142
				ralt	-0.003	-0.669	0.517
				rdist	-0.164	-2.103	0.059
				alt	-0.019	-3.368	0.006
				cor	0.009	0.133	0.897
sen ~ mlat + ralt + cor + alt	0.613	147.954	0.002	(Intercept)	35.597	0.844	0.415
				mlat	-0.373	-0.481	0.639
				ralt	-0.004	-0.807	0.436
				cor	-0.021	-0.284	0.781
				alt	-0.017	-2.645	0.021
sen ~ mlat + ralt + cor	0.435	151.643	0.000	(Intercept)	-56.252	-1.946	0.074
				mlat	-1.708	-2.400	0.032
				ralt	-0.011	-2.087	0.057
				cor	0.130	2.213	0.045
sen ~ mlat + cor	0.299	153.067	0.000	(Intercept)	-79.059	-2.654	0.019
				mlat	-1.622	-2.050	0.060
				cor	0.165	2.628	0.020
sen ~ mlat + ralt	0.277	153.591	0.000	(Intercept)	-20.154	-0.747	0.467
				mlat	-1.324	-1.697	0.112
				ralt	-0.014	-2.504	0.025
sen ~ ralt	0.187	153.782	0.000	(Intercept)	20.997	1.675	0.115
				ralt	-0.013	-2.162	0.047
sen ~ mlat + ralt + rdist + cor	0.440	154.258	0.000	(Intercept)	-77.847	-2.204	0.048
				mlat	-2.447	-2.454	0.030
				ralt	-0.011	-2.088	0.059
				rdist	-0.110	-1.054	0.313
				cor	0.166	2.453	0.030
sen ~ ralt + cor	0.243	154.389	0.000	(Intercept)	3.189	0.185	0.856
				ralt	-0.010	-1.685	0.114
				cor	0.096	1.451	0.169
sen ~ cor	0.150	154.540	0.000	(Intercept)	-20.976	-2.071	0.056
				cor	0.130	1.954	0.070
sen ~ ralt + rdist	0.198	155.357	0.000	(Intercept)	14.131	1.015	0.327
				ralt	-0.013	-2.144	0.050
				rdist	0.095	1.102	0.289
sen ~ mlat + rdist + cor	0.295	155.405	0.000	(Intercept)	-100.882	-2.680	0.019
				mlat	-2.372	-2.122	0.054
				rdist	-0.111	-0.953	0.358

				cor	0.201	2.738	0.017
sen ~ mlat, data	0.023	156.894	0.000	(Intercept)	-38.758	-1.286	0.218
				mlat	-1.058	-1.177	0.258
sen ~ rdist + cor	0.118	156.974	0.000	(Intercept)	-23.851	-2.140	0.050
				rdist	0.063	0.682	0.506
				cor	0.119	1.706	0.110
sen ~ mlat + ralt + rdist	0.223	157.044	0.000	(Intercept)	-18.312	-0.606	0.555
				mlat	-1.225	-1.205	0.250
				ralt	-0.014	-2.369	0.034
				rdist	0.000	0.161	0.874
sen ~ rdist	0.006	157.196	0.000	(Intercept)	-10.743	-1.253	0.229
				rdist	0.100	1.047	0.312
	-						
sen ~ mlat + rdist	0.033	159.660	0.000	(Intercept)	-32.618	-0.956	0.356
				mlat	-0.763	-0.663	0.518
				rdist	0.052	0.430	0.674

4. **Discusión**

Tanto nuestros resultados del capítulo anterior, como varios autores previos (Swihart et al., 2003; Thuiller et al. 2004; Thuiller et al., 2005; Araújo et al. 2006; Broennimann et al., 2006; Lenoir et al. 2008; Tingley et al 2012; Bonino et al. 2014), han demostrado que la sensibilidad de las especies al CCG se encuentra relacionada a la posición y amplitud de los nichos climáticos de las especies (y/o indicadores de estos como por ejemplo las alturas a las que las especies habitan). De acuerdo a esta afirmación, y aportando más información a fin de comprender el fenómeno, los resultados de este capítulo ponen en evidencia que la sensibilidad al CCG puede ser mejor explicada combinando ambas propiedades de nicho, que a partir cualquiera de ellas de forma individual.

En efecto, en relación al primero de los grupos de modelos (generados a partir de las propiedades de los nichos climáticos de las especies), el más explicativo ($W_i=0.83$) fue el que combinó ambas variables, independientemente de que la amplitud del nicho no mostró tener un efecto significativo por sí sola. Esto es una evidencia firme de que, a pesar de que la marginalidad de las especies en el espacio climático (o indicadores de esta) es en este estudio la variable más

importante al momento de explicar la sensibilidad de las especies, la amplitud del nicho también aporta información muy valiosa y es útil para explicar con precisión el fenómeno (Thuiller et al. 2005; Broennimann et al. 2006; Boulangéat et al. 2012). Está cuestión la evidenciaban ciertos patrones discutidos en el capítulo anterior, como por ejemplo que las especies de mayor vulnerabilidad al CCG fueron las de menores amplitudes de nicho (las cuales poseen a su vez posiciones de nicho marginales).

En relación a los modelos generados a partir de las características de los rangos de distribución de las especies, los resultados hallados también apoyan un patrón idéntico. El mejor de los modelos, tiene como variables (con aporte significativo) a un indicador de la posición de las especies en el espacio climático (la altura máxima alcanzada por las especies) y una variable indicadora de la amplitud del nicho climático de las especies (la amplitud del rango de distribución de las especies). Es interesante destacar que si bien existían variables mucho más explicativas por sí solas que la amplitud del rango de distribución de las especies (considerando los valores de AIC y W_i de los modelos con dichas variables como predictoras), el mejor de los modelos no incluyó a las variables más explicativas individualmente (por ej., no incluyó la distancia a la Cordillera de los Andes, que mostró tener una relación lineal significativa) sino que incluyó un indicador de la posición y uno de la amplitud del nicho climático de las especies, más allá de sus pesos individuales.

La interpretación de nuestro mejor modelo (en relación a los modelos generados a partir de las características de los rangos de distribución) es clara y sencilla, lo cual le confiere un gran valor agregado en términos de conservación: “las especies que alcanzan las mayores alturas y poseen los rangos de distribución más acotados son las más vulnerables al efecto del CCG”. Ambas

variables ya han sido mencionadas como de gran importancia en relación al fenómeno con anterioridad (ej. Lenoir et al. 2008; Bonino et al. 2014). Cabe destacar que el efecto individual de la altura máxima alcanzada por las especies es extremadamente importante, esto lo destacamos en el capítulo anterior y reafirmamos con los resultados del presente capítulo, los cuales señalan a la altura máxima alcanzada por la especie (individualmente) como el segundo mejor modelo, incluso con un valor de W_i similar (Ver Tabla 8).

¿Qué se puede inferir del mejor modelo obtenido en relación a la conservación de la biodiversidad en área de estudio?. En primer lugar debemos resaltar que existe un elevado número de especies de reptiles que habitan las zonas altas del NOA, y que muchas de esas especies son endémicas del área y poseen distribución restringida, por lo cual se espera que la exposición al CCG sea severa en una porción considerable de la diversidad de reptiles del área. Entre estas especies (de zonas altas y distribución restringida) podemos destacar un gran número de especies pertenecientes a la familia Liolaemidae (se ampliarán detalles sobre sus distribuciones e importancia en la planificación regional en la segunda parte de la tesis). No obstante en este punto es importante señalar que estos patrones hallados en el presente capítulo, han sido calculados a partir de un número reducido de especies en relación al total de las especies presentes en el área de estudio (14%), razón por la cual resultaría sumamente útil reforzarlo mediante la adición de un número mayor de especies.

Llamativamente la gran mayoría parte de las especies de altura con distribuciones restringidas (i.e. las más expuestas al efecto del CCG) son especies vivíparas (ejs. *Liolaemus albiceps*, *L. capillitas*, *L. cazaniae*, *L. calchaquí*, *L. crepuscularis*, *L. dorbignyi*, *L. griseus*, *L. huacahuasicus*, *L. irregularis*, *L. lavillai*, *L. multicolor*, *L. nigriceps*, *L. orientalis*, *L. orko*, *L. pagaburoi*, *L.*

poecilochromus, *L. porosus*, *L. pulcherrimus*, *L. puna*, *L. puritanensis*, *L. scrocchii*, *L. tulkas*, *L. vulcanus*, *Bothrops ammoditoydes* o *Phymaturus antofagastensis*). Este patrón concuerda con modelos recientes que señalan que las especies vivíparas de reptiles ectotermos terrestres, serían altamente vulnerables al CCG producto de cambios significativos en sus temperaturas corporales; de hecho se las señala con un riesgo de extinción dos veces mayor que a las especies ovíparas (Sinervo et al. 2010). Afortunadamente, las especies vivíparas se hallan fisiológicamente mejor adaptadas a soportar la exposición al CCG. Esto se debe a que el huevo podría resultar particularmente vulnerable a cambios significativos en las temperaturas y humedades del ambiente, dado que no existe posibilidad de termorregulación, en cambio las especies vivíparas pueden garantizar el éxito de la camada evadiendo temperaturas extremas comportamentalmente (Shine, 1985). No obstante, esto resulta especulativo y como se discutió en el capítulo anterior deberían realizarse modelos más complejos, considerando otros aspectos (ej. fenológicos, bioecológicos, historia de vida) y un mayor número de especies para poner a prueba estos supuestos

Haciendo referencia al espacio geográfico del NOA, según nuestros modelos las zonas altas de la Puna, Yungas, y Andina es donde el CCG tendrá los mayores efectos deletéreos sobre las especies de reptiles (i.e. donde se encuentran las especies más vulnerables al efecto del CCG). Estas zonas (fundamentalmente las regiones altas de la Puna) son las áreas con el mayor número de especies de distribución restringida en el NOA. Si bien estas zonas no se encuentran amenazadas por actividades antrópicas intensivas para la producción de alimentos (señaladas como la principal amenaza para reptiles; Gibbons et al. 2000), en muchas de estas se realiza una actividad minera relativamente intensiva (ver Fig 33 Capítulo 3), lo cual podría poner en riesgo

la subsistencia de varios endemismos. Asimismo, la región de las Yungas es la zona con mayor biodiversidad del área, y la región de la Puna la zona con mayor diversidad de reptiles del área (Brown et al. 2005; Morrone et al. 2006; Cei 1993; Abdala et al. 2012; Giraudo et al. 2012), razón por la cual el efecto del CCG podría resultar severo para la conservación de reptiles del NOA. La actividad minera debería realizarse de forma compatible con la conservación del grupo (y de la biodiversidad del área en términos generales), considerando compatibilizar la extracción con la subsistencia de poblaciones de especies de distribución restringida y endémicas del área.

Segunda Parte - El cambio climático y las áreas prioritarias de conservación para los lagartos y serpientes del NOA

Capítulo 3 - Evaluando el efecto del cambio climático sobre las áreas prioritarias de conservación para los lagartos y serpientes del Noroeste Argentino.

1. Marco teórico

En la primera parte de esta tesis se analizaron los patrones de respuesta de los lagartos y serpientes del NOA al CCG. Así, se estimaron las características de los nichos climáticos de las especies y diferentes variables relacionadas a estas, a fines de hallar patrones de respuesta que permitan explicar en esta región cuáles serán las especies más vulnerables al fenómeno. Luego se generaron modelos (PGLS) generando modelos que combinan variables y modelos de variables predictoras utilizadas individualmente con el objetivo de explicar el fenómeno con mayor solidez. Como conclusión de la primera parte, se destaca que aquellas especies que habitan las zonas de mayor altura, y poseen distribuciones restringidas serían las especies más afectadas negativamente producto del CCG. En este capítulo, se corroboraron y ampliaron los patrones hallados, pero en lugar de focalizar en las especies, se puso el foco en las prioridades geográficas para la conservación de los lagartos y serpientes del NOA en su conjunto. Mediante la aplicación de metodologías recientes y específicas de Planificación Sistemática de la Conservación, se estimaron las zonas prioritarias de conservación y luego se cuantificaron los cambios en las mismas como producto del CCG.

Los disturbios que el ser humano produce sobre los ecosistemas, mencionados en la introducción de esta tesis, se han sumado a la probada ineficiencia e insuficiencia del actual sistema de áreas protegidas a escala global (Rodrigues et al, 2004a;b; Le Saout et al. 2013; Venter et al. 2014). Esto, ha generado la necesidad de buscar maximizar el rendimiento de los (a veces escasos) recursos destinados a la conservación (Margules & Pressey 2000; Pressey et al. 2002; Margules & Sarkar 2007). Con esta meta, la comunidad científica ha trabajado en generar protocolos y técnicas específicas que nos permitan determinar y mapear las zonas con un alto valor en

conservación en un área determinada: Los Protocolos de Planeación Sistemática para la Conservación (Kelley et al. 2002; Moffett et al. 2005; Ciarleglio et al. 2008; 2009, Moilanen et al. 2009; Hodgson et al. 2011).

Los protocolos de Planeación Sistemática para la Conservación, buscan maximizar los recursos destinados a conservación determinando zonas eficientes para invertirlos (Margules & Pressey, 2000; Moilanen et al. 2009; Sarkar & Illoldi-Rangel 2010). Estos se basan en la distribución geográfica y el valor de conservación de las especies, incorporando también muchas otras variables que hacen posible que los escenarios de conservación resultantes sean tan realistas y eficientes como sea posible. Dichas variables están principalmente relacionadas con los disturbios y usos producidos por el hombre sobre los hábitats naturales, como el valor de la tierra o actividades cuantificables que permitan identificar un potencial conflicto entre la conservación de la biodiversidad y el uso de la misma (ej. potencialidad agrícola, minera, etc). Estas variables contextualizan y compatibilizan las prioridades geográficas de conservación con los intereses y necesidades de nuestra especie (Margules & Sarkar, 2007; Moilanen, 2009). En función de estas metodologías y protocolos, se han estudiado y determinado las prioridades geográficas de conservación para muchos taxones en diversos sitios (ej. Kremen et al. 2008; Illoldi-Rangel et al. 2008; 2012; Fuller et al. 2008; 2010; Urbina & Flores-Villela 2010; Pous et al. 2010, Nori et al. 2013); y así se han propuesto eficientes cambios en los sistemas de áreas protegidas, para alcanzar metas de conservación concretas.

Asimismo, basados en estas metodologías y protocolos, muchos autores se han dedicado a estudiar el efecto de los disturbios antrópicos más significativos sobre las prioridades geográficas para la conservación (ej. Moilanen et al. 2005; Fuller et al, 2008; Faleiro et al. 2013; Nori et al.

2013), a fin de evaluar los cambios y disturbios producidos por los mismos sobre las áreas prioritarias, y plantear escenarios de conservación que minimicen los daños (ej. Loyola et al. 2012; Lemes & Loyola 2013). Uno de los disturbios antrópicos más estudiados en este contexto, es el efecto de los usos intensivos de la tierra para la producción de alimentos y combustibles “ecológicos”; gracias a esto, hoy sabemos que los costos de resignar áreas de conservación específicas, en lugares con aptitud para estos usos, son altísimos (ej. Fuller et al. 2008; Dobrovolski et al. 2011; Nori et al. 2013).

Otro de los disturbios antrópicos que se sabe que genera importantes cambios y problemas sobre la planeación de la conservación es el efecto del CCG sobre los patrones de distribución de las especies (Araújo & Rahbek 2007; Lemes et al. 2013; Lemes & Loyola 2013; Ferro et al. 2014). El efecto de este fenómeno sobre la conservación y su planeación es complejo y posee varias aristas. Se cree por ejemplo, que producto del CCG, la eficiencia de muchas áreas protegidas en diversos sitios podría disminuir, debido a que muchas especies perderían la capacidad de habitarlas (Lemes et al. 2013; Ferro et al. 2014); o determinadas invasiones biológicas en zonas de alto valor en conservación y nuevas áreas protegidas podrían verse facilitadas (Ficetolla et al. 2007; Nori et al. 2011; Loyola et al. 2011). Asimismo, se sabe que el CCG mediante desplazamientos directos de la distribución de las especies genera pérdidas significativas sobre la eficiencia para representar la biodiversidad de regiones de alto valor en términos de conservación (Loyola et al. 2012; Faleiro et al. 2013). Producto de esto, en los últimos años se han propuesto algunos escenarios de conservación en los que se consideró el efecto del CCG en el cálculo de las áreas de conservación prioritarias (Loyola et al. 2012b; Faleiro et al. 2013).

En este capítulo se determinarán las zonas prioritarias de conservación para lagartos y serpientes del NOA y se analizará el efecto del CCG sobre las mismas. En función de los resultados obtenidos en la primera parte de esta tesis, esperamos que las zonas de mayor prioridad de conservación en el área, se encuentren en las regiones altas y diversas del NOA (ecorregiones de Yungas y Puna) zonas con alta riqueza de especies (en relación a su herpetofauna) y con un gran número de especies endémicas (o solo compartidas marginalmente con otras regiones). Asimismo esperamos que sean estas mismas áreas en donde el CCG tenga los efectos más severos sobre las áreas prioritarias para la conservación, ya que dichas zonas están habitadas por un gran número de especies de distribución restringida que alcanzan sitios muy elevados: las de mayor vulnerabilidad al efecto del CCG según los resultados previos de esta tesis.

En función de lo expuesto, el objetivo específico propuesto para este capítulo es:

“Determinar las áreas prioritarias de conservación para las especies de lagartos y serpientes del NOA y estimar los cambios producidos en las mismas, producto del cambio climático”

2. Materiales y Métodos

Especies seleccionadas: Para el cálculo de áreas prioritarias se incluyeron 89 especies de reptiles presentes en el NOA, este número corresponde al 68% del total de las especies presentes (Ver Tabla 8). Estas representan el 80% del total de las especies del NOA que se encuentran bajo alguna categoría de amenaza (o insuficientemente conocida) (Giraudó et al. 2012; Abdala et al. 2012). Dichas especies bajo amenaza poseen un valor agregado en términos de conservación ya que en general se les otorga un mayor ‘valor’ al momento de calcular zonas prioritarias (Ej. Urbina-Cardona & Flores-Villela 2010, Nori et al. 2013).

Se utilizaron un total de 2265 registros de ocurrencia, provenientes principalmente de las colecciones herpetológicas de la Fundación Miguel Lillo (FML) y Universidad Nacional de Salta (UNSa). Se utilizaron además registros provenientes de la colección herpetológica del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), de bibliografía y en casos excepcionales observaciones de especialistas en las especies implicadas en esta sección, o ejemplares colectados en campañas recientes pero aún no ingresados en las colecciones respectivas (fundamentalmente campañas 2013 de colecta de FML). Todos los registros utilizados corresponden al período comprendido entre los años 1975 y 2013. En el caso de los registros provenientes de colecciones, dichas colecciones fueron visitadas y los ejemplares revisados con el asesoramiento de taxónomos especialistas.

Criterio utilizado para seleccionar a las especies: Para que el cálculo de las áreas prioritarias para serpientes y lagartos del NOA sea lo más realista (y útil) posible, se requiere incluir información sobre la distribución del mayor número posible de especies que habitan la región (Margules & Sarkar 2007). Es así que a diferencia de los análisis realizados en la primera parte de la tesis (en los cuales se trabajó con un subset de especies a fin de realizar modelos extrapolables), en esta segunda parte de la tesis se trabajó con aquellas especies, que en función de los datos recopilados, las herramientas utilizadas para realizar las estimaciones de sus espacios habitables (y proyecciones futuras), nos permitían realizar estimaciones precisas en función de los siguientes criterios:

- (a) Sólo se consideraron aquellas especies en las cuales al menos uno de los modelos realizados para la misma obtuvo un buen ajuste con el subset de datos de ‘testeo’ ($TSS > 0.7$). Este

criterio también fue utilizado por Pawar et al. (2007), de Pous et al. (2010); Illoldi Rangel et al. (2008 & 2012) y Nori et al. (2013).

- (b) Sólo se consideraron aquellas especies para las cuales se contaba con al menos 6 registros de ocurrencia en el área de estudio. Se fijó dicho valor atendiendo a que en el NOA existe un gran número de micro-endemismos, muchos de ellos recientemente descritos, para los cuales las localidades en los que han sido registrados son escasas.
- (c) Se descartaron aquellas especies que en relación a su área de distribución total resultan marginales en el NOA y son predominantes de ecorregiones no representadas en el área de estudio (ver Thuiller et al. 2004^b). Por ejemplo, existen especies presentes marginalmente en la región de la Yungas, las cuales poseen la mayor parte de su distribución en la Selva Paranaense (región no representada en el área de estudio). En estos casos estas especies no se incluyeron.
- (d) Se consideró la opinión de expertos en los diferentes grupos taxonómicos a fin de descartar estimaciones espurias mediante la edición de los mapas de distribución o cambios en los umbrales para generar las proyecciones binarias (como sugieren Pawar 2007, Urbina Cardona & Flores Vilella 2010; Nori et al. 2013).

Tabla 9: Especies presentes en el NOA que fueron incluidas en los análisis de priorización de áreas, señalando su estado de conservación según la Asociación Herpetológica Argentina (Giraud et al. 2012; Abdala et al. 2012). NA: No amenazada; IC: insuficientemente conocida; VU: vulnerable; AM: amenazada; (IC): especies aún no categorizadas que para los análisis se han considerado como insuficientemente conocidas en base a la opinión de los expertos (Cristian Abdala *pers. com.*)

Genero	especie	Status
<i>Boa</i>	<i>constrictor</i>	AM
<i>Boiruna</i>	<i>maculata</i>	NA

<i>Bothrops</i>	<i>ammodytoides</i>	NA
<i>Bothrops</i>	<i>diporus</i>	NA
<i>Cercosaura</i>	<i>parkeri</i>	NA
<i>Ameivula</i>	<i>abalosi</i>	NA
<i>Contomastix</i>	<i>lecahaei</i>	IC
<i>Cnemidophorus</i>	<i>longicauda</i>	NA
<i>Aurivela</i>	<i>tergolaevigatus</i>	NA
<i>Crotalus</i>	<i>durissus</i>	NA
<i>Epicrates</i>	<i>alvarezi</i>	AM
<i>Epictia</i>	<i>albipuncta</i>	NA
<i>Epictia</i>	<i>striatula</i>	AM
<i>Erythrolamprus</i>	<i>ceii</i>	NA
<i>Erythrolamprus</i>	<i>guentheri</i>	NA
<i>Homonota</i>	<i>fasciata</i>	NA
<i>Homonota</i>	<i>underwoodi</i>	NA
<i>Kentropyx</i>	<i>lagartija</i>	IC
<i>Leiosaurus</i>	<i>catamarsensis</i>	NA
<i>Leptodeira</i>	<i>annulata</i>	NA
<i>Leptophis</i>	<i>ahaetulla</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>abucan</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>albiceps</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>bitaeniatus</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>capillitas</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>cazianiae</i>	VU
<i>Liolaemus</i>	<i>chacoensis</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>chaltin</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>calchaqui</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>crepuscularis</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>cuyanus</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>dorbignyi</i>	VU
<i>Liolaemus</i>	<i>espinozai</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>griseus</i>	IC
<i>Liolaemus</i>	<i>huacahuasicus</i>	VU
<i>Liolaemus</i>	<i>irregularis</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>koslowskyi</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>lavillai</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>multicolor</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>nigriceps</i>	IC
<i>Liolaemus</i>	<i>orientalis</i>	VU
<i>Liolaemus</i>	<i>orko</i>	VU
<i>Liolaemus</i>	<i>ornatus</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>pacha</i>	(IC)
<i>Liolaemus</i>	<i>pagaburoi</i>	NA

<i>Liolaemus</i>	<i>pipanaco</i>	(IC)
<i>Liolaemus</i>	<i>poecilochromus</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>porosus</i>	(IC)
<i>Liolaemus</i>	<i>pulcherrimus</i>	VU
<i>Liolaemus</i>	<i>puna</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>puritanensis</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>quilmes</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>ramirezae</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>robertmertensi</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>salinicola</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>scapularis</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>scrocchii</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>tulkas</i>	NA
<i>Liolaemus</i>	<i>vulcanus</i>	NA
<i>Mabuya</i>	<i>dorsivittata</i>	NA
<i>Mabuya</i>	<i>frenata</i>	NA
<i>Mastigodryas</i>	<i>bifossatus</i>	NA
<i>Micrurus</i>	<i>pyrrhocryptus</i>	NA
<i>Ophiodes</i>	<i>intermedius</i>	NA
<i>Opieuter</i>	<i>xestus</i>	IC
<i>Oxyrhopus</i>	<i>rhombifer</i>	NA
<i>Paraphimophis</i>	<i>rustica</i>	NA
<i>Phalotris</i>	<i>sansebastiani</i>	IC
<i>Philodryas</i>	<i>aestiva</i>	NA
<i>Philodryas</i>	<i>baroni</i>	NA
<i>Philodryas</i>	<i>mattogrossensis</i>	NA
<i>Philodryas</i>	<i>olfersii</i>	NA
<i>Philodryas</i>	<i>trilineata</i>	NA
<i>Philodryas</i>	<i>varia</i>	NA
<i>Phimophis</i>	<i>vittatus</i>	IC
<i>Phymaturus</i>	<i>antofagastensis</i>	VU
<i>Phynaturus</i>	<i>laurenti</i>	VU
<i>Pseudotomodon</i>	<i>trigonatus</i>	IC
<i>Sibynomorphus</i>	<i>lavillai</i>	NA
<i>Sibynomorphus</i>	<i>turgidus</i>	NA
<i>Stenocercus</i>	<i>caducus</i>	IC
<i>Stenocercus</i>	<i>doellojuradoi</i>	VU
<i>Stenocercus</i>	<i>roseiventris</i>	IC
<i>Tachymenis</i>	<i>peruviana</i>	NA
<i>Taeniophallus</i>	<i>occipitalis</i>	NA
<i>Tropidurus</i>	<i>etheridgei</i>	NA
<i>Xenodon</i>	<i>pulcher</i>	NA
<i>Xenodon</i>	<i>semicinctus</i>	NA

Variables climáticas y escenarios utilizados: En relación a las variables climáticas utilizadas, se consideraron 19 variables bioclimáticas obtenidas de Worldclim (<http://www.worldclim.org>). Estas son variables de alto significado biológico derivadas de las temperaturas y precipitaciones medias mensuales y representan tendencias anuales, estacionales y también factores ambientales extremos o limitantes (Hijamns et al. 2005). Como variables topográficas se consideraron la elevación y la pendiente obtenidas del Earth Resources Observation and Science center (EROS) (disponibles en: <http://eros.usgs.gov>). En relación los escenarios climáticos, se utilizaron además del actual, tres modelos de circulación diferentes INMCM4, CCSM4 y GFDL-CM3: estos son diferentes modelos cuantitativos implementados para el estudio de la dinámica del sistema meteorológico y climático para las proyecciones del clima futuro (detalles en www.ipcc-data.org/guidelines/pages/gcm_guide.html). Asimismo se seleccionó el RCP 45: estas son las vías representativas de concentración; un parámetro que define la concentración de gases de efecto invernadero de cada hipótesis climática, se seleccionó un valor de 45 a fin de no trabajar con hipótesis climáticas extremas, de hecho este valor corresponde a un cambio en las concentraciones de gases de efecto invernadero ‘intermedio’. Como se mencionó anteriormente, todas estas variables se seleccionaron para el año 2050.

Las variables para escenarios futuros se obtuvieron de WorldClim y fueron recopiladas por el Panel Intergubernamental de Cambio Climático en el quinto informe de evaluación (<https://www.ipcc.ch/report/ar5/>). Debido a que algunas de las variables bioclimáticas poseen altas correlaciones y esto puede afectar negativamente la performance de los modelos (Heikkinen et al. 2006), se calculó la correlación entre las variables utilizadas en el área de estudio de esta

parte de la tesis (NOA) mediante un análisis de correlación de Pearson y se utilizaron solo variables con correlaciones menores a 0.75. Entre las variables que mostraron alta correlación se seleccionaron las que consideramos más adecuadas en función de la biología de las especies implicadas.

Dado el gran número de especies y la necesidad de unificar un criterio biológico para la selección de variables, se utilizó como tal (al igual que en la primera parte de la tesis), el hecho de que todas las especies implicadas son ectotermos, de actividad estacional (generalmente mayor actividad en periodos de temperaturas elevadas), y con necesidad de termoregular exponiéndose a fuentes de calor. De este modo, las variables seleccionadas fueron las siguientes: temperatura media del trimestre más cálido, precipitación media del trimestre más cálido, rango de diurno de temperatura, estacionalidad de la temperatura, estacionalidad de las precipitaciones, rango anual de temperatura, y altitud. A pesar de que los criterios de selección fueron iguales, las variables seleccionadas varían ligeramente con las seleccionadas para la primera parte, dado que las correlaciones entre las variables variaron ligeramente producto del contexto geográfico (por ejemplo, para abordar los objetivos de la primera parte se utilizó la totalidad del continente).

Modelos de distribución de especies: Para la realización de los modelos de distribución de especies, al igual que en la primera parte de la tesis, se realizaron ensambles entre las proyecciones de algoritmos diferentes mediante el package de R (R Team, 2014) BIOMOD 2 (Thuiller et al. 2012). Se seleccionó este método (BIOMOD2), dado que para la realización de los análisis del presente capítulo era necesario estandarizar una metodología de modelado de distribución y aplicarla a un gran número de especies de manera subsecuente. En ese sentido este software facilita la realización de ensambles entre los resultados de los diferentes algoritmos y

escenarios, manejando un gran volumen de datos y especies (ver Thuiller et al. 2009; 2012). No obstante dicho software, no contiene todos los algoritmos utilizados en la primera sección de la tesis, es así que si bien el criterio de selección de los algoritmos fue el mismo, algunos de los algoritmos utilizados fueron otros. De los diez algoritmos que incluye este paquete, se seleccionaron MAXENT (Phillips et al. 2006) y SRE (Busby 1991) (Surface Range Envelope, también conocido como BioClim). La selección de dichos algoritmos atendió principalmente a que no contamos con datos reales de ausencia geográfica y estos son los algoritmos (dentro de los que ofrece el paquete BIOMOD 2), que resultan más aptos para trabajar sin ausencias: con ‘puntos de fondo’ (MAXENT) o sólo con presencias (SRE) (Varela et al., 2014; Sara Varela, *pers com*). Así si bien SRE, no fue utilizado en la primera parte de la tesis, pero como mencionamos, el criterio para la selección no varió.

A fines de obtener las estimaciones de la distribución de las especies a partir de sus registros de ocurrencia, los algoritmos se calibraron utilizando las variables climáticas actuales y posteriormente se proyectó cada modelo generado sobre estas mismas variables. Asimismo, a fin de generar una hipótesis de la distribución de cada especie considerando el efecto del CCG, los modelos se re-proyectaron a los diferentes escenarios climáticos futuros para el año 2050. Para los análisis del presente capítulo, no se consideró un horizonte de tiempo demasiado cercano (se utilizó el 2050), ya que los resultados conducen a la generación de pautas de conservación, y se espera que estas tengan validez temporal.

Para cada especie, los modelos fueron calibrados para la totalidad del NOA. La escala de análisis fue de 1 km² (tamaño de los pixeles de las variables utilizadas tanto para la calibración como para la proyección de los modelos). No obstante, solo se consideraron registros de

ocurrencia distantes al menos 5 km entre ellos y ‘puntos de fondo’ (para la calibración de MAXENT, y la evaluación en ambos casos) distantes al menos 10 km de las presencias. Para algunas de las especies se eliminaron proyecciones en zonas con errores de comisión evidente en regiones lejanas a presencias de las especies atendiendo a la opinión de especialistas. Se testeó cada modelo utilizando el 25% de los registros de ocurrencia de cada especie para el cálculo del True Skill Statistic (TSS, Allouche et al. 2006). Se realizaron 3 réplicas independientes (utilizando diferentes sets de pseudoausencia) para cada algoritmo en cada escenario climático, por ende se realizaron un total de 2136 proyecciones [89 spp. (Tabla 9) X 2 algoritmos (MAXENT Y SRE) X 4 escenarios climáticos (ver detalles de escenarios climáticos en la siguiente sección) X 3 Replicas]. Las proyecciones provenientes de distintos algoritmos y/o escenarios se ensamblaron siguiendo la metodología propuesta por Araujo & New (2007). Sólo se incluyeron en los ensambles aquellas proyecciones que mostraron valores de TSS mayores a 0.7 (utilizando la proyección binaria con el máximo valor posible de TSS en cada caso). Así, para cada especie las proyecciones se ensamblaron utilizando promedios ponderados (por el valor de TSS), de todas aquellas proyecciones con valores de $TSS > 0.7$.

Finalmente, a fin de obtener un mapa de presencia/ausencia de cada una de las especies en el área de estudio, se utilizó como umbral de corte el valor máximo en el cual el 90% de los registros de la especie se encontraban dentro de la predicción. La selección de este umbral se realizó principalmente porque los modelos se realizaron sin considerar ausencias reales, razón por la cual los errores de omisión pueden considerarse mucho más robustos que los de comisión. Dicho umbral de corte ha sido utilizado y recomendado en estudios similares (ver Urbina-Cardona & Loyola 2008; Pous et al. 2010; Nori et al. 2014). Resulta importante destacar que el umbral seleccionado se basa en los registros actuales de las especies, razón por la cual al aplicarlo a los

ensambles futuros, se asume que el nicho climático de las especies no varía en absoluto lo cual podría no ser cierto (ver Gallager et al. 2010)

Cálculo de áreas de Conservación Prioritaria: Para calcular las zonas de conservación prioritaria en el NOA en base a la distribución de serpientes y lagartos utilizamos Zonation 4.0 (Moilanen et al. 2005; 2009; 2009b). Este software permite ‘valorar’ las zonas del área de estudio en base a las especies que están presentes en cada una de ellas (y su valor en conservación, asignado por el operador), y así determinar cuáles son los sitios de mayor valor para la conservación. El resultado de la priorización es un mapa en formato de raster el cual contiene cada uno de los pixeles raqueados en función de su ‘valor de conservación’. Una celda posee el máximo valor de conservación cuando su contribución relativa es la mayor en relación al valor total de conservación en el área de estudio.

Asimismo, es posible identificar e incorporar en la priorización, potenciales ‘conflictos’ por el uso de la tierra (ie. variables que incorporan al análisis potencialidades de los sitios). O sea conflictos entre conservación y, por ejemplo, su aptitud para la agricultura, minería, o su valor económico. La inclusión de estas variables tiene como fin que los escenarios de priorización compatibilicen la conservación de las especies con el desarrollo sostenido. Adicionalmente, es posible incorporar ‘a priori’, las áreas actualmente establecidas como áreas protegidas, y que dichas áreas sean incorporadas como de alta prioridad en el resultado final. Para la determinación del valor de conservación de cada una de las celdas en la que se divide el área de estudio, el programa Zonation permite utilizar tres algoritmos diferentes. Para este trabajo de tesis se utilizó el algoritmo llamado Additive benefit function (Moilanen 2007). En términos generales, este algoritmo asigna valor de conservación a cada celda en base al valor de conservación de todas las

especies presentes en ella y no en función de la especie de mayor valor (para detalles técnicos ver Moilanen 2007).

A fin de alcanzar el objetivo planteado para el presente capítulo se realizaron tres diferentes escenarios de búsqueda de áreas prioritarias implementando el software Zonation, los cuales posteriormente fueron comparados. A continuación se detallan los parámetros tenidos en cuenta en los escenarios de búsqueda:

Valor de conservación de las especies: el mismo fue asignado en base al estado de conservación de las especies (Abdala et al. 2012; Giraudó et al. 2012). Así, se les asignó valor de 1 a las especies no amenazadas, 2 a las insuficientemente conocidas, 3 a las vulnerables y 4 a las especies amenazadas.

Áreas incluidas ‘a priori’: Se consideraron 35 áreas protegidas de nueve categorías diferentes presentes en el área de estudio. Estas ocupan una superficie total aproximada de 40500 km². (Figura 2; Tabla 1). Las mismas se delimitaron a partir de un archivo vectorial cedido por Geo información de la Secretaria de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación.

Potenciales conflictos entre el uso del territorio y la conservación: Se tuvieron en cuenta 3 diferentes variables identificadoras de los principales conflictos entre el uso (o potencial uso) económico de la tierra y su valor en conservación: Población humana, Yacimientos mineros y de petróleo, Agricultura y ganadería intensiva. Estas variables se consideraron en el cálculo de las zonas de prioritarias. Mediante estas, se asignó pesos negativos a determinadas celdas (en las cuales los valores de estas variables son elevados) a fin de ‘devaluarlas’ en términos de

conservación. Los pesos (negativos) de cada una de estas variables se asignaron en función de la incompatibilidad de las mismas con la posibilidad de utilizar dichas zonas para proteger las especies (detalles en manual de usuarios de Zonation, disponible en: www.helsinki.fi):

- (a) **Minería y Yacimientos:** A partir de una capa vectorial conteniendo las minas de extracción activas y los yacimientos de petróleo en el área de estudio (obtenida del Instituto Geográfico Nacional <http://www.ign.gob.ar/NuestrasActividades/>), se realizó un análisis de densidad de Kernel utilizando ArcGis 10.2. Mediante este análisis se calculó un valor para cada pixel del área del estudio (NOA) (oscilando entre 0 y 1) correspondiente al número de minas y yacimientos en una zonas de amortiguamiento de 20 km de dicho pixel. Así se obtuvo un raster final con la densidad de minas y yacimientos en el área de estudio. (Figura 33, subtítulo: Yacimientos y Minería)
- (b) **Población humana:** Se determinó a partir de un raster que informa el número de personas por pixel de 1km (obtenido de: <http://neo.sci.gsfc.nasa.gov/>; Schneider et al. 2011), el cual fue recortado para el área de estudio (NOA) y reclasificado a valores de entre 0 y 1. (Figura 33, Subtitulo: Población).
- (c) **Uso agrícola-ganadero intensivo:** En este caso se generaron dos escenarios diferentes de uso agrícola - ganadero: uno correspondiente a la actualidad y otro proyectado al año 2050. Ambos escenarios se obtuvieron a partir de modelos de expansión agrícola generados para el área estudio por especialistas de Geo-INTA, los cuales fueron gentilmente cedidos para la realización de la presente esta tesis. En ambos casos se realizó un raster binario en el cual se discriminó con valor de 1 aquellas celdas para las cuales se espera que el uso antrópico intensivo ocupe un área mayor al 70% de la celda para el año 2015 y 2050 respectivamente. En adelante se hace mención a cada uno de los escenarios como escenario agrícola actual (Figura 33, subtítulo: Agricultura presente) y

escenario agrícola futuro (Figura 33, subtítulo: Agricultura 2050) (para detalles Volante et al. 2014)

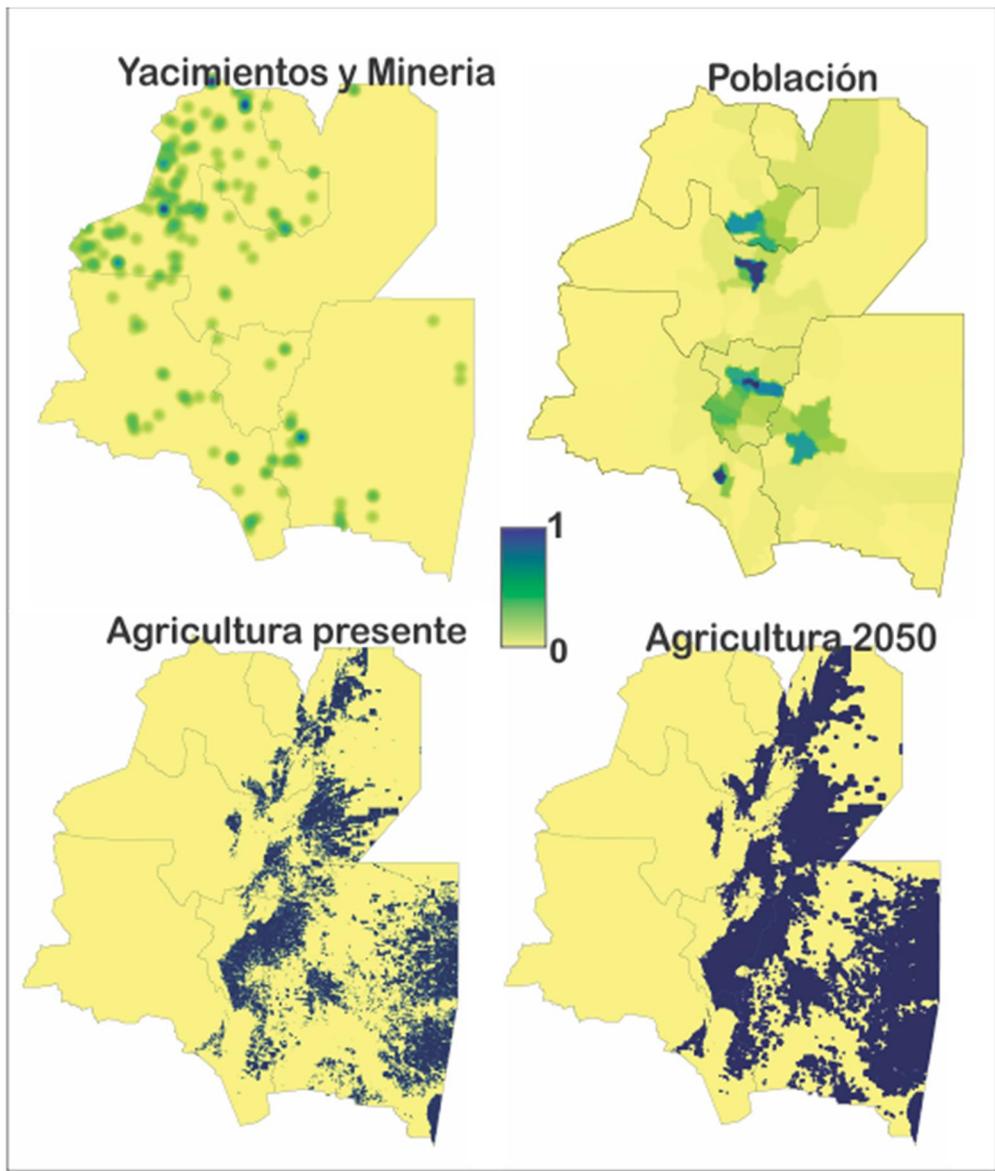


Figura 33: variables antrópicas incluidas como conflicto por el uso de la tierra en los cálculos de las áreas de conservación prioritaria.

Escenarios de búsqueda de áreas de conservación prioritaria: fin de determinar los cambios producidos en por el CCG en las áreas de conservación prioritaria se realizaron tres escenarios de

búsquedas de zonas prioritarias diferentes. Todos los escenarios incorporaron la minería y yacimientos y la población humana como variables negativos. Sin embargo los parámetros relacionados a la distribución de especies y agricultura variaron entre los escenarios de la siguiente forma:

- (a) **Escenario Presente:** se consideró la distribución potencial actual de cada una de las especies (productos de los modelos de distribución proyectados al escenario actual) y el escenario agrícola actual.

- (b) **Escenario futuro sin considerar el potencial avance agrícola:** En la segunda de las búsquedas, a fin de estimar los cambios en las áreas prioritarias considerando solo el efecto del CCG en la distribución de las especies, se utilizaron tanto las proyecciones de las distribuciones presentes como futuras, y la búsqueda se realizó incorporando una herramienta de Zonation 4.0 llamada interaction file (Rayfield et al. 2009). Mediante esta herramienta, se le asigna los mayores valores en términos de conservación a aquellas zonas ‘de contacto’ entre las distribuciones presentes y futuras de las especies (para detalles ver Lemes & Loyola 2013 o manual de usuarios de zonation:www.helsinki.fi/bioscience/). En esta búsqueda también se consideró el escenario agrícola actual.

- (c) **Escenario futuro considerando el potencial avance agrícola:** En la tercer búsqueda, debido al gran efecto negativo que el avance de los usos antrópicos intensivos para la producción de alimentos producen en las zonas de conservación prioritaria (Fuller et al. 2007; Nori et al. 2013; Faleiro et al. 2013), consideramos el efecto sinérgico entre el

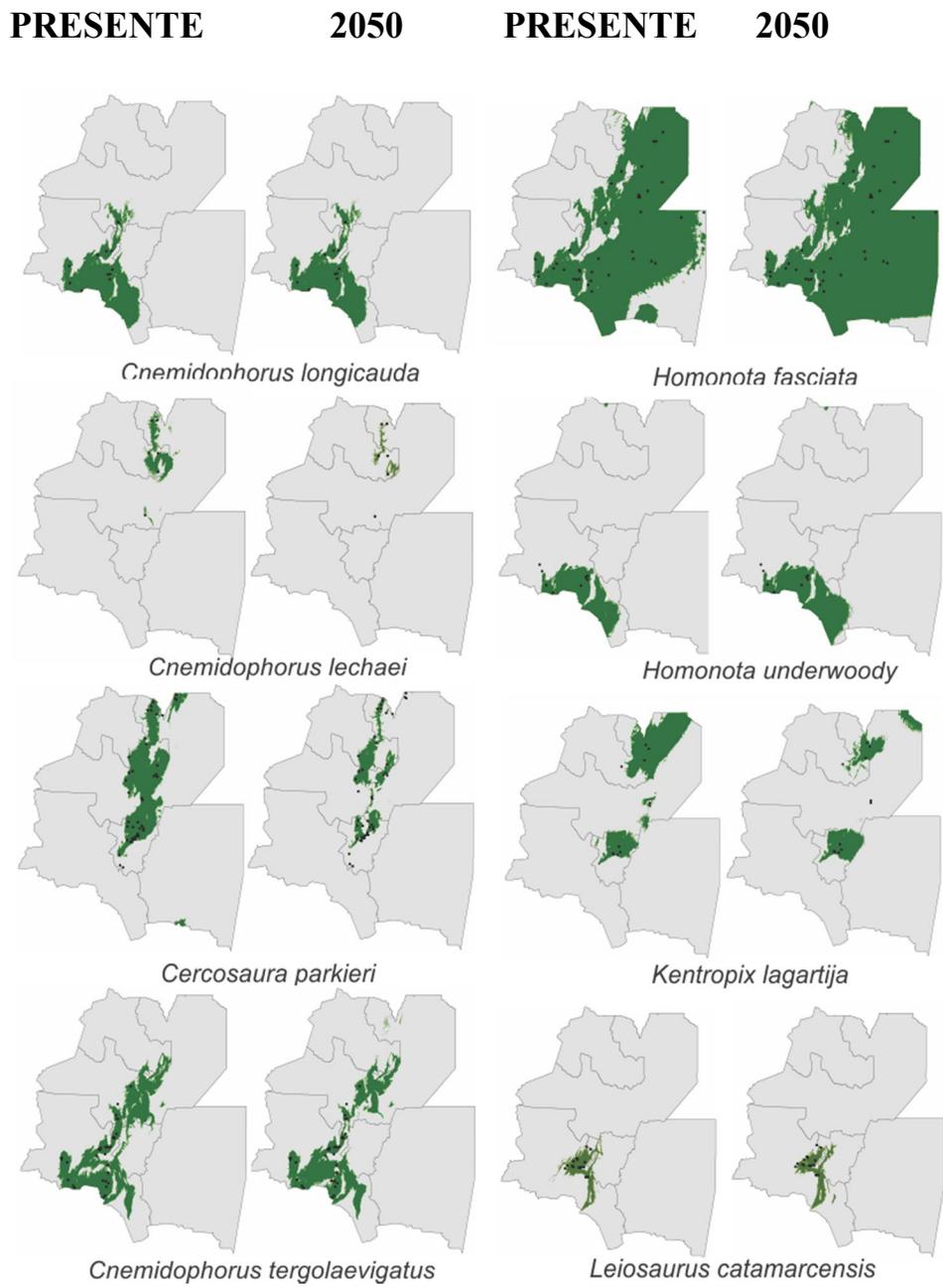
efecto del CCG en la distribución de las especies y dichos usos antrópicos intensivos. La búsqueda se realizó de forma idéntica que la anterior pero considerando el escenario agrícola para el año 2050 en lugar del escenario agrícola presente.

Debido a que los resultados de priorización de Zonation, son mapas que contienen la totalidad de los píxeles del área de estudio ordenados en términos de prioridad de conservación. A fines de tener parámetros que nos permitan comparar los tres escenarios, estimar los cambios geográficos y sus eficiencias (en relación a su capacidad para representar a las especies); se seleccionó el 15% y el 25% de la superficie de mayor prioridad para cada uno de ellos. En estos, se calculó el número total de fragmentos ocupados, el perímetro de cada uno (y total), y la superficie media por fragmento. Posteriormente, se compararon y cuantificaron los cambios en las áreas de mayor prioridad de conservación para cada escenario utilizando ArcGis 10.2. Asimismo se cuantificó para cada escenario la superficie prioritaria que ocupa cada ecoregión (sensu Olson 2001). Finalmente, para comparar sus eficiencias, se realizaron las curvas performance para cada uno de los escenarios, mostrando la proporción de la distribución de las especies representada (promedio) en función del porcentaje del total del área incluida en el escenario de priorización.

3. Resultados

Modelos de distribución: Del total de las proyecciones realizadas, el 75% para el algoritmo MAXENT y el 46% para el algoritmo SRE mostraron valores de TSS mayores a 0.7, y fueron por tanto incluidas en los ensambles. Los modelos realizados e incluidos en las proyecciones mostraron en términos generales buenos valores ajuste (TSS): MEDIA: 0.88, para MAXENT, y MEDIA : 0.82 para las proyecciones de SRE. Los ensambles de las proyecciones reclasificadas (utilizadas como áreas de ocurrencia para el cálculo de las áreas de conservación prioritaria) para

cada una de las especies incluidas en el análisis de áreas prioritarias, tanto para el escenario presente como para el 2050 se muestran en la Figura 34.

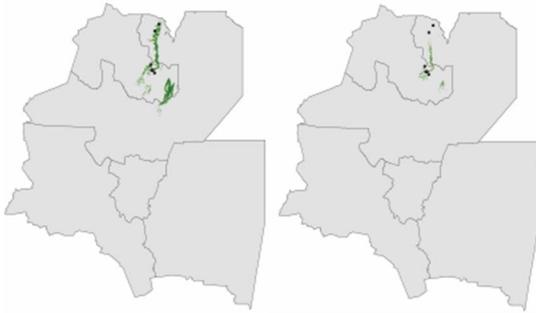


PRESENTE

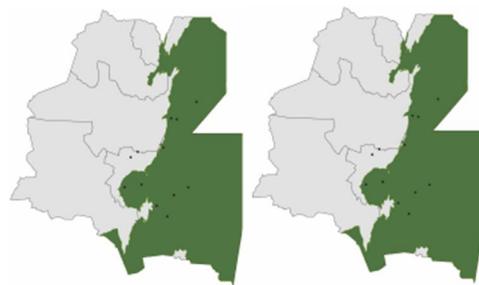
2050

PRESENTE

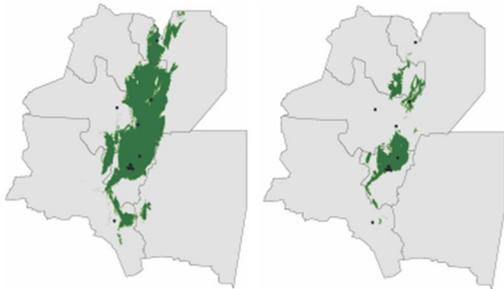
2050



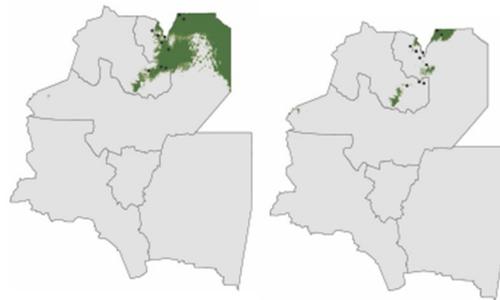
Opipeuter xestus



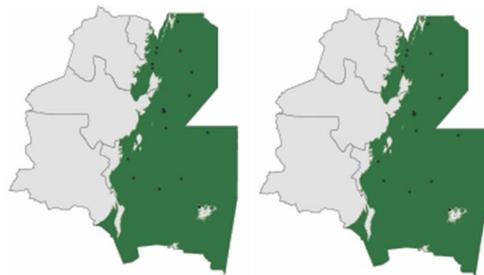
Stenocercus doellojuradoi



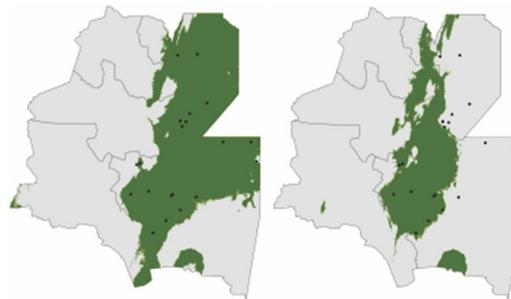
Mabuya dorsivittata



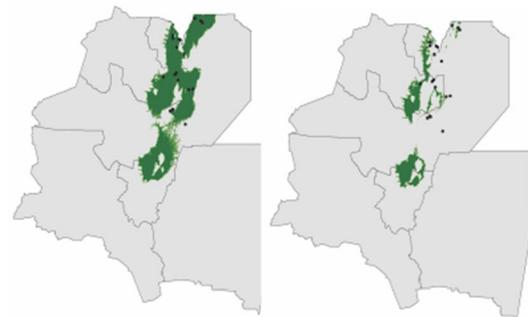
Stenocercus roseiventris



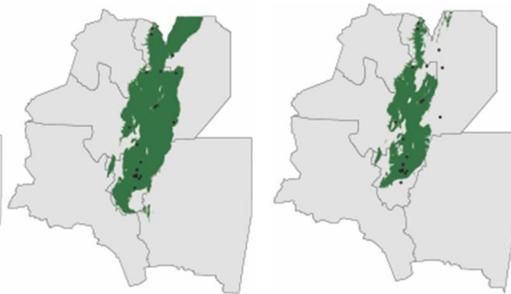
Mabuya frenata



Cnemidophorus abalosi



Stenocercus caducus



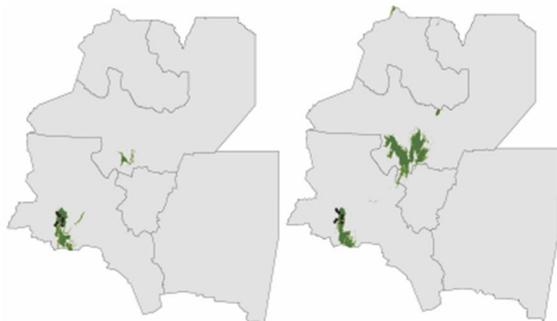
Ophiodes intermedius

PRESENTE

2050

PRESENTE

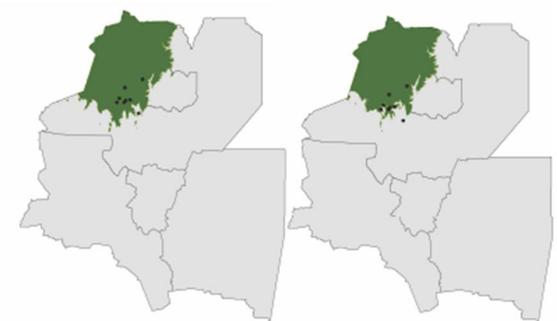
2050



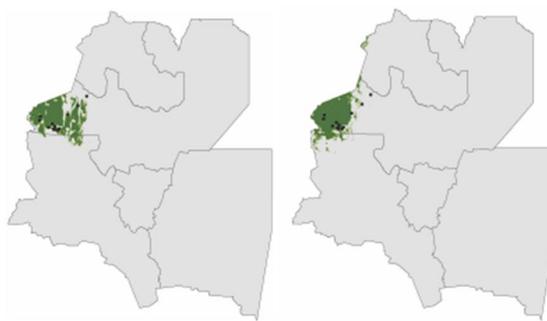
Liolaemus ahucan



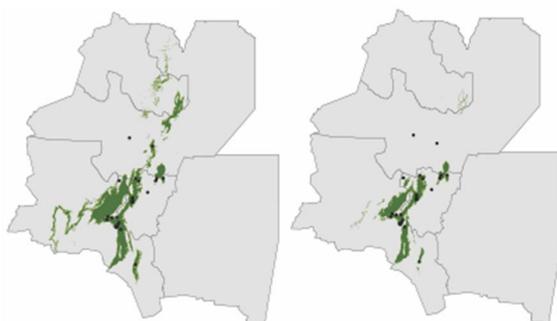
Liolaemus capillitas



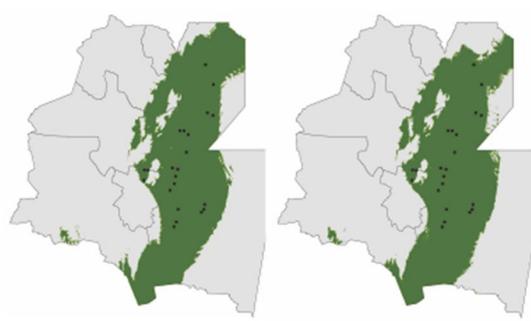
Liolaemus albiceps



Liolaemus cazianae



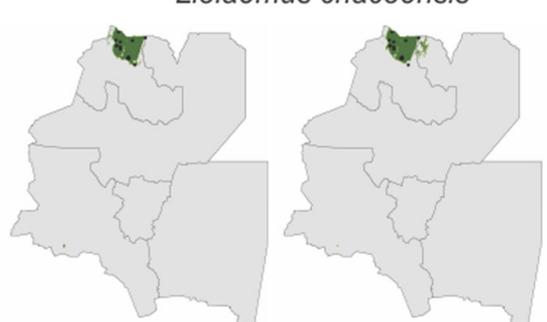
Liolaemus bitaeniatus



Liolaemus chacoensis



Liolaemus calchaqui



Liolaemus chaltin

PRESENTE

2050

PRESENTE

2050



Liolaemus lavillai



Liolaemus orko



Liolaemus multicolor



Liolaemus ornatus



Liolaemus nigriceps



Liolaemus pacha



Liolaemus orientalis



Liolaemus pàgaburoi

PRESENTE

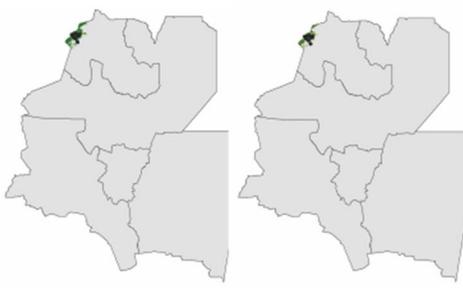
2050

PRESENTE

2050



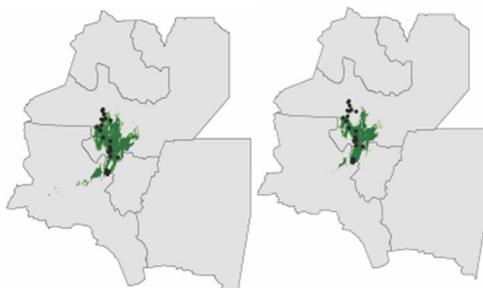
Liolaemus pipanaco



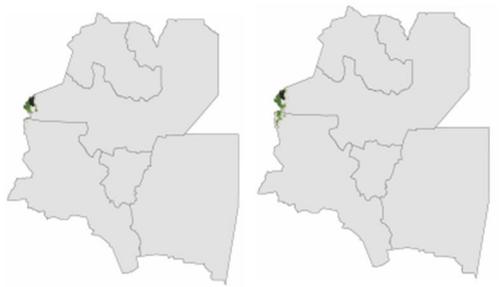
Liolaemus puritamensis



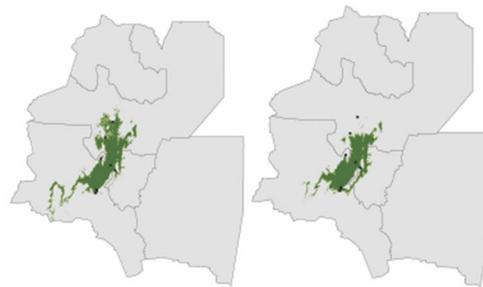
Liolaemus poecilochromus



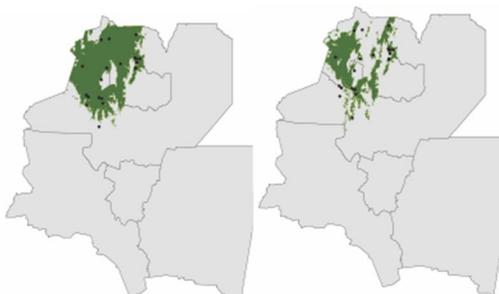
Liolaemus quilmes



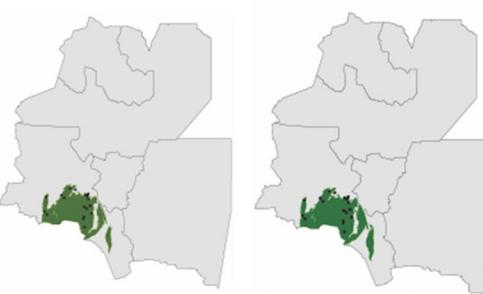
Liolaemus porusus



Liolaemus ramirezae



Liolaemus puna



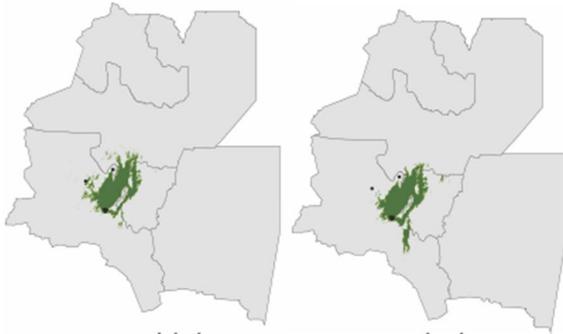
Liolaemus robermertensi

PRESENTE

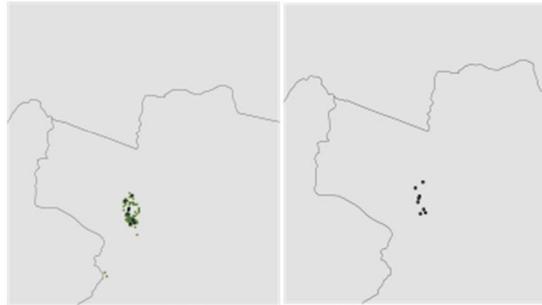
2050

PRESENTE

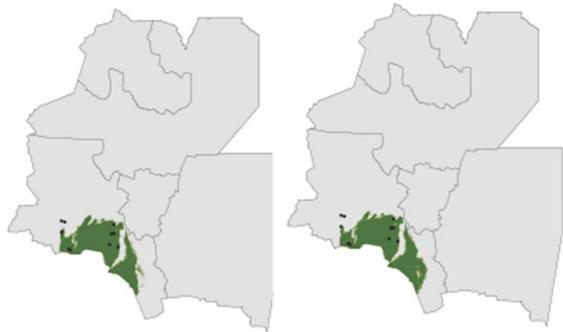
2050



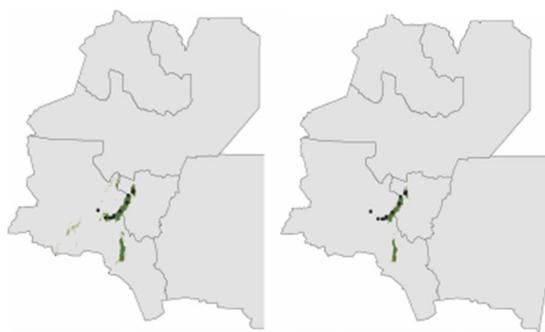
Liolaemus crepuscularis



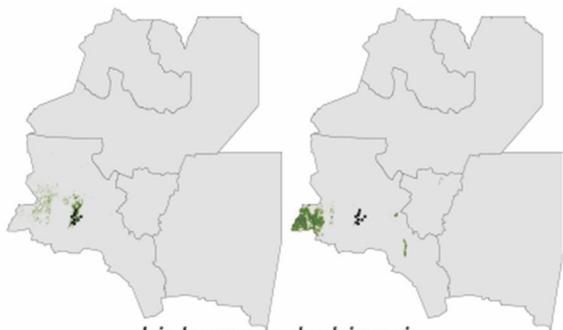
Liolaemus griseus



Liolaemus cuyanus



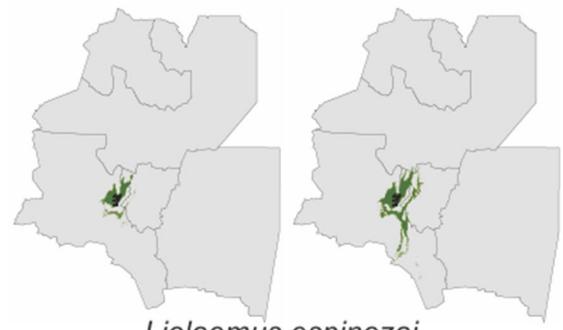
Liolaemus huacahuasensis



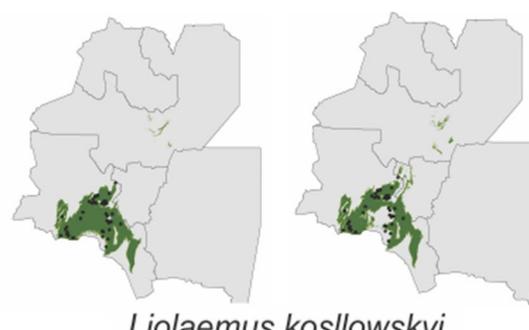
Liolaemus dorbignyi



Liolaemus irregularis



Liolaemus espinozai



Liolaemus koslowskyi

PRESENTE

2050

PRESENTE

2050



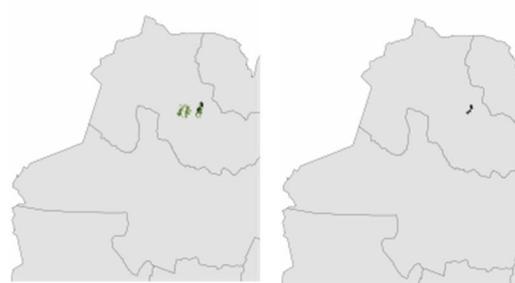
Liolaemus salinicola



Liolaemus vulcanus



Liolaemus scapularis



Liolaemus pulcherrimus



Liolaemus scrocchi



Phymaturus antofagastensis



Liolaemus tulkas



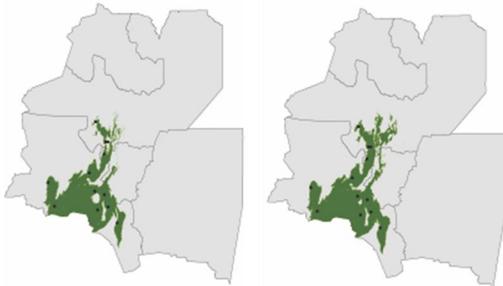
Liolaemus scapularis

PRESENTE

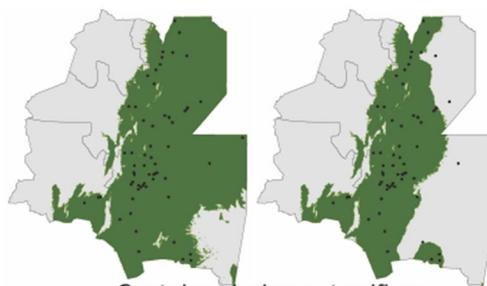
2050

PRESENTE

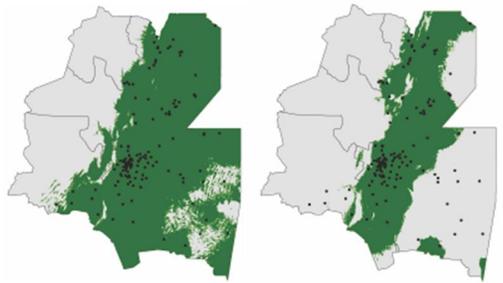
2050



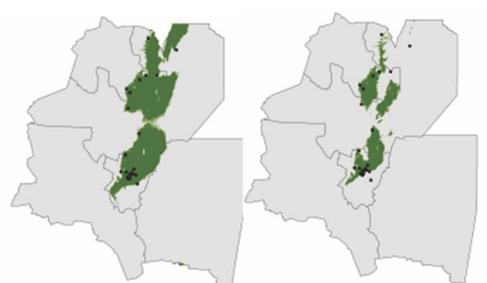
Bothrops ammodytoides



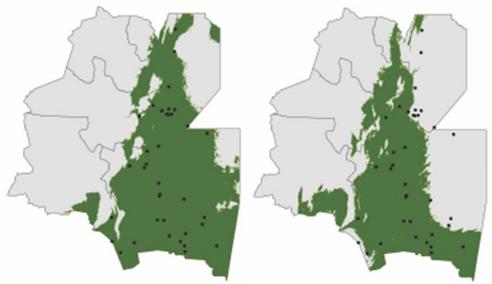
Crotales durissus terrificus



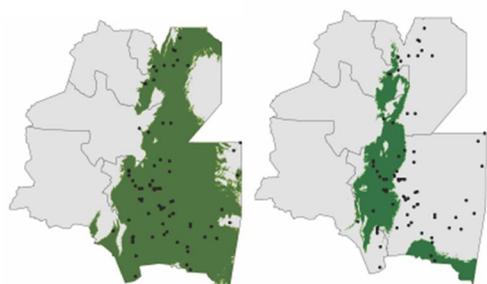
Bothrops diporus



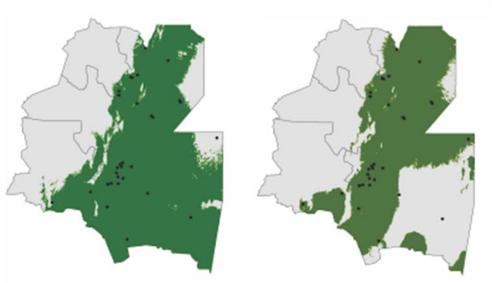
Clelia rustica



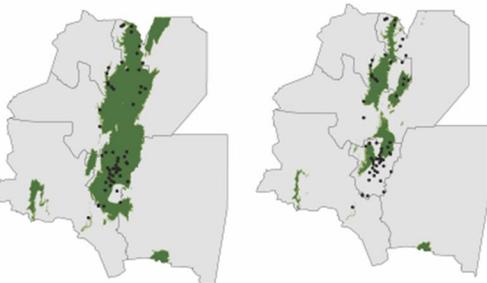
Boa constrictor occidentalis



Epicrates alvarezi



Boiruna maculata



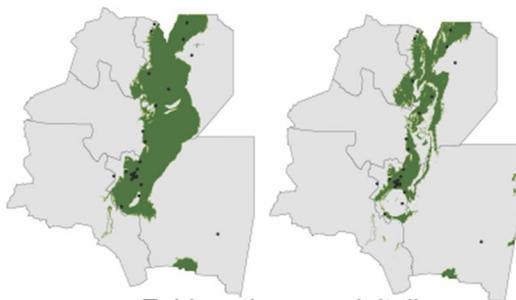
Erythrolamprus ceii

PRESENTE

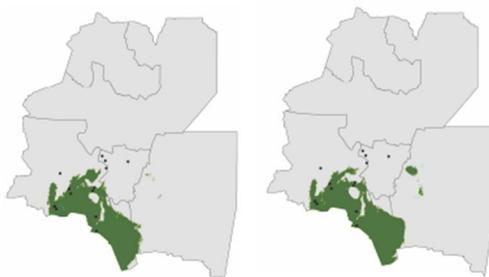
2050

PRESENTE

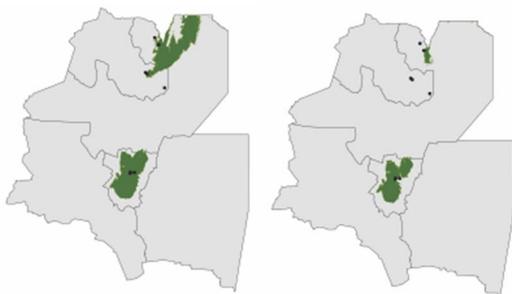
2050



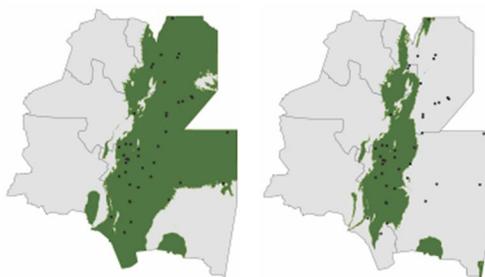
Echinanthera occidentalis



Xenodon semicinctus



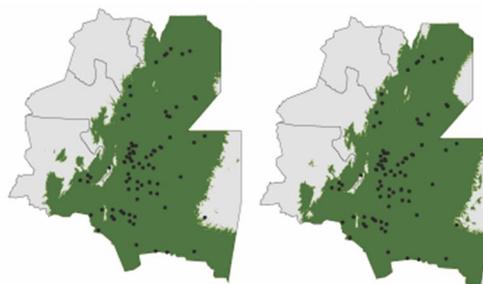
Fnicfia albipuncta



Xenodon pulcher



Epictia striatula



Micurus pyrrhocryptus



Leptophis ahaetulla



Mastigodryas bifossatus

PRESENTE

2050

PRESENTE

2050



Philodryas trilineata



Sibynomorphus turgidus



Philodryas varia



Tachimenis peruviana



Phimophis vittatus



Leptodeira anulata



Sibynomorphus lavillai



Erythrolamprus guenterei



Tropidurus etheridgei

Figura 34: En los mapas se muestra en verde las zonas utilizadas como zonas de presencia para cada una de las especies en el escenario actual (izquierda) y futuro (derecha). Dichas predicciones se obtuvieron a partir de asumir un umbral de corte para los ensambles de las proyecciones realizadas para cada horizonte de tiempo (detalles en metodología).

Áreas de conservación Prioritaria

Como se mencionó anteriormente, debido al formato de salida del Zonation, a fin de poder describir y comparar los resultados de los distintos escenarios de priorización (Presente; Futuro sin considerar la potencial expansión agrícola y Futuro sin considerar la potencial expansión agrícola) se extrajeron el 15% de la superficie de mayor prioridad (señalada en los mapas de la sección en verde oscuro), y el 25% de la superficie de mayor prioridad (señalada en los mapas con verde claro y verde oscuro) de cada escenario. Así, en los párrafos sucesivos nos referiremos para la descripción de cada escenario y comparación entre estos al 15% y 25% de la superficie de mayor prioridad.

Escenario presente: cuando consideramos el 15% de la superficie de mayor prioridad para el escenario de priorización presente. La misma se ubica, mayoritariamente en la región de la Puna (44%), un 20% de dicha superficie en las Yungas, un 19% en la región del Monte, en tanto que solo el 10% se localizó en la región del Chaco y el 7% en la región Andina. Dicha superficie prioritaria constó de 84 fragmentos con una superficie media de 820 Km² y un perímetro total de 13300 Km² (Figura 35).

Al considerar para el mismo escenario de priorización, el 25% de la superficie de mayor prioridad, de este, el 36% se ubica en la región de la Puna, el 24% en las Yungas, un 22% en el

Monte, un 12% en la región del Chaco, y solo el 5% en la región Andina. Dicha superficie (25% de área de mayor prioridad para el escenario presente) constó de 103 fragmentos de una superficie media de 1120 Km² y un perímetro total de 18600Km². Si no se considera la superficie actual protegida (ie. solo tenemos en cuenta lo déficits en términos de conservación), las regiones de mayores déficits resultan las Yungas (35% del total de las zonas prioritarias no protegidas) y el Monte (30%), ambas en su zona de transición con el Chaco, en tanto que el déficit en la región de la Puna es el 20% (Figura 35).

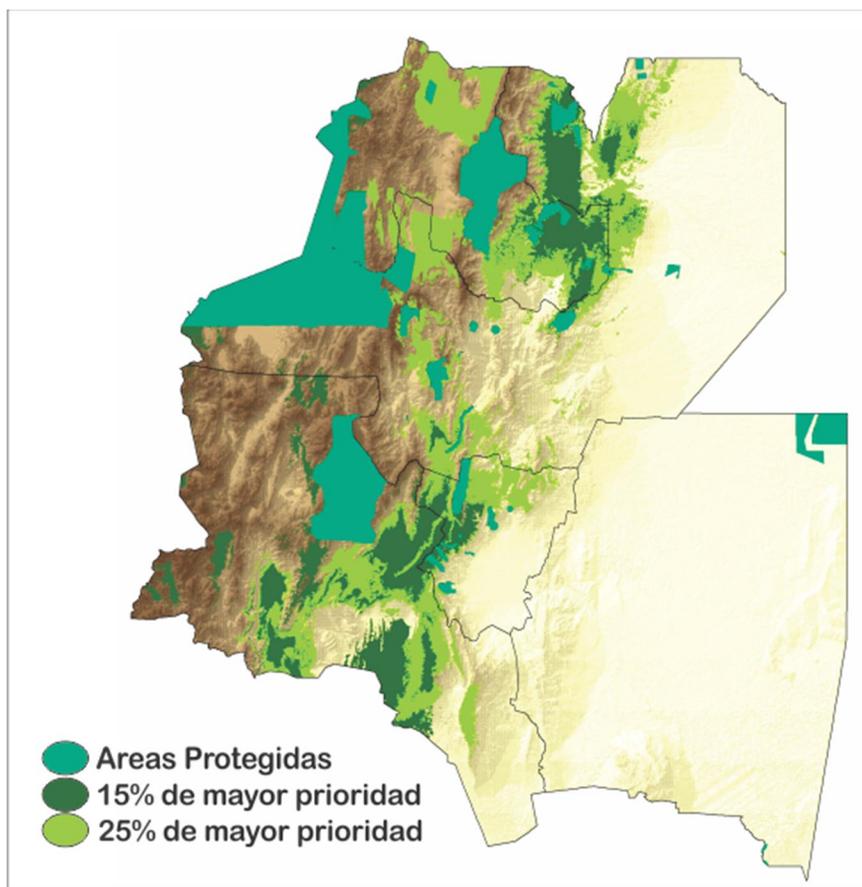


Figura 35: áreas de mayor prioridad para la conservación serpientes y lagartos del NOA para el escenario presente.

Escenario futuro sin considerar la potencial expansión agrícola: Del 15% de la superficie de mayor prioridad del escenario de priorización futuro en el que no se consideró la expansión

agrícola potencial (zonas verdes oscuras, Figura 36), un 43% de esta se ubicó en la región de la Puna, un 20% de dicha superficie en las Yungas, en tanto que un 17% en la región del Monte, un 10% en el Chaco y solo 8% en la región Andina. Esta superficie consta de 104 fragmentos con de superficie media de 663 km² y un perímetro total de 14141 km.

Cuando lo que se considera es el 25% de la superficie de mayor prioridad en el territorio para el mismo escenario de priorización (Área verde clara y verde oscura de la Figura 36), el 35% se ubica en la región de la Puna, el 24% en las yungas, un 20% en el Monte, un 14% en la región del Chaco, y solo el 6% en la región Andina. Dicho área consta de 105 fragmentos con de superficie media de 1097 km² y un perímetro total de 19000 km. En relación a los déficits de conservación de este escenario, al igual que para el anterior, las zonas de mayor déficits resultan las Yungas (35% del total prioritario no protegido) y el Monte (25%), transicionales con el Chaco. Los déficits en la región de la Puna también fueron grandes, alcanzando el 20% de la superficie no protegida (Figura 36).

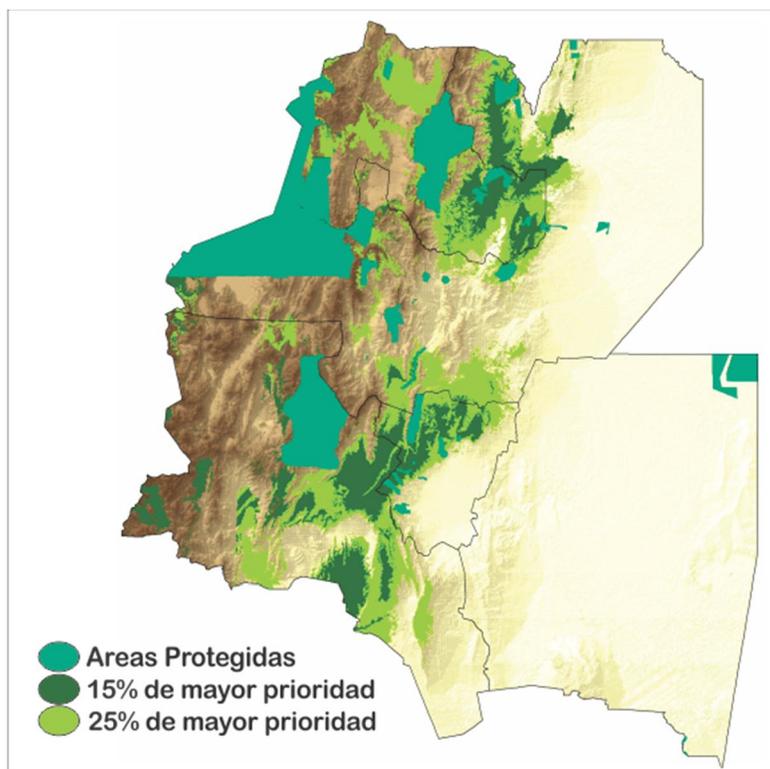


Figura 36: áreas de mayor prioridad para la conservación serpientes y lagartos del NOA considerando el efecto del cambio climático en sus distribuciones (considerando el escenario agrícola actual).

Escenario futuro considerando la potencial expansión agrícola: Considerando el 15% de la superficie de mayor prioridad del escenario de priorización futuro en el que se consideró la expansión agrícola potencial (zonas verdes oscuras, Figura 37), la mayor parte se ubicó en la región de la Puna (50%), un 15% de dicha superficie en las Yungas, un 12% en la región del Monte, también un 12% se localizó en la región del Chaco y el 9% en la región Andina. Esta superficie constó de 132 fragmentos con una superficie media de 524 km² y un perímetro total de 14456 km (Figura 37).

Considerando el 25% de la superficie de mayor prioridad para el mismo escenario de priorización (zonas verde claras y verde oscuras de la Figura 37), el 43% se ubica en la región de

la Puna, el 18% en las Yungas, un 15% en el Chaco, un 15% en la región del Monte, y solo el 7% en la región Andina. Este área posee 138 fragmentos con de superficie media de 839 km² y un perímetro total de 23100 km. En relación a los déficits de conservación de este escenario, la ecoregión de mayor déficit fue la Puna (30% del total prioritario no protegido), y la Yunga (25%), los déficits también fueron elevados en Monte y Chaco (20%) (Figura 37).

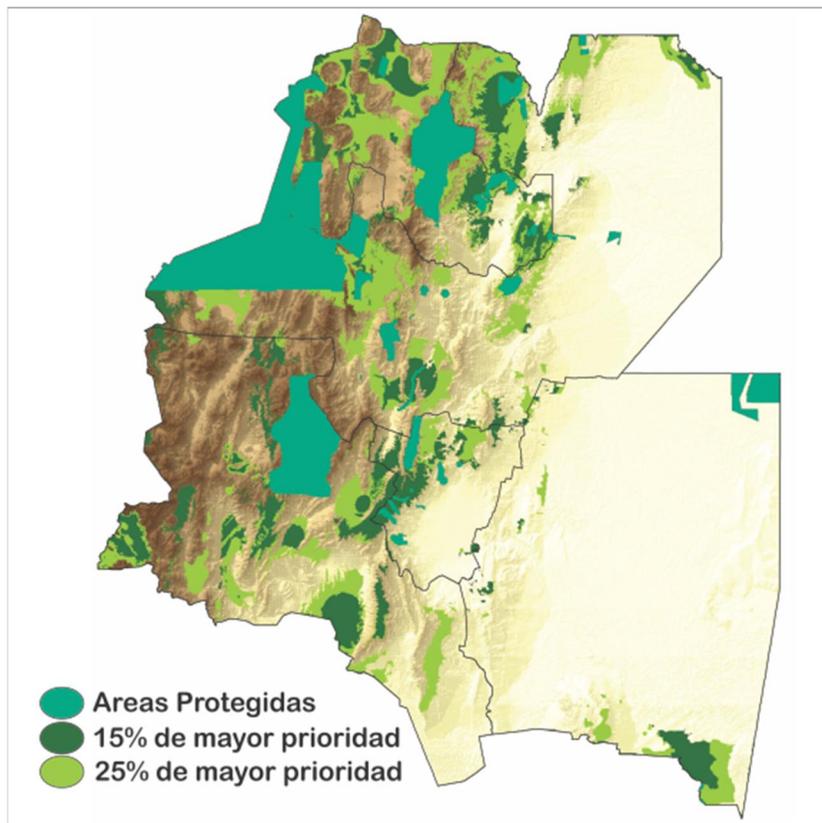


Figura 37: áreas de mayor prioridad para la conservación serpientes y lagartos del NOA considerando el efecto del cambio climático en sus distribuciones y el avance agrícola para el año 2050.

Comparación entre escenarios presente y futuro sin considerar la potencial expansión

agrícola: Si consideramos el 15% del territorio de mayor prioridad en ambos escenarios (presente y futuro sin considerar el avance agrícola), el 29 % de la superficie prioritaria en

presente cambia su ubicación en el escenario futuro. Asimismo, el escenario presente posee menor número de fragmentos (21 fragmentos menos) y un perímetro 839 km menor. En relación al 25% de la superficie de mayor prioridad, se registran cambios de ubicación en el 21% de la superficie prioritaria en presente. Asimismo ambos escenarios poseen un número muy similar de fragmentos (uno más en el escenario futuro) y el perímetro total es 351 km mayor en el escenario futuro (Figura 38).

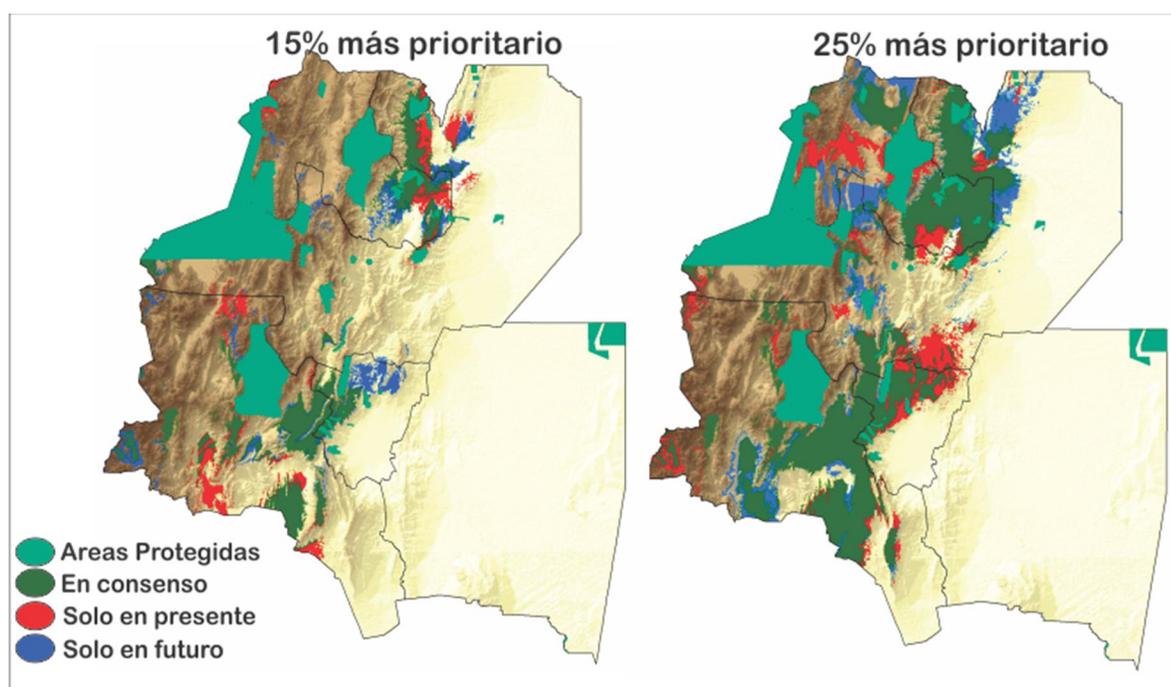


Figura 38: Comparación entre el 15% y 25% del territorio con mayor prioridad de conservación para los escenarios presente y futuro sin considerar el avance agrícola.

Comparación entre presente y futuro considerando la expansión agrícola potencial: Si consideramos el 15% del territorio de mayor prioridad en ambos escenarios (presente y futuro sin considerar el avance agrícola), el 46 % de la superficie prioritaria en presente cambia su ubicación en el escenario futuro. Asimismo, el escenario presente posee mayor número de fragmentos (48 fragmentos más) y un perímetro 1154 km mayor. En relación al 25% de la

superficie de mayor prioridad, se registran cambios de ubicación en el 44% de la superficie prioritaria en presente. Asimismo el escenario presente posee 35 fragmentos menos y su perímetro total es de 4450 km menor (Figura 39).

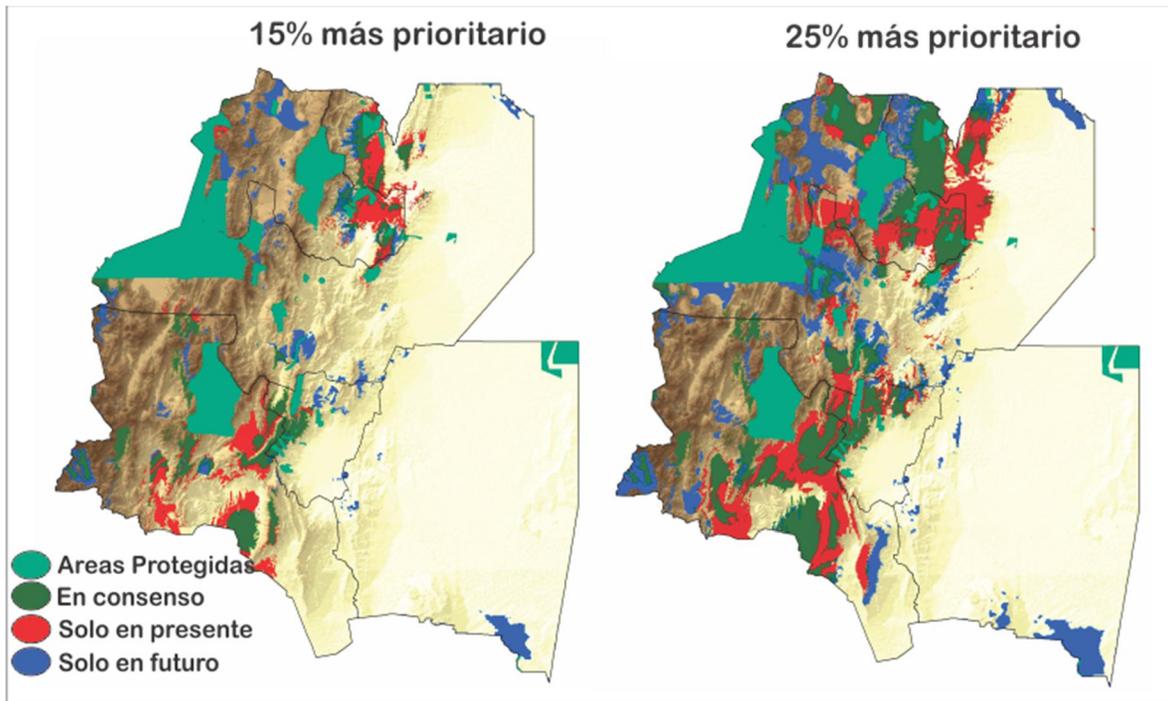


Figura 39: Comparación entre el 15% y 25% del territorio con mayor prioridad de conservación para los escenarios presente y futuro considerando el avance agrícola.

Curvas de performances: El gráfico de la figura 40 muestra la comparación entre las curvas de performance de los tres escenarios. En estas se relaciona la representatividad media (promedio de la distribución representada para cada una de las especies), a medida que se pierde territorio en función de su prioridad. El escenario de mayor eficiencia es el presente, pero muestra una representatividad muy similar al escenario futuro sin considerar la expansión agrícola, en tanto que la representatividad es menor para el escenario en el que se considera la expansión agrícola.

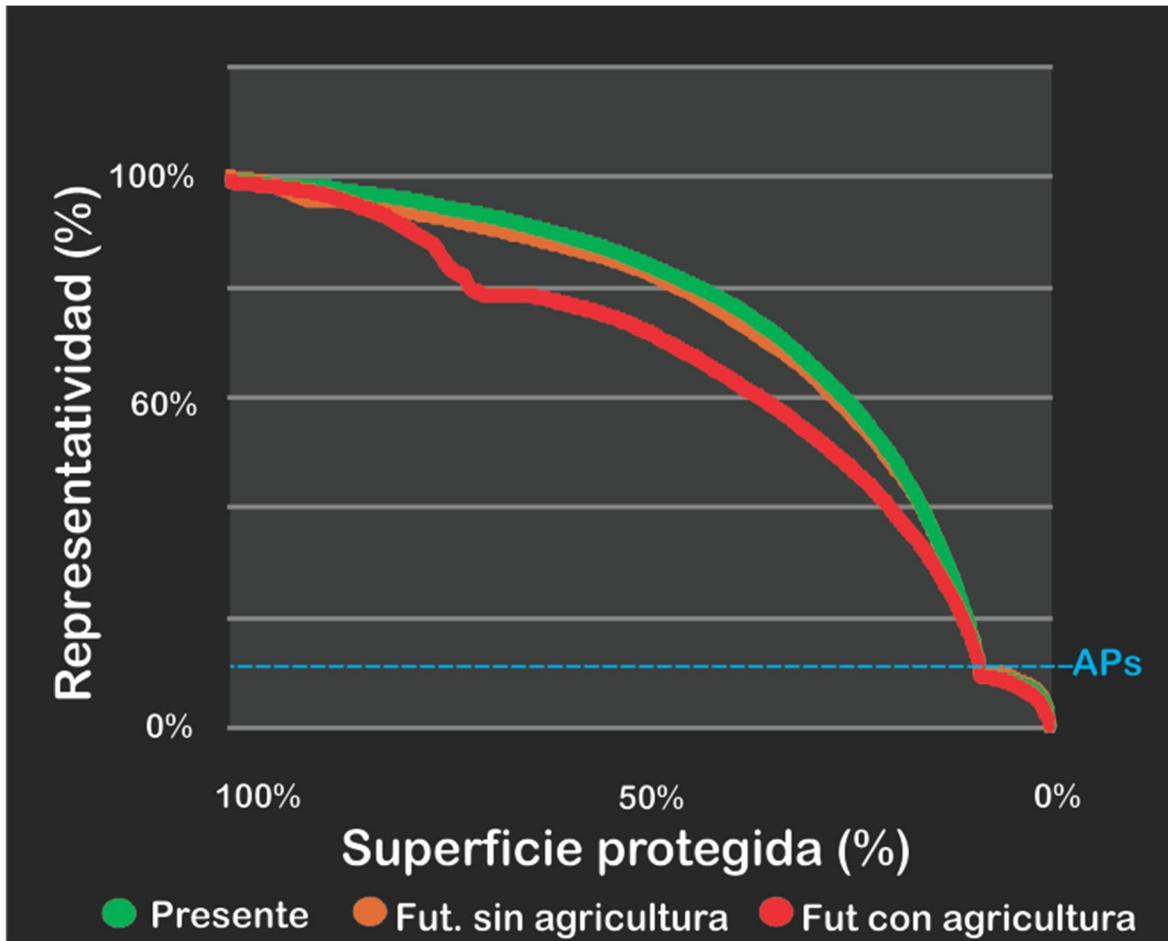


Figura 40: Comparación entre las curvas de performance de los tres escenarios de priorización, en las cuales se muestra la representatividad media del escenario en función del porcentaje del territorio protegido.

2. Discusión

Los resultados presentados en este capítulo, corroboran la hipótesis planteada para esta segunda parte de la tesis. En efecto, el CCG produce severos cambios en las prioridades geográficas para la conservación, patrón señalado previamente por algunos trabajos recientes (ej. Lemes & Loyola 2013; Faleiro et al. 2013). Este importante patrón de cambios y configuraciones en las áreas prioritarias, indica la necesidad de considerar el efecto del CCG en las políticas de conservación (Fuller et al. 2008; Loyola et al. 2012; Faleiro et al. 2013). No obstante la representatividad (de la

distribución de las especies implicadas) del escenario futuro sin considerar el avance agrícola, resultó muy similar al escenario presente (Figura 40), lo cual indica que en caso de tenerse en cuenta los cambios en las configuraciones de los escenarios de conservación y considerarlos en políticas de manejo, la biodiversidad de lagartos y serpientes del NOA podría representarse en las áreas protegidas de forma igualmente eficiente en el año 2050 (más allá de que las características físicas hacen que las áreas prioritarias resulten ligeramente menos eficientes en el escenario futuro: por el aumento en el número de fragmentos, y en el perímetro).

Independientemente del CCG, resulta importante detenernos a discutir la distribución del sistema de áreas protegidas actual del NOA en función de las necesidades de conservación. Como mencionamos en la introducción general de esta tesis, la mayoría de la superficie protegida del NOA en la actualidad se halla localizada en la región de la Puna y Andina (78%), lo cual denota un gran desequilibrio del sistema actual de áreas protegidas en términos de conservación. Dicho patrón hace sospechar que, en la selección de áreas protegidas en la región, han primado intereses económicos (como el valor o fertilidad de la tierra) sobre la preservación de las especies y urgencias de conservación (Pressey et al. 2002; Margules & Sarkar 2007). Así se ‘designan’ grandes superficies protegidas en zonas de bajo interés y por ende donde las presiones antrópicas son muy bajas y el costo de mantenimiento prácticamente nulo.

Apoyando este patrón, encontramos que a pesar de que la Puna resulta importante en términos de conservación de reptiles (lo cual discutiremos a continuación), y posee una gran superficie protegida, también posee déficits importantes (ie. existen muchas zonas en esta región que poseen alto valor en términos de conservación y que aún no están protegidas), lo cual revela que las especies de reptiles endémicos o de alto valor en términos de conservación que habitan en la

Puna no han primado como criterio al momento de seleccionar las zonas protegidas (en caso contrario, la enorme superficie protegida de la región, representaría las especies de forma eficiente). Asimismo, las zonas de mayor aptitud para las actividades económico (Chaco y áreas transicionales), están muy poco representadas en el sistema actual de áreas protegidas.

En relación a las áreas prioritarias resultantes, existen ciertos aspectos metodológicos que han influido en los resultados, y necesariamente deben ser tenidos en cuenta y discutidos. En primer lugar es importante señalar que existen zonas, como por ejemplo regiones de Monte del Sur de Catamarca (departamento de Pomán, al oeste de las Sierras de Ambato), las cuales resultaron de alta prioridad para la mayoría de los análisis de priorización. No obstante, son zonas en las cuales las proyecciones de los modelos para varias especies mostraron comisiones importantes (es decir no existe presencia confirmada, no obstante los modelos señalan una alta probabilidad de presencia), esto radica en la similitud climática entre estas zonas y las regiones que estas especies ocupan en el NOA. Por esta razón, dichas zonas, deberían ser muestreadas antes de la implementación de cualquier política de conservación que las involucre, a fin de poder confirmar su valor real en términos de conservación.

Otra limitante importante radica en la falta de datos provenientes de algunos sitios como por ejemplo el sur de la provincia de Santiago del Estero. La escases de datos provenientes de estas regiones pueden ser el causante de que los modelos señalen una baja probabilidad de ocurrencia de muchas especies en ciertos sitios. Si bien en términos de priorización del territorio estos errores de omisión (potencial) no generan problemas tan severos como los de comisión (que pueden ser el causante de generar políticas de conservación basadas en ‘falsas presencias’), resultaría extremadamente útil contar con datos provenientes de muestreos en dichas zonas a fin de

disminuir la incertidumbre asociada a las proyecciones de los modelos de distribución en las mismas, y por consiguiente mejorar el cálculo de las zonas prioritarias de conservación.

En relación a los resultados obtenidos, la ecoregión de mayor prioridad (i.e. la región mayormente representada entre las áreas prioritarias resultantes) en términos de conservación de lagartos y serpientes del NOA resultó la Puna (para todos los escenarios analizados). Como señalamos anteriormente esta región es habitada por un gran número de especies de lagartos (mayormente de la familia Liolaemidae) de distribución restringida, muchas de ellas categorizadas como, vulnerables o insuficientemente conocidas (Abdala et al. 2012). Son dichas especies, sin lugar a dudas, las causantes de la importancia (a nivel de priorizar su conservación) de esta región en los análisis del presente capítulo. Como señalan los resultados de la primera parte de esta tesis, desafortunadamente en esta región habitan muchas de las especies que se espera que poseen las mayores vulnerabilidades al CCG (producto de ser especies de zonas altas y distribuciones restringidas) (Lenoir et al. 2008; Thuiller et al. 2011; Bonino et al. 2014). En este sentido los resultados de la primera parte de la tesis corroboran los resultados del presente capítulo, ya que según los resultados de los modelos de priorización el CCG producirá importantes cambios configuraciones en las prioridades de conservación en la Puna.

La región de la Puna no es apta para actividades agrícolas o ganaderas intensivas, éstas actividades presentan fuertes efectos negativos sobre la posibilidades de conservar eficientemente la biodiversidad (Fuller et al. 2007; Nori et al. 2013; Faleiro et al. 2013). Entonces, debido a que las zonas prioritarias de esta región que actualmente no están protegidas (así como aquellas que adquirirán una alta prioridad de conservación a futuro), muy difícilmente se encuentren ocupadas por usos antrópicos intensivos en un futuro cercano, por lo cual seguirán

siendo útiles en términos de conservación (y potencialmente podrán ser incluidas en el sistema de áreas protegidas). En contraposición a esto, la Puna posee una elevada aptitud para actividades mineras, actividades que no estimulan precisamente la conservación, fundamentalmente para aquellas especies endémicas o de distribuciones restringidas, para las cuales la antropización causada en un yacimiento o mina puntual podría representar la modificación de un porcentaje significativo de su distribución total. Asimismo, la minería puede generar fuertes efectos indirectos sobre la conservación de los reptiles del NOA, producto de desequilibrios ecosistémicos, por ejemplo, por el mal uso de agua y subsecuente desecación de vegas. Fundamentalmente por ello se incluyó dicha variable en los modelos de priorización, a fin de compatibilizar este tipo de uso de la tierra con la conservación de los reptiles del área.

Otra de las regiones que mostró una alta prioridad en términos de conservación es la región de las Yungas (especialmente en su transición con la región del Chaco). Esta zona además mostró los mayores déficits de superficie protegida en el NOA. Las Yungas, es la región más biodiversa del área de estudio, y posee en consecuencia una fauna diversa de lagartos y serpientes, y sobre todo varias especies distribuidas casi exclusivamente (o al menos principalmente) en la región (considerando el NOA). Por otra parte, las zonas transicionales Yungas-Chaco, poseen especies correspondientes a ambas regiones y por ende y elevado valor en términos de conservación (Cei et al. 1993; Brown et al., 2005; Giraudo et al. 2012; Abdala et al. 2012). Al igual que la Puna, la región de las Yungas no se encuentra altamente amenazada por actividades antrópicas intensivas en gran parte de su territorio, principalmente producto de su topografía irregular (Pressey et al. 2002), sin embargo su aptitud para ciertos usos agrícolas y ganaderos extensivos e intensivos (donde la topografía lo permite), es mayor que en la Puna. Esto genera que las zonas prioritarias no protegidas en la región de las Yungas se encuentren bajo mayor presión que las de la Puna. Es

destacable que en esta región los resultados del presente capítulo pronostican importantes cambios geográficos en las prioridades de conservación a futuro, lo cual también esperábamos en función de los resultados obtenidos en la primera parte de la tesis.

La región del Chaco no resultó de las de las ecoregiones de mayor prioridad para la conservación de lagartos y serpientes del NOA (en relación al porcentaje de su superficie formando parte de las áreas de mayor prioridad), pudiendo explicarse por una diversidad baja de lagartos y serpientes exclusivas de esta región en relación a otras regiones como la Puna (Ceii et al. 1986; 1993; Leynaud & Bucher 1999, Scrocchi et al. 2008). Por otra parte, esta ecoregión comparte muchas de sus especies en zonas transicionales con otras ecoregiones (específicamente en el área de estudio con las Yungas y el Monte), el elevado valor de prioridad de estas regiones transicionales, resultó en una disminución de la prioridad para el Chaco. Asimismo, la ausencia de algunas especies chaqueñas con hábitos característicos en los análisis (como *Urosthrophus gallardoi*, o *Leiosaurus parone*, arborícolas) producto de datos insuficientes, sumando la media-baja representatividad del Chaco en los análisis de priorización, podrían haber generado una baja y hasta nula representatividad de estas especies en las zonas estimadas prioritarias, siendo esto una importante limitante.

Más allá de la baja-media prioridad del Chaco (en términos de área ocupada en las zonas de máxima prioridad), esta región, es sin lugar dudas, la más apta para las actividades antrópicas intensivas en cuanto a producción de alimentos en el NOA (Zak et al. 2008 Grau & Gasparri 2009; Hoyos et al. 2013). Asimismo se prevé que estas actividades sean cada vez más intensas en el futuro (Figura 33; Volante et al. 2014), y se sabe que estas actividades generan costos altísimos (económicos y “de oportunidad”) en relación a las prioridades geográficas de

conservación (Fuller et al. 2007; Nori et al. 2013; Faleiro et al. 2013). Adicionalmente se estima que estos costos serán cada vez mayores (Dobrovolski et al. 2011). Esto pone en evidencia que las zonas de alta prioridad en la región del Chaco, son las que de mayor urgencia en términos de conservación, ya que las mismas corren altos riesgos de ser ocupadas próximamente por actividades antrópicas intensivas.

Lo discutido en el párrafo anterior se halla en íntima relación con el patrón que muestran las curvas de performance de los tres escenarios de priorización que muestran los resultados (Figura 40). De hecho, si bien el CCG por sí sólo produce grandes cambios geográficos en las prioridades de conservación, la biodiversidad podría representarse de forma igualmente eficiente respetando dichos cambios en las zonas prioritarias. En otras palabras, idealmente podrían representarse los Squamata del NOA en el sistema de áreas protegidas de forma equivalente luego de que los cambios pronosticados en sus distribuciones ocurren, si se considera el efecto potencial del CCG en la priorización del territorio. En cambio, si consideramos el efecto de la avance agrícola y su sinergia con el efecto del CCG, no solo los reacondicionamientos geográficos de las zonas de mayor prioridad para la conservación se hacen mucho mayores, sino que además la representatividad del escenario de priorización (ie. del sistema ideal de áreas protegidas) disminuye de forma notable y sus características físicas tornan al escenario mucho menos eficientes (el número de fragmentos y perímetro total sufren incrementos notables). Esto, se sustenta en el hecho de que las zonas perdidas por el avance agrícola se tornan zonas de muy baja aptitud para la conservación y por ende no pueden ser incluidas en el sistema de áreas protegidas (i.e. son zonas perdidas en términos de conservación, al menos en un futuro cercano), siendo que las mismas pueden ser zonas irremplazables con un alto valor de conservación (Fuller et al. 2007; Nori et al. 2013). Así, estos resultados reafirman la idea de que las zonas de alta

prioridad de conservación ubicadas en sectores con alta aptitud agrícola deberían ser protegidas de forma urgente, ya que en estos sitios el paso del tiempo es una variable de extrema importancia (Dobrovolski et al. 2011).

Capítulo 4 - Incorporando la sensibilidad diferencial al CCG en el cálculo de las Áreas de Conservación Prioritaria

1. Marco teórico

En este capítulo, se relacionaron los resultados generados en la primera parte de esta tesis (capítulos 1 y 2), con los conceptos y resultados encontrados en el tercer capítulo. En otras palabras, se intentó incorporar la sensibilidad diferencial de las especies al CCG al cálculo de las áreas prioritarias para serpientes y lagartos del NOA. Si bien existen algunos trabajos en los cuales las áreas prioritarias han sido calculadas contemplando los cambios futuros potenciales en la distribución de las especies (como también se hizo en el capítulo anterior de esta tesis, ej. Carrol et al. 2010, Lemes & Loyola 2012; Loyola et al. 2012; Faleiro et al. 2013), no tenemos conocimiento de que existan trabajos publicados en los cuales las áreas prioritarias hallan sido calculadas a partir de incorporar prioridad diferencial a las especies en función de su respuesta potencial al CCG. En ese sentido, este capítulo resulta original, siendo su principal objetivo, intentar amalgamar la información generada a lo largo de la tesis.

En el capítulo anterior, se estimaron las áreas de conservación prioritaria para los lagartos y serpientes del NOA y se estudió el efecto del CCG sobre estas. Tal como se esperaba, los resultados sugieren que la mayor superficie en áreas de alta prioridad para la conservación, se encuentran en la región de la Puna, la cual posee una gran diversidad de lagartos, muchos de los cuales poseen altos grados de endemidad (además muchos de estos están categorizados como vulnerables o poco conocidos) (Abdala et al. 2012). También las Yungas, región muy biodiversa (Ceii 1994; Brown et al. 2005; Morrone et al. 2006). Por otro lado, se constató que el CCG produce grandes cambios en la configuración de las prioridades geográficas de conservación para los reptiles del NOA (como sugerían autores previos para otros sitios ej. Faleiro et al. 2013; Lemes & Loyola 2013) y que dichos cambios se producen principalmente en las ecoregiones de mayor prioridad (Puna y Yungas). Este patrón también era esperado, en función de los resultados

hallados en la primera parte de esta tesis (Capítulos 1 y 2), donde se establecía que las especies que habitan las zonas altas y poseen los mayores grados de endemidad son las más vulnerables al efecto CCG (patrones también apoyados por autores previos, ej. Lenoir et al. 2008; Bonino et al. 2014).

Otro resultado de importancia hallado en el capítulo anterior es el hecho de que la eficiencia (para representar a las especies) de las áreas prioritarias para la conservación de lagartos y serpientes del NOA se ve disminuido por el avance de la frontera agrícola en sinergia con el CCG, lo cual pone en evidencia que las zonas prioritarias de las regiones aptas para el uso agrícola intensivo son en las que las políticas de conservación requieren mayor urgencia (Fuller et al. 2008; Dobrovolski et al. 2011; Nori et al. 2013).

El objetivo específico que se perseguirá en el presente capítulo es:

“Incorporar la sensibilidad diferencial al cambio climático de las especies de Squamata del NOA en el cálculo de las áreas de conservación prioritaria”.

Para alcanzar dicho objetivo, se utilizó el modelo más explicativo de la sensibilidad diferencial al efecto del CCG (de los modelos filogenéticos de mínimos cuadrados generados en la primera parte de la tesis), para incorporar al cálculo de las áreas de conservación prioritarias. Específicamente se dio prioridad diferencial a las especies en función de su vulnerabilidad esperada al CCG (i.e. dar mayor prioridad a las especies que se espera que sean más vulnerables al efecto del CCG en función de las características de sus rangos de distribución). Posteriormente se estimó cuáles son los cambios producidos en las áreas prioritarias al incorporar dicha prioridad diferencial y se discutió, en función de las prioridades de conservación halladas en el capítulo anterior, si esto resulta útil y necesario para la conservación de estos reptiles del NOA.

2. Métodos

Cálculo de las áreas de conservación prioritaria incorporando la sensibilidad diferencial de las especies al CCG: Para el cálculo de las áreas de conservación prioritaria considerando la sensibilidad diferencial de las especies al CCG, se utilizó la misma metodología utilizada en el capítulo anterior para calcular las áreas prioritarias futuras (considerando el escenario agrícola actual; pag. 79 - 93), sólo que se realizaron cambios en el valor de conservación de las especies, de forma que el mismo refleje la sensibilidad de estas al CCG, según lo estimado en la primera parte de esta tesis. Se consideró el escenario agrícola actual de tal forma de dar al software la posibilidad de seleccionar con alta prioridad de conservación a aquellas regiones sobre las cuales la frontera agrícola aún no ha avanzado (independientemente de que su aptitud agrícola sea alta).

Cálculo del valor de conservación de las especies: En el presente capítulo, el valor en conservación de cada especie para el cálculo de las áreas prioritarias se modificó en función de los hallazgos de los primeros capítulos. Así, los valores utilizados en el capítulo anterior (que reflejaban solo el estado de conservación de las especies) se modificaron para incluir sus sensibilidades diferenciales al cambio climático. El valor de cada especie aumentó o disminuyó en función de su rango de distribución y grado de endemidad y de la altura alcanzada por la misma, de la siguiente forma:

(a) Altura máxima que alcanzan las especies: se calculó un índice proporcional a la altura máxima ocupada por cada especie, con un valor máximo de 3 y un valor mínimo de 0.5. El valor de conservación de la especie utilizado en el capítulo anterior se multiplicó por dicho índice. Así

por ejemplo para la especie que alcanza la máxima altura en el área de estudio, su valor para el cálculo de las áreas prioritarias se triplicó.

(b) El grado de endemidad y rango de distribución: Para las especies endémicas del NOA el valor de conservación se duplicó y para aquellas con un rango de distribución menor a 5000 km² (estimados a partir de los modelos de distribución) el valor se triplicó.

Finalmente, una vez incorporados estos aspectos al cálculo de los valores de las especies, se fijó un valor máximo de conservación de 10 y un mínimo de 0.5.

Al igual que en el capítulo anterior, se seleccionó el 15% y el 25% del territorio de mayor prioridad del escenario de priorización resultante. Además se calculó el porcentaje de la superficie de mayor prioridad correspondiente a cada ecoregión. Este escenario se comparó con el escenario calculado en el capítulo anterior considerando el efecto del CCG en distribución de las especies.

3. Resultados

Cuando comparamos la posición geográfica de las zonas de mayor prioridad entre los escenarios comparados en el presente capítulo hallamos que al considerar la sensibilidad diferencial de las especies en el cálculo de las áreas prioritarias, la ecoregión de la Puna resulta la de mayor prioridad (54% de la superficie es un área prioritaria si consideramos el 15% del territorio con mayor prioridad y 56% si consideramos el 25% del territorio), la región de las Yungas y del Monte son las que le siguen en prioridad (ocupando 15% de la superficie prioritaria cada una de

ellas) y posteriormente con menor prioridad las regiones del Chaco y Andina, ocupando entre el 4% y el 9% de la superficie dependiendo de la superficie prioritaria considerada (Figura 41)

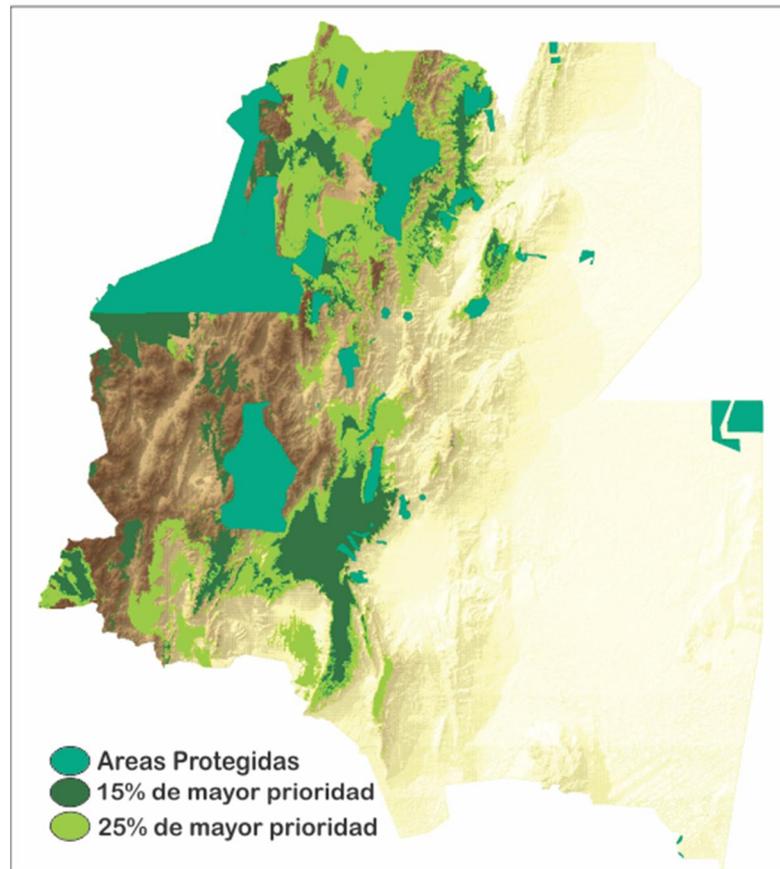


Figura 41: áreas de mayor prioridad para la conservación serpientes y lagartos del NOA considerando el efecto del CCG en sus distribuciones, y la sensibilidad potencial de las especies al CCG para el cálculo de las mismas.

Por otra parte, al comparar las áreas prioritarias calculadas de la misma forma, pero utilizando la sensibilidad diferencial al CCG para ‘valuar’ las especies, hallamos grandes cambios en las configuraciones de las prioridades de conservación. En efecto estas cambiaron entre un 47% (si consideramos el 15% del territorio de mayor prioridad) y un 38% (considerando el 25% del territorio de mayor prioridad, sin considerar las áreas protegidas). Las zonas prioritarias,

considerando la sensibilidad diferencial al CCG, aumentaron considerablemente en la región de la Puna, donde pasaron de ocupar un 35% (para el 25% del territorio de mayor prioridad) y un 44% (para el 15% más prioritario) de las zonas prioritarias, a ocupar de un 54% (25% mayor prioridad) a un 56% (15% más prioritario) de las mismas (aumentos de hasta un 20%). Asimismo el territorio prioritario, disminuyó considerablemente en la región del Chaco (hasta un 10% menos de superficie de Chaco) y Yungas (hasta un 8% menos) (Figura 42).

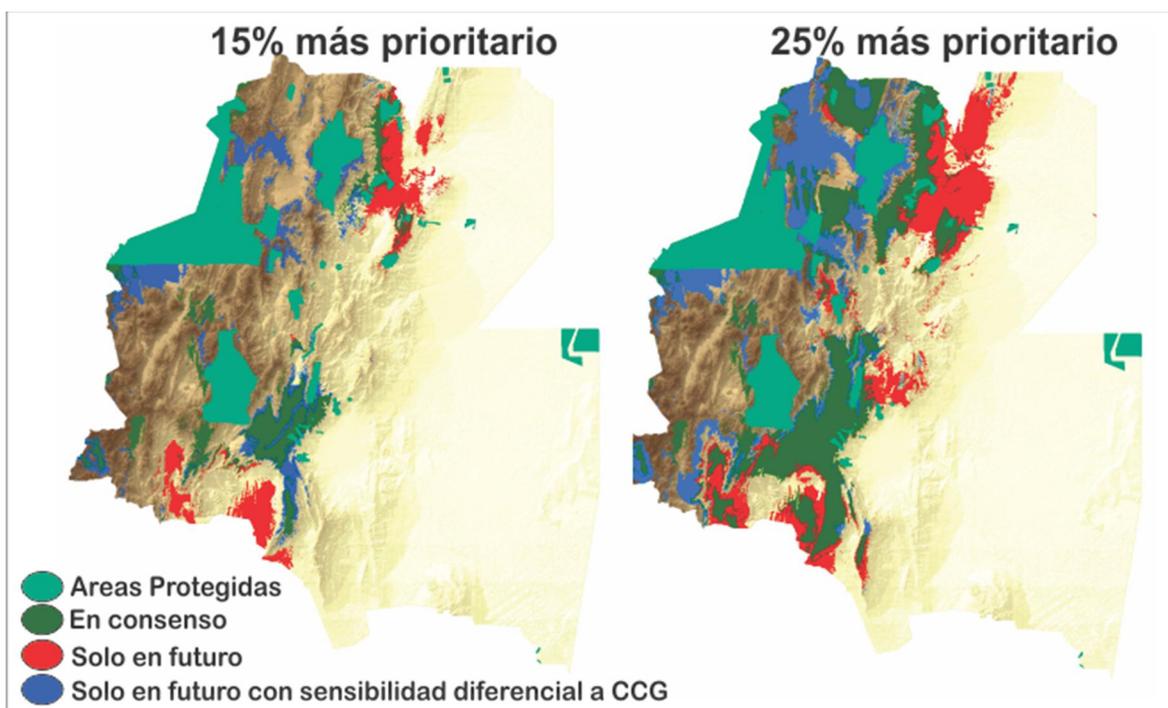


Figura 42: Comparación entre el 15% y 25% del territorio con mayor prioridad de conservación para los escenarios futuro y futuro considerando la sensibilidad diferencial de las especies al CCG.

4. Discusión

Los resultados del presente capítulo, denotan que al ‘valuar’ las especies en función de su sensibilidad diferencial al CCG, las prioridades geográficas de conservación muestran cambios sustanciales. Asimismo, dichos cambios muestran un patrón geográfico muy marcado: grandes

aumentos de zonas de alta prioridad en la región de la Puna, y disminuciones considerables predominantemente en la región del Chaco. Este patrón radica en el hecho de que, como mencionamos con anterioridad, las zona de la Puna poseen un gran número de especies de lagartos de distribución restringida habitando zonas altas (Abdala et al. 2012; Diaz-Gomez 2007), así, la valoración de dichas especies para los cálculos de las áreas prioritarias aumentó considerablemente en el escenario en el que utilizamos la sensibilidad diferencial (en función del modelo generado en el capítulo 2).

Por otra parte, la región del Chaco se caracteriza por ser una región muy extensa y predominantemente llana y baja (Cabrera 1976; Olson 2001; Morrone 2006) por lo tanto, si bien existen excepciones, las especies de lagartos y serpientes que lo habitan son principalmente especies que no alcanzan grandes altitudes y de distribuciones amplias (Ceia et al. 1994; Leynaud & Bucher 1999, Scrocchi et al. 2008; Abdala et al. 2012; Giraudo et al. 2012). Esta es la razón por lo cual el valor de conservación disminuyó para muchas de las especies del Chaco en los análisis del presente capítulo (o a lo sumo no aumentó en manera proporcional a los aumentos de otras regiones, como la Puna). Si además consideramos la baja diversidad de especies exclusivas en el Chaco (ie. especies no compartidas con otras regiones del área de estudio) (Leynaud & Bucher 1999), en comparación con la Puna o las Yungas, se explica la gran disminución de zonas prioritarias en esta región.

En este punto, y luego de discutir los cambios producidos en las áreas prioritarias producto de valuar a las especies en función de su sensibilidad diferencial al CCG (i.e. en función de las características de sus distribuciones), resulta de suma importancia discutir los pro, los contra, y la utilidad de priorizar el territorio en el NOA utilizando este recurso. Como se discutió en el

capítulo anterior, las zonas del Chaco son regiones de altísima urgencia en términos de conservación principalmente, por ser regiones de gran aptitud agrícola (Fuller et al. 2007; Dobrovolski et al. 2011; Faleiro et al. 2013; Nori et al. 2013). Al valuar las especies utilizando su altitud y amplitud de distribución, muchas especies de alta prioridad en términos de conservación (categorizadas como AM o VU, ej. *Boa constrictor*, *Epicrates alvarezi* o *Stenocercus doellojuradoi*), disminuyen considerablemente su valor para el cálculo de las áreas prioritarias (en relación al resto de las especies), y así resultan sub-valoradas, ‘devaluándose’ el Chaco, la región de mayor urgencia en términos de conservación en el NOA. Cabe destacar también que existen otras especies chaqueñas con problemas de información que no pudieron ser incluidas en los análisis por déficits de datos, como *Urostrophus gallardoi*, sin embargo dado las características de sus distribuciones, el patrón de cambio en su ‘valoración’ para el cálculo de áreas prioritarias hubiese sido muy similar.

Por otro lado, como también mencionamos anteriormente, las regiones donde habitan las especies que alcanzan las mayores altitudes, muchas de ellas de distribución restringida, son regiones que si bien son aptas para ciertos usos antrópicos como la minería, no son aptas para las actividades antrópicas de mayor impacto o sobre la biodiversidad (como la agricultura y ganadería intensiva) (Sala et al. 2000; Green et al. 2005). Al valuar a las especies de estas regiones en función de su sensibilidad potencial al CCG (i.e. en función de las características de sus distribuciones), se observa que muchas de ellas alcanzan grandes valores de conservación, siendo que las amenazas antrópicas sobre ellas (descartando la exposición al CCG) son escasas, y las regiones que habitan se hallan poco modificadas. Además, al ‘sobreevaluar’ a las especies potencialmente más sensibles al CCG, indirectamente se quita valor a zonas donde la urgencia es realmente muy alta, y fundamentalmente donde un sistema acorde de áreas protegidas resultaría

extremadamente útil para conservar poblaciones de especies, aislándolas del disturbio que más las afecta, la pérdida de hábitat (Sala et. al. 2000; Green et al. 2005).

Ahora, la pregunta que debemos hacernos es: ¿Es un área protegida útil para preservar a las especies del efecto del CCG en las zonas más vulnerables al fenómeno?, la respuesta es compleja, pues si bien un área protegida puede ser muy útil para resguardar a poblaciones de ciertas especies de futuros disturbios antrópicos que podrían perjudicarlas (ej. una nueva mina o yacimiento de petróleo) en sinergia con el CCG, estas no son útiles para protegerlas del CCG *'per se'*. Así, en las regiones de mayor vulnerabilidad al CCG (ie. la Puna y las Yungas), las áreas protegidas deberían ser un recurso, mediante el cual sea posible compatibilizar la conservación de las especies con las extracción de minerales y petróleo. En relación a esto, resulta importante mencionar que en los escasos trabajos en los que se consideró el efecto del CCG para calcular las áreas prioritarias, al igual que el capítulo previo de esta tesis (ej. Carrol et al. 2010; Loyola et al. 2012; Lemes & Loyola 2013; Faleiro et al. 2013), si bien no se dio mayor valor a una especie por considerarla más vulnerable al CCG, se consideró el efecto del CCG sobre los sitios habitables por las especies valorando las zonas donde se espera que las especies continúen habitando a futuro), lo cual resulta de gran importancia.

En conclusión, resulta importante considerar el potencial efecto del CCG en el cálculo de las áreas de conservación, para priorizar zonas donde se espera que las especies continúen habitando (Carrol et al. 2010; Loyola et al. 2012). También es sumamente útil incorporar el efecto de diversos disturbios o 'conflictos por la tierra', para compatibilizar el uso con la conservación del territorio (Faleiro et. al. 2013). No obstante, valorar a las especies en función de su exposición o sensibilidad potencial al CCG, puede no resultar útil: esto puede 'desbalancear' los escenarios de

priorización, sobrevalorado zonas donde las áreas protegidas no resultarían tan útiles, y fundamentalmente no son tan urgentes.

Conclusiones Generales

En función de los resultados obtenidos y discutidos, se destacan las siguientes conclusiones generales:

- ✓ La sensibilidad al CCG de las especies de los Squamata del NOA se halla relacionada con (a) las propiedades del nicho climático de las especies (b) ciertos requerimientos climáticos específicos (c) las características de los rangos de distribución de las especies. Estas relaciones mencionadas son independientes de las relaciones filogenéticas entre las especies.

- ✓ La posición (marginalidad) de las serpientes y lagartos del NOA en el espacio climático, resulta significativamente correlacionada a la exposición (y por ende con la vulnerabilidad) de las mismas al CCG. Asimismo, mostramos que combinando la posición y la amplitud del nicho climático de las especies (i.e. las propiedades del nicho climático), la sensibilidad potencial de las especies al CCG puede ser explicada de forma más precisa que mediante alguna de estas variables individualmente.

- ✓ Considerando los requerimientos climáticos específicos, hemos puesto en evidencia que las especies de serpientes y lagartos del NOA que habitan las zonas de menor estacionalidad climática, y menores temperaturas en los meses cálidos, resultan las más vulnerables al efecto del CCG. Dichas características climáticas son propias de las zonas del área de estudio donde habitan las especies climáticamente marginales, y por ende más sensibles al CCG.

- ✓ La altitud máxima alcanzada por las especies y la cercanía de estas a la Cordillera de los Andes (ambos rasgos geográficos, indicadores de la marginalidad de las especies en el espacio climático) resultan individualmente, los aspectos geográficos más importantes para explicar la sensibilidad de los lagartos y serpientes del NOA al CCG.

- ✓ La forma más precisa de explicar la exposición (y potencial vulnerabilidad) de las especies en el espacio climático a partir de los rasgos geográficos de la distribución de las serpientes y lagartos del NOA, es mediante la combinación de indicadores de la marginalidad y amplitud de las especies en el espacio climático.

- ✓ Las especies de lagartos y serpientes del NOA, que alcanzan las mayores alturas (indicador de la posición del nicho climático) y poseen las distribuciones más restringidas (indicador de la amplitud del nicho climático) son las más expuestas (y potencialmente vulnerables) al efecto potencial del CCG.

- ✓ En concordancia con la conclusión anterior, los mayores efectos del CCG sobre las áreas prioritarias de conservación se ubicaron en las regiones de la Puna y Yungas (regiones que ocupan importantes alturas, y particularmente en la Puna habitada por un gran número de especies de lagartos micro-endémicos).

- ✓ El potencial efecto del CCG genera grandes cambios configuracionales en las áreas de conservación prioritaria para los lagartos y serpientes del NOA. No obstante si estos

cambios son tenidos en cuenta, la eficiencia del escenario de conservación prácticamente no disminuye.

- ✓ La región de la Puna posee en el NOA el mayor porcentaje de zonas de alta prioridad para la conservación de los lagartos y serpientes de dicho área.
- ✓ La ecoregión de las Yungas resultó la región en la cual se encuentran los mayores déficits de zonas destinadas a la conservación de lagartos y serpientes.
- ✓ El avance agrícola, produce importantes disminuciones en la representatividad de los escenarios de conservación, lo cual hace que aquellas zonas con alta aptitud agrícola resulten las de mayor urgencia en términos de conservación. Conclusión de la cual se desprende la necesidad de incrementar rápidamente las superficies protegidas en las regiones de mayor prioridad del Chaco de forma tal de poder conservar adecuadamente la fauna de lagartos y serpientes del NOA a futuro.
- ✓ Si bien resulta de gran importancia considerar el potencial efecto del CCG en el cálculo de las áreas prioritarias, y así incluir como zonas de alta prioridad aquellas áreas donde se espera que las especies continúen habitando a futuro; el recurso de dar peso a las especies en función de su sensibilidad CCG para el cálculo de las áreas prioritarias no resulta beneficioso en este caso de estudio, principalmente, porque esto genera un desbalance en las zonas prioritarias que hace que las zonas de mayor urgencia en términos de conservación pierdan prioridad.

Literatura citada

- Abdala C.S., Acosta J.L., Acosta J.C., Álvarez B.B., Avila L.J., Blanco G.M., Bonino M., Boretto J.M., Brancatelli G., Breitman M.F., Cabrera M.R., Cairo S., Corbalán V., Hernando A., Ibargüengoytía N.R., Kacoliris F., Laspiur A., Montero R., Morando M., Pelegrin N., *et al.* (2012) Categorización del estado de conservación de las lagartijas y anfibios de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, **26**, 215–247.
- Allouche O., Tsoar A., & Kadmon R. (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, **43**, 1223–1232.
- Anderson R.P., Lew D., & Peterson A.T.T. (2003) Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*, **162**, 211–232.
- Araújo M.B., Alagador D., Cabeza M., Nogués-Bravo D., & Thuiller W. (2011) Climate change threatens European conservation areas. *Ecology letters*, **14**, 484–92.
- Araújo M.B. & New M. (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in ecology & evolution*, **22**, 42–7.
- Araújo M.B. & Rahbek C. (2007) Conserving biodiversity in a world of conflicts. *Journal of Biogeography*, **34**, 199–200.
- Araújo M.B., Thuiller W., & Pearson R.G. (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, **33**, 1712–1728.

- Baselga A., Lobo J.M., Svenning J.-C., & Araújo M.B. (2012) Global patterns in the shape of species geographical ranges reveal range determinants. *Journal of Biogeography*, **39**, 760–771.
- Beaumont L.J., Gallagher R. V., Thuiller W., Downey P.O., Leishman M.R., & Hughes L. (2009) Different climatic envelopes among invasive populations may lead to underestimations of current and future biological invasions. *Diversity and Distributions*, **15**, 409–420.
- Bellard C., Bertelsmeier C., Leadley P., Thuiller W., & Courchamp F. (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology letters* **15**, 365–377.
- Blomberg S.P., Garland T., & Ives A.R. (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution; international journal of organic evolution*, **57**, 717–45.
- Bonino M.F., Moreno D.L., Schulte J. a, & Cruz F.B. (2015) climatic change and lizards: the fate of geographic range size. *Regional Environmental Change*, **online first**.
- Boulangéat I., Lavergne S., Van Es J., Garraud L., & Thuiller W. (2012) Niche breadth, rarity and ecological characteristics within a regional flora spanning large environmental gradients. *Journal of Biogeography*, **39**, 204–214.
- Broennimann O., Thuiller W., Hughes G., Midgley G.F., Alkemade J.M.R., & Guisan A. (2006) Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology*, **12**, 1079–1093.

- Brown A. D., Pacheco S., Lomáscolo, T. & Malizia, L. (2006). Situación ambiental en los bosques andinos yungueños. Pp. 52-71. En: Brown A. D., Martínez U., Acerbi M. & Corcuera J. (2006) La situación ambiental de la Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires, Argentina.
- Buckley L.B., Waaser S.A., MacLean H.J., & Fox R. (2011) Does including physiology improve species distribution model predictions of responses to recent climate change? *Ecology*, **92**, 2214–2221.
- Burnham K. & Anderson D. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York.
- Busby, J.R., 1991. Bioclim—a bioclimate analysis and prediction system. In: Margules, C.R., Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis. CSIRO, Melbourne, pp. 64–68.
- Butchart S.H.M., Walpole M., Collen B., van Strien A., Scharlemann J.P.W., Almond R.E. a, Baillie J.E.M., Bomhard B., Brown C., Bruno J., Carpenter K.E., Carr G.M., Chanson J., Chenery A.M., Csirke J., Davidson N.C., Dentener F., Foster M., Galli A., Galloway J.N., *et al.* (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, **328**, 1164–8.
- Cabrera A. (1976) *Regiones fitogeográficas argentinas*. Acme, Buenos Aires, Argentina.
- Cabrera M.R. (2012) A new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from the South American Chaco. *Herpetological Journal*, **22**, 265–275.

- Cabrera M.R. & Etheridge R.E. (2006) New Records and Type Locality Restriction for the Endemic Argentinian Lizard *Cnemidophorus tergoaevigatus* (Squamata : Teiidae) New County Records for Reptiles and Amphibians from Northeast Texas. *Herpetological Review*, **37**, 110–111.
- Calenge C. (2011) Tools for the Analysis of Mapped Data : the adehabitatMA Package. 1–26.
- Canadell J.G., Le Quéré C., Raupach M.R., Field C.B., Buitenhuis E.T., Ciais P., Conway T.J., Gillett N.P., Houghton R.A., & Marland G. (2007) Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 18866–70.
- Carrasco P.A., Mattoni C.I., Leynaud G.C., & Scrocchi G.J. (2012) Morphology, phylogeny and taxonomy of South American bothropoid pitvipers (Serpentes, Viperidae). *Zoologica Scripta*, **41**, 109–124.
- Carroll C., Dunk J.R., & Moilanen A. (2010) Optimizing resiliency of reserve networks to climate change: multispecies conservation planning in the Pacific Northwest, USA. *Global Change Biology*, **16**, 891–904.
- Cei J. (1986) *Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina: herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas*. MR di Scienze Naturali, Torino, Italia
- Cei J. (1993) *Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina: Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas*. MR di Scienze Naturali, Torino, Italia.

- Ceia-Hasse A., Sinervo B., Vicente L., & Pereira H.M. (2014) Integrating ecophysiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography*, **37**, 679–688.
- Chen I.-C., Hill J.K., Ohlemüller R., Roy D.B., & Thomas C.D. (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, **333**, 1024–6.
- Ciarleglio M., Barnes J.W., & Sarkar S. (2008) ConsNet—A tabu search approach to the spatially coherent conservation area network design problem. *Journal of Heuristics*, **16**, 537–557.
- Ciarleglio M., Wesley Barnes J., & Sarkar S. (2009) ConsNet: new software for the selection of conservation area networks with spatial and multi-criteria analyses. *Ecography*, **32**, 205–209.
- Darmon G., Calenge C., Loison A., Jullien J.-M., Maillard D., & Lopez J.-F. (2012) Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography*, **35**, 44–53.
- Dawson, T.P., Jackson, S.T., House, J.I., Prentice, I.C., Mace, G.M., 2011. Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. *Science*, 332, 53–8.
doi:10.1126/science.1200303
- Díaz-Gómez J.M. (2007) Endemism in *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) from the Argentinian Puna. *South American Journal of Herpetology*, **2**, 59–68.

- Dirksen L. & De la Riva I. (1999) The lizards and amphisbaenians of Bolivia (Reptilia, Squamata): checklist, localities, and bibliography. *Graellsia*, **55**, 199–215.
- Dobrovolski R., Diniz-Filho J.A.F., Loyola R.D., Marco Júnior P., & de Marco Júnior P. (2011) Agricultural expansion and the fate of global conservation priorities. *Biodiversity and Conservation*, **20**, 2445–2459.
- Dolédec S., Chessel D., & Gimaret-Carpentier C. (2000) Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, **81**, 2914–2927.
- Dullinger S., Gattringer A., Thuiller W., Moser D., Zimmermann N.E., Guisan A., Willner W., Plutzer C., Leitner M., Mang T., Caccianiga M., Dirnböck T., Ertl S., Fischer A., Lenoir J., Svenning J., Psomas A., & Schmatz D.R. (2012) Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. *Nature*, **2**, 1–4.
- Engler R., Randin C.F., Thuiller W., Dullinger S., Zimmermann N.E., Araújo M.B., Pearman P.B., Le Lay G., Piedallu C., Albert C.H., Choler P., Coldea G., De LAMO X., Dirnböck T., Gégout J.-C., Gómez-García D., Grytnes J.-A., Heegaard E., Høistad F., Nogués-Bravo D., Normand S., Puşcaş M., Sebastià M.-T., Stanisci A., Theurillat J.-P., Trivedi M.R., Vittoz P., & Guisan A. (2011) 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, **17**, 2330–2341.
- Faleiro F. V., Machado R.B., & Loyola R.D. (2013) Defining spatial conservation priorities in the face of land-use and climate change. *Biological Conservation*, **158**, 248–257.
- Ferro V.G., Lemes P., Melo A.S., & Loyola R. (2014) The Reduced Effectiveness of Protected Areas under Climate Change Threatens Atlantic Forest Tiger Moths. *PloS one*, **9**, e107792.

- Ficetola G.F., Thuiller W., & Miaud C. (2007) Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species - the American bullfrog. *Diversity and Distributions*, **13**, 476–485.
- Fordham D. a., Akçakaya H.R., Araújo M.B., Keith D. a., & Brook B.W. (2013) Tools for integrating range change, extinction risk and climate change information into conservation management. *Ecography*, **36**, 956–964.
- Franklin J. (2009) *Mapping species distributions*. Cambridge University Press, New York.
- Gasparri N.I. & Grau H.R. (2009) Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972–2007). *Forest Ecology and Management*, **258**, 913–921.
- Gibbons J.W., Scott D.E., Ryan T.J., Buhlmann K.A., Tuberville T.E., Metts B.S., Greene J.L., Mills T., Leiden Y., Poppy S., & Winne C.T. (2000) The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians Reptile species are declining on a global scale. Six significant threats to reptile populations are habitat loss and. *BioScience*, **50**, 653–666.
- Giraud A. & Scrocchi G. (2002) *Argentinian snakes: an annotated checklist*. Smithsonian Institution, New York, USA.
- Giraud A.R., Arzamendia V., Bellini G.P., Bessa C.A., Cinthia C., Cardozo G., Chiaraviglio M., Costanzo M.B., Eduardo G., Di Cola V., Di Pietro D.O., Kretzschmar S., Palomas S., Nenda J., Rivera P.C., Rodríguez M.E., Scrocchi G.J., & Williams J.D. (2012) Categorización del estado de conservación de las Serpientes de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, **26**, 303–326.

- Gonzales L. (2006) Primer reporte sobre la herpetofauna de la reserva natural “El Corbalán”, Tarija, Bolivia. *Kempffiana*, **2**, 72–94.
- Gonzales L. & Reichle S. (2002) Singularidades de la herpetofauna de la serranía de Santiago de Chiquitos, Santa Cruz, Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología*, **11**, 77–85.
- Green R.E., Cornell S.J., Scharlemann J.P.W., & Balmford A. (2005) Farming and the fate of wild nature. *Science*, **307**, 550–5.
- Harvey M.B., Ugueto G.N., & Gutberlet R.L. (2012) Review of Teiid Morphology with a Revised Taxonomy and Phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria: Squamata). *Zootaxa*, **3459**, 1–156.
- Hanley, J.A., McNeil, B.J., 1982. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology* 143, 29–36.
- Heikkinen R.K., Luoto M., Araujo M.B., Virkkala R., Thuiller W., & Sykes M.T. (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography*, **30**, 751–777.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., & Jarvis A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965–1978.
- Hodgson J.A., Moilanen A., Wintle B.A., & Thomas C.D. (2011) Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 148–152.

- Hof C., Brändle M., Dehling D.M., Munguía M., Brandl R., Araújo M.B., & Rahbek C. (2012) Habitat stability affects dispersal and the ability to track climate change. *Biology letters*, **8**, 639–43.
- Hof C., Levinsky I., Araújo M.B., & Rahbek C. (2011) Rethinking species' ability to cope with rapid climate change. *Global Change Biology*, **17**, 2987–2990.
- Hof C., Rahbek C., Araújo M.B., & Arau M.B. (2010) Phylogenetic signals in the climatic niches of the world's amphibians. *Ecography*, **33**, 242–250.
- Hoyos L.E., Cingolani A.M., Zak M.R., Vaieretti M.V., Gorla D.E., & Cabido M.R. (2013) Deforestation and precipitation patterns in the arid Chaco forests of central Argentina. *Applied Vegetation Science*, **16**, 260–271.
- Illoldi-Rangel P., Ciarleglio M., Sheinvar L., Linaje M., Sánchez-Cordero V., & Sarkar S. (2012) Opuntia in México: identifying priority areas for conserving biodiversity in a multi-use landscape. *PloS one*, **7**, e36650.
- Illoldi-rangel P., Fuller T., Linaje M., Pappas C., Sánchez-Cordero V., & Sarkar S. (2008) Solving the maximum representation problem to prioritize areas for the conservation of terrestrial mammals at risk in Oaxaca. *Diversity and Distributions*, **14**, 493–508.
- IPCC (2007) IPCC Fourth Assessment Report. Disponible: <http://www.ipcc.ch/report/ar4/>
- IPCC (2013) IPCC Fifth Assessment Report. Disponible: <http://www.ipcc.ch/report/ar5/>
- Iwamura T., Guisan A., Wilson K. a., & Possingham H.P. (2013) How robust are global conservation priorities to climate change? *Global Environmental Change*, **23**, 1277–1284.

- Kacoliris F.P., Berkunsky I., & Williams J. (2006) Herpetofauna of the Argentinean Impenetrable Great Chaco. *Phyllomedusa*, **5**, 149–157.
- Kearney M. & Porter W. (2009) Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology letters*, **12**, 334–50.
- Kearney M. & Porter W.P. (2004) Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, **85**, 3119–3131.
- Kearney M., Shine R., & Porter W.P. (2009) The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded ” animals against climate warming. *PNAS*, **106**, 3835–3840.
- Kelley C., Garson J., Aggarwal A., & Sarkar S. (2002) Place prioritization for biodiversity reserve network design: a comparison of the SITES and ResNet software packages for coverage and efficiency. *Diversity and Distributions*, **8**, 297–306.
- Kotiaho J.S., Kaitala V., Komonen A., & Päävinen J. (2005) Predicting the risk of extinction from shared ecological characteristics. *PNAS*, **102**, 1963–7.
- Kremen C., Cameron a, Moilanen a, Phillips S.J., Thomas C.D., Beentje H., Dransfield J., Fisher B.L., Glaw F., Good T.C., Harper G.J., Hijmans R.J., Lees D.C., Louis E., Nussbaum R. a, Raxworthy C.J., Razafimpahanana a, Schatz G.E., Vences M., Vieites D.R., Wright P.C., & Zjhra M.L. (2008) Aligning conservation priorities across taxa in Madagascar with high-resolution planning tools. *Science*, **320**, 222–6.
- Ladle R.J. & Whittaker R.J. (2011) *Conservation Biogeography*. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.

- Langstroth R.P. (2002) Adiciones probables y confirmadas para la herpetofauna Boliviana. *Kempffiana*, **1989**, 101–128.
- Laurance W.F., Useche D.C., Rendeiro J., Kalka M., Bradshaw C.J. a., Sloan S.P., Laurance S.G., Campbell M., Abernethy K., Alvarez P., Arroyo-Rodriguez V., Ashton P., Benítez-Malvido J., Blom A., Bobo K.S., Cannon C.H., Cao M., Carroll R., Chapman C., Coates R., *et al.* (2012) Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature*, **489**, 290–4.
- Lemes P. & Loyola R.D. (2013) Accommodating species climate-forced dispersal and uncertainties in spatial conservation planning. *PloS one*, **8**, e54323.
- Lemes P., Melo A.S., & Loyola R.D. (2013) Climate change threatens protected areas of the Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, **23**, 357–368.
- Lenoir J., Gégout J.C., Marquet P. a, de Ruffray P., & Brisse H. (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, **320**, 1768–71.
- Leynaud G.C. & Bucher E.H. (1999) La fauna de serpientes del Chaco Sudamericano: diversidad, distribución geográfica y estado de conservación. *Miscelanéa*, **98**, 1–45.
- Loyola R., Nabout J., & Trindade-Filho J. (2011) Climate change might drive species into reserves: a case study of the American bullfrog in the Atlantic Forest Biodiversity Hotspot. *Alytes*, **29**, 61–74.

- Loyola R.D., Lemes P., Faleiro F. V, Trindade-Filho J., & Machado R.B. (2012a) Severe loss of suitable climatic conditions for marsupial species in Brazil: challenges and opportunities for conservation. *PloS one*, **7**, e46257.
- Loyola R.D., Lemes P., Nabout J.C., Trindade-Filho J., Sagnori M.D., Dobrovolski R., & Diniz-Filho J.A.F. (2012b) A straightforward conceptual approach for evaluating spatial conservation priorities under climate change. *Biodiversity and Conservation*, **22**, 483–495.
- Margules C.R. & Sarkar S. (2007) *Systematic conservation planning*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- McCarty J.P. (2001) Ecological Consequences of Recent Climate Change. *Conservation Biology*, **15**, 320–331.
- Mendoza E.A. & Gonzáles J.A. (2011) *Las ecoregiones del Noroeste Argentino*. Fundación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Minetti J., González J., & Lillo F. (2006) El cambio climático en Tucumán: sus impactos. Fundación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán.
- Minetti J. & Leiva M. (2005) Variabilidad y cambio climático en el Noroeste Argentino. *El Clima del Noroeste Argentino*. Fundación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán.
- Minoli I., Alvarez D.J., & Avila L.J. (2011) New records and geographic distribution maps for *Bothropoides diporus* Cope, 1862 (Reptilia : Viperidae). *Check List*, **7**, 608–609.

- Moffett A., Garson J., & Sarkar S. (2005) MultCSync: a software package for incorporating multiple criteria in conservation planning. *Environmental Modelling & Software*, **20**, 1315–1322.
- Moilanen A. (2007) Landscape Zonation, benefit functions and target-based planning: Unifying reserve selection strategies. *Biological Conservation*, **134**, 571–579.
- Moilanen A., Franco A.M.A., Early R.I., Fox R., Wintle B., & Thomas C.D. (2005) Prioritizing multiple-use landscapes for conservation: methods for large multi-species planning problems. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **272**, 1885–91.
- Moilanen A., van Teeffelen A.J.A., Ben-Haim Y., & Ferrier S. (2009a) How Much Compensation is Enough? A Framework for Incorporating Uncertainty and Time Discounting When Calculating Offset Ratios for Impacted Habitat. *Restoration Ecology*, **17**, 470–478.
- Moilanen A., Wilson K., & Possingham H. (2009b) spatial conservation prioritization: quantitative methods and computational tools. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Montero R., Scrocchi G.J., Montaña M.E., & Fernandez I.M. (1995) Nuevas citas para Saurios, Anfisbenidos y Ofidios para Bolivia. *Cuadernos de Herpetología*, **9**, 7–13.
- Morrone J.J. (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, **51**, 467–494.

- Nores M. (2009) Are bird populations in tropical and subtropical forests of South America affected by climate change? *Climatic Change*, **97**, 543–551.
- Nori J., Urbina-Cardona J.N., Loyola R.D., Lescano J.N., & Leynaud G.C. (2011) Climate change and American Bullfrog invasion: what could we expect in South America? *PloS one*, **6**, e25718.
- Nori J., Lescano J.N., Illoldi-rangel P., Frutos N., Cabrera M.R., & Leynaud G.C. (2013) The conflict between agricultural expansion and priority conservation areas : Making the right decisions before it is too late. *Biological Conservation*, **159**, 507–513.
- Nori J., Carrasco P.A., & Leynaud G.C. (2014) Venomous snakes and climate change: ophidism as a dynamic problem. *Climatic Change*, **122**, 67–80.
- Olson D.M., Dinerstein E., Wikramanayake E.D., Burgess N.D., George V., Powell N., Underwood E.C., Jennifer A.D., Itoua I., Strand H.E., John C., Loucks C.J., Allnutt T.F., Ricketts T.H., Kura Y., John F., Wettengel W.W., Hedao P., & Kassem K.R. (2001) Terrestrial Ecoregions of the World : A New Map of Life on Earth. *BioScience*, **51**, 933–938.
- Orme D. (2013) The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R. *R package version 0.5*.
- Padial J.M., Castroviejo-Fisher S., Merchan M., Cabot J., & Castroviejo J. (2003) The herpetological collection from Bolivia in the “Estación Biológica de Doñana” (Spain). *Graellsia*, **59**, 5–13.

- Pagel M. (1999) Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, **401**, 877–84.
- Paradis E., Claude J., & Strimmer K. (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, **20**, 289–290.
- Parnesan C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**, 637–669.
- Passos P. & Fernandes R. (2008) Revision of the *Epicrates cenchria* Complex (Serpentes: Boidae). *Herpetological Monographs*, **22**, 1–30.
- Pawar S., Koo M.S., Kelley C., Ahmed M.F., Chaudhuri S., & Sarkar S. (2007) Conservation assessment and prioritization of areas in Northeast India: Priorities for amphibians and reptiles. *Biological Conservation*, **136**, 346–361.
- Perez C.H.F., Frutos N., Morando M., Kozykariski M., & Avila L.J. (2008) Southernmost records for *Homonota fasciata* (DUMÉRIL & BIBRON, 1836) in northern Patagonia, Argentina. *Herpetozoa*, **20**, 182–184.
- Perry A.L., Low P.J., Ellis J.R., & Reynolds J.D. (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, **308**, 1912–5.
- Phillips S.J., Anderson R.P., & Schapire R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231–259.
- Pimm S.L. & Raven P. (2000) Extinction by numbers. *Nature*, **403**, 843–845.

- Pous P., Beukema W., Weterings M., Dümmer I., & Geniez P. (2010) Area prioritization and performance evaluation of the conservation area network for the Moroccan herpetofauna: a preliminary assessment. *Biodiversity and Conservation*, **20**, 89–118.
- Pressey R., Whish G., Barrett T., & Watts M. (2002) Effectiveness of protected areas in north-eastern New South Wales: recent trends in six measures. *Biological Conservation*, **106**, 57–69.
- Primack R. (1993) *Essentials of conservation biology*. Sinaue, Massachusetts, USA.
- Pyron R.A., Burbrink F.T., & Wiens J.J. (2013) A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC evolutionary biology*, **13**, 93.
- Team R (2014) R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2012. Open access available [http//cran. r-project. org](http://cran.r-project.org)
- Rangel T. & Loyola R. (2012) Labeling ecological niche models. *Natureza & Conservacao* **10**, 119–126.
- Rayfield B., Moilanen A., & Fortin M.-J. (2009) Incorporating consumer–resource spatial interactions in reserve design. *Ecological Modelling*, **220**, 725–733.
- Rodrigues A.S.L., Akçakaya H.R., Andelman S.J., Bakarr M.I., Boitani L., Brooks T.M., Chanson J.S., Fishpool L.D.C., Da Fonseca G. a. B., Gaston K.J., Hoffmann M., Marquet P. a., Pilgrim J.D., Pressey R.L., Schipper J., Sechrest W., Stuart S.N., Underhill L.G., Waller

R.W., Watts M.E.J., & Yan X. (2004a) Global Gap Analysis: Priority Regions for Expanding the Global Protected-Area Network. *BioScience*, **54**, 1092–1100.

Rodrigues A.S.L., Andelman S.J., Bakarr M.I., Boitani L., Brooks T.M., Cowling R.M., Fishpool L.D.C., Da Fonseca G.A.B., Gaston K.J., Hoffmann M., Long J.S., Marquet P.A., Pilgrim J.D., Pressey R.L., Schipper J., Sechrest W., Stuart S.N., Underhill L.G., Waller R.W., Watts M.E.J., & Yan X. (2004b) Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature*, **428**, 640–3.

Root T., Price J., & Hall K. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 57–60.

Sala O.E. (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, **287**, 1770–1774.

Le Saout S., Hoffmann M., Shi Y., Hughes A., Bernard C., Brooks T.M., Bertzky B., Butchart S.H.M., Stuart S.N., Badman T., & Rodrigues A.S.L. (2013) Protected Areas and Effective Biodiversity Conservation. *Science*, **342**, 803–805.

Sarkar S. & Illoldi-Rangel P. (2010) Systematic Conservation Planning: an Updated Protocol. *Natureza Conservação*, **08**, 19–26.

Schölkopf B., Platt J.C., Shawe-Taylor J.S., Smola A.J., & Williamson R.C. (2001) Estimating the Support of a High-Dimensional Distribution. *Neural Computation*, **13**, 1443–1471.

Scott Jr. N.J., Giraudo A.R., & Scrocchi G.J. (2006) The genera *Boiruna* and *Clelia* in Paraguay and Argentina. *Papeis Avulsos de Zoologia Sao Paulo*, **46**, 77–105.

- Scrocchi G. & Giraud A. (2012) First records of *Phalotris sansebastiani* Jansen and Köhler, 2008 (Serpentes: Dipsadidae) from Argentina. *Check List*, **8**, 900–902.
- Scrocchi G.J., Moreta J., & Kretzschmar S. (2008) *Serpientes del Noroeste Argentino*. Fundación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Scrocchi G.J., Abdala C.S., Nori J., Zaher H., & De E. (2010) *Reptiles de Río Negro*. Fondo Editorial Rionegrino, Viedma, Argentina.
- Da Silva V.X. & Rodrigues M.T. (2008) Taxonomic revision of the *Bothrops neuwiedi* complex (Serpentes, Viperidae) with description of a new species. *Phyllomedusa*, **7**, 45–90.
- Shine, R. (1985). The evolution of viviparity in reptiles: An ecological analysis. Pages 605–694 in Gans C, Billett F, eds. *Biology of the Reptilia*, Vol. 15, Development B. New York.
- Sinervo B., Méndez-de-la-Cruz F., Miles D.B., Heulin B., Bastiaans E., Villagrán-Santa Cruz M., Lara-Resendiz R., Martínez-Méndez N., Calderón-Espinosa M.L., Meza-Lázaro R.N., Gadsden H., Avila L.J., Morando M., De la Riva I.J., Victoriano Sepulveda P., Rocha C.F.D., Iburgüengoytía N., Aguilar Puntriano C., Massot M., Lepetz V., Oksanen T. a, Chapple D.G., Bauer A.M., Branch W.R., Clobert J., & Sites J.W. (2010) Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, **328**, 894–9.
- Soberón J., Peterson T.A., & Biodiversidad C.N. De (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity informatics*, **2**, 1–10.

Souza Muñoz, M.E., Giovanni, R., Siqueira, M.F., Sutton, T., Brewer, P., Pereira, R.S., Canhos, D.A.L., Canhos, V.P., 2009. OpenModeller: a generic approach to species' potential distribution modelling. *Geoinformatica* 15, 111–135.

Swihart R.K., Gehring T.M., Kolozsvarly M.B., & Nupp T.E. (2003) Responses of “resistant” vertebrates to habitat loss and fragmentation: the importance of niche breadth and range boundaries. *Diversity and Distributions*, **9**, 1–18.

Taylor P. (2004) *Extinctions in the History of Life*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., Erasmus B.F.N., De Siqueira M.F., Grainger A., Hannah L., Hughes L., Huntley B., Van Jaarsveld A.S., Midgley G.F., Miles L., Ortega-Huerta M.A., Peterson A.T., Phillips O.L., & Williams S.E. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145–8.

Thuiller W., Brotons L., Araujo M.B., & Lavorel S. (2004a) Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography*, **27**, 165–172.

Thuiller W., Georges D., Engler R., & Lafourcade B. (2012) Package BIOMOD2. Disponible: <http://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/biomod2.pdf>

Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., & Araújo M.B. (2009) BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, **32**, 369–373.

Thuiller W., Lavergne S., Roquet C., Boulangeat I., Lafourcade B., & Araujo M.B. (2011) Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature*, **470**, 531–4.

- Thuiller W., Lavorel S., & Araújo M.B. (2005) Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 347–357.
- Thuiller W., Lavorel S., Midgley G., Lavergne S., & Rebelo T. (2004b) Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology*, **85**, 1688–1699.
- Tingley M.W., Monahan W.B., Beissinger S.R., & Moritz C. (2009) Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 19637–43.
- Urbina-Cardona J.N., Flores-Villela O., & Paper C. (2010) Ecological-Niche Modeling and Prioritization of Conservation-Area Networks for Mexican Herpetofauna. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology*, **24**, 1031–1041.
- Urbina-cardona J.N. & 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.
- Varela S., Mateo R.G., García-Valdés R., & Fernández-González F. (2014) Macroecología y ecoinformática: sesgos, errores y predicciones en el modelado de distribuciones. *Ecosistemas*, **23**, 46–53.
- Venter O., Fuller R. a, Segan D.B., Carwardine J., Brooks T., Butchart S.H.M., Di Marco M., Iwamura T., Joseph L., O’Grady D., Possingham H.P., Rondinini C., Smith R.J., Venter M.,

& Watson J.E.M. (2014) Targeting global protected area expansion for imperiled biodiversity. *PLoS biology*, **12**, e1001891.

Volante J. (2014) Tesis doctoral: Dinámica y consecuencias del cambio en la cobertura y el uso del suelo en el Chaco Semi-árido. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina.

Whittaker R.J., Araújo M.B., Jepson P., Ladle R.J., Watson J.E.M., & Willis K.J. (2005) Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, **11**, 3–23.