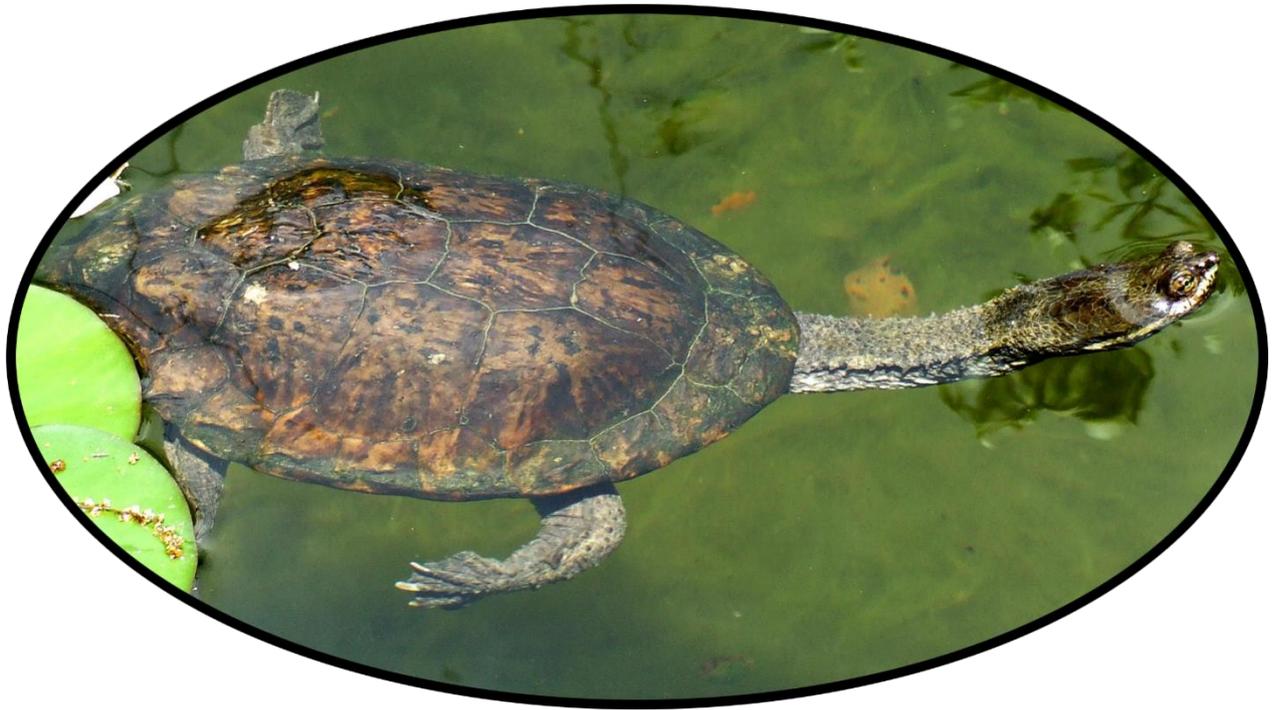




Universidad Nacional de Córdoba
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y
Naturales. Carrera de Ciencias Biológicas

**“El uso de modelos paleoclimáticos para
analizar la distribución actual de *Hydromedusa
tectifera* (Testudines, Chelidae)”**



Tesinista: María del Mar Álvarez de Miguel.

Firma:

Director: Javier Nori.

Firma:

Co-director: Gerardo C. Leynaud.

Firma:

Lugar de trabajo: Centro de Zoología Aplicada, Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.

2017

“El uso de modelos paleoclimáticos para analizar la distribución actual de *Hydromedusa tectifera* (Testudines, Chelidae)”

Tribunal Examinador:

Cabrera, Mario Roberto

Firma:

Carezzano, José Fernando

Firma:

Torres, Ricardo

Firma:

Calificación:

Fecha:

Índice:

Agradecimientos	4
Resumen	5
Introducción	6
<i>Objetivos Generales</i>	9
<i>Objetivos Específicos</i>	9
Metodología	9
<i>Obtención de datos de la especie de estudio</i>	9
<i>Variables climáticas</i>	10
<i>Modelos de distribución de especies</i>	12
<i>Calibración</i>	13
<i>Testeo</i>	14
Resultados	16
<i>Evaluación de los modelos</i>	22
Discusión	22
<i>Conclusión</i>	26
Bibliografía	27
Anexo 1	31

Agradecimientos

A mi director, Javier Nori, por la paciencia y predisposición de enseñarme, escucharme y retarme de vez en cuando. A Gerardo, mi co-director, por toda la ayuda y por hacerme sentir cómoda desde el primer día en un nuevo lugar.

A los chicos del Cza (Juli, Maxi, Andre, Dani y Euge) por el apoyo, los mates y la compañía.

A Sara Varela, que me ayudó, aconsejó y me dio herramientas para aprender sobre modelado.

Al tribunal, por sus atentas correcciones, que dieron forma y mejoraron este trabajo.

A mi Mamá que me dio la posibilidad de estudiar Biología, por el aguante y la compañía durante todo el proceso. A mi hermana por estar. Y a el resto de mi familia.

A mis amigos, por volverse parte de mi vida y alegrar mis días.

A Rodri, por volverse una de las personas más importantes de mi vida, por empujarme a ser mejor cada día, y por estar acompañándome en todo momento.

A la Universidad Nacional de Córdoba, por la formación y oportunidades brindadas.

Resumen

Hydromedusa tectifera (Chelidae), posee una amplia distribución en Sudamérica. La mayor parte de la misma resulta continua, ubicada al este del continente, además existen tres poblaciones disyuntas en la región central de Argentina. En el presente estudio, en base a información climática, se caracterizaron los sitios climáticamente aptos para la especie y posteriormente se realizaron proyecciones a dos períodos geológicos pasados (Holoceno y Último máximo glacial), con el fin de aportar evidencia para dilucidar si las poblaciones disyuntas de la especie formaron parte de una distribución continua o si las mismas son el resultado de introducciones recientes. Como conclusión podemos decir que los modelos generados en el presente estudio no aportan información concluyente en torno al origen de las poblaciones disyuntas de *H. tectifera* y que la mayoría de las mismas se encuentran en climas sub-óptimos, o al menos, distantes del óptimo climático de la especie, lo cual sugiere una gran tolerancia fisiológica. Por otra parte, si bien estas estas condiciones sub-óptimas habrían sido relativamente constantes en los distintos periodos geológicos analizados, los modelos también sugieren grandes cambios espaciales en torno a los sitios con condiciones aptas para esta especie, lo cual podría estar reflejando importantes cambios en su distribución a lo largo de su historia.

Palabras claves: *Hydromedusa tectifera*; modelos paleoclimáticos; distribución.

Introducción

El género *Hydromedusa* (Wagler 1830) (Familia Chelidae) incluye dos especies de quelidos sudamericanos: *H. maximilianii* (Mikan 1820) y la especie de estudio *H. tectifera* (Cope 1869). Esta última debe su nombre vulgar, “cuello de víbora”, a la longitud de su cuello (Figura 1), el cual es tan largo como el resto de su columna vertebral y se curva en forma de “S” cuando el animal se moviliza (Freiberg 1977, Cei 1993, Cabrera 1998). Alcanza alrededor de 280 mm (largo de caparazón), y la coloración dorsal del mismo es marrón, pardo o verdoso, más claro por ventral (Cei 1993). En relación a los hábitos alimenticios se sabe que se trata de un carnívoro generalista (consume peces, crustáceos, anélidos, insectos, moluscos, arácnidos, etc.) (Bonino et al. 2009).



Figura 1: Ejemplar de *H.tectifera*

H. tectifera se distribuye desde el sur de Brasil, Uruguay, Paraguay hasta el centro de Argentina; ocupando cursos de agua preferentemente lénticos (Cabrera 1998), siendo generalista en relación a la profundidad, turbidez y sustrato (roca granítica, lodo, etc.) de los ríos que habita (Lescano et al. 2008). En nuestro país se encuentra principalmente en el alto Paraná y delta del Paraná, y ríos y arroyos que desembocan en el Río de la Plata ocupando las provincias de Misiones, Entre Ríos, Corrientes y Buenos Aires. Además es importante

destacar que en Argentina existen tres poblaciones disyuntas localizadas en Buenos Aires (Sierra de la Ventana) (Di Pietro et al. 2012); Santiago del Estero (en ríos de la localidad de Atamisqui) (Cabrera 1998) y Córdoba (Sierras Chicas) (Cabrera et al. 1986).

A lo largo del tiempo, la distribución de esta especie ha variado. Los primeros registros fósiles de la especie datan del Plioceno temprano medio (5.33 - 2.58 millones de años antes del presente), encontrados en la provincia de Buenos Aires en el río Quequén Salado (De la Fuente 1992). A su vez, su ancestro extinto *Hydromedusa casamayorensis*, fue registrado durante el Paleoceno Inferior (65 a 55.6 millones de años) (De la Fuente & Bona 2002; De la Fuente & Bona 2014), el cual se encontró en el área del Cañadón Hondo, en el centro oriental de Patagonia, en la provincia de Chubut (Maniel et al. 2012).

Las notables variaciones espacio temporales de la distribución de la especie son reflejo de su diversidad genética actual. En este sentido, Viotto (2014), realizó un estudio genético de dos de las poblaciones disyuntas (de las cuales solo una de ellas fue muestreada a partir de un número significativo de individuos) y una población perteneciente a la distribución continua de la especie. Allí identificó en Argentina, para *H. tectifera*, seis haplotipos en la distribución continua y solo uno (también presente en el 75% de las poblaciones muestreadas de la distribución continua) en la población disyunta en la cual se pudo hacer inferencia. Cabe la posibilidad de que esta baja diversidad genética sumada a la elevada densidad poblacional (Lescano et al. 2008) indique que la poblaciones disyunta de esta especie podrían ser fruto de introducciones antrópicas (Viotto 2014). Sin embargo, también cabría la posibilidad de que estas poblaciones aisladas hubieran estado incluidas en una distribución continental más amplia, y que posteriormente, diversos factores climáticos o topográficos hayan actuado como barreras, dejando geográficamente aisladas estas

poblaciones (Cabrera et al. 1986; Cabrera 1998). Este aislamiento geográfico podría haber generado un “cuello de botella”, explicando la baja diversidad genética de las poblaciones disyuntas.

Los antecedentes planteados, evidencian que el origen de las poblaciones disyuntas de la especie es incierto, existiendo dos hipótesis: que las poblaciones aisladas de la especie son fruto de una introducción humana, y que por ende representen un problema en términos de conservación (por tratarse de una especie no nativa de estos ambientes); o que el origen de estas poblaciones disyuntas es relictual, y fue producto de retracciones y eventos de cuello de botella en la distribución ancestral. Es notable que esta dicotomía resulta controversial a nivel de la conservación de la especie debido a que, estando la alternativa de que las poblaciones sean un relictos, estas deberían ser protegidas y monitoreadas, ya que en el caso de las Sierras Chicas de Córdoba por ejemplo, la constante expansión humana y la deforestación podrían estar poniendo en riesgo a las poblaciones residentes (Lescano et al.2008).

La disponibilidad de capas de datos espaciales que resumen las condiciones climáticas del pasado, presente y futuro, ha permitido a los biogeógrafos combinarlas con registros de ocurrencias de especies para predecir respuestas biológicas a través de escalas temporales y espaciales grandes (Lima-Ribeiro et al. 2015a). Es por esto que el modelado de distribución de la especie y la proyección de la misma a variables paleoclimáticas podría aportar evidencias en relación al problema de conocer cuál es la causa de la distribución disyunta de *H. tectifera*.

Teniendo en cuenta los antecedentes planteados, los objetivos de este trabajo son los siguientes:

Objetivo General:

- Comparar los sitios con condiciones aptas para la especie en la actualidad y en períodos geológicos pasados, a fin de determinar si las poblaciones actualmente disyuntas formaban parte de una distribución continental continua.

Objetivos Específicos:

- Estimar, a partir de modelos de distribución de especies, sitios que actualmente poseen condiciones climáticas aptas para la especie.
- Mapear las condiciones climáticas aptas para la especie en períodos pasados.

Metodología

Obtención de datos de la especie de estudio:

Se recopilaron registros de presencia de la especie, a lo largo de todo su rango de distribución. Estos registros se obtuvieron a partir de bases de datos de museos y una revisión bibliográfica exhaustiva (por ej: Luederwaldt 1926, Cabrera 1986, Chébez & Rolon 1989, Lema & Sarmiento Ferreira 1990, Aquino et al. 1996, Cabrera 1998, Noletto et al. 2006, Fagundes & Bager 2007, Condez et al. 2009, Sousa & Novelli 2009, Clavijo – Baquet et al. 2010, dos Santos Schmithdt et al. 2011, Martins et al. 2011, Mascarenhas et al. 2013, Novelli et al. 2014 y Viotto 2014). Accesoriamente, se emplearon algunos registros de ocurrencia de *H. tectifera* disponibles en el portal Global Biodiversity Information Facility (<http://www.gbif.org/>), en estos casos se prestó especial atención a la fuente del registro siguiendo los criterios que establece Maldonado et al. (2015). Aquellos sitios que carecían de

coordenadas geográficas fueron geolocalizaron usando el software Google Earth, gazetteers y sistemas de información geográfica (Ver Anexo 1).

Variables climáticas:

Las variables utilizadas para generar los modelos de distribución de la especie y posteriores proyecciones a condiciones climáticas pasadas fueron diseñadas especialmente para este estudio, en base a la biología de la especie. Para ello se consideraron los estadios del ciclo de vida más susceptibles al clima (huevo y neonato), y se generaron variables que podrían limitar la distribución de la especie en dichos estadios. Los períodos correspondientes a cada uno de los estadios susceptibles de *H. tectifera* se determinaron a partir de un relevamiento bibliográfico (Gallardo 1956; Freiberg 1977; Benefield 1979; Achaval & Melgarejo 1980; Gallardo 1982; Achaval & Olmos 1997; Chinnen et al. 2004; Fagundes & Bager 2007 y Bager & Rosado 2010). Sin embargo, es importante aclarar que los estudios sobre ecología reproductiva de *H. tectifera* están basados casi totalmente en individuos cautivos (Fagundes & Bager 2007), estos además son relativamente pocos y la mayoría realizados en Brasil.

Las variables generadas fueron:

1. Precipitaciones de los meses de oviposición: se generó un raster a partir del promedio de las precipitaciones de noviembre y diciembre, los cuales corresponden a los meses en los cuales *H. tectifera* ovipone.
2. Temperaturas máximas de los meses de oviposición: se generó raster a partir del promedio de las temperaturas máximas de los meses de noviembre y diciembre, los cuales corresponden a los meses en los cuales *H. tectifera* ovipone.
3. Temperaturas mínimas de los meses de oviposición: se generó raster a partir del promedio de las temperaturas mínimas de los meses de noviembre y diciembre, los cuales corresponden a los meses en los cuales *H. tectifera* ovipone.

4. Precipitaciones de los meses de eclosión: se calculó la media (en formato raster) de las precipitaciones de los meses de eclosión de los huevos (enero y febrero).
5. Temperaturas máximas de los meses de eclosión: se calculó la media (en formato raster) de las temperaturas máximas de enero y febrero.
6. Temperaturas mínimas de los meses de eclosión: se calculó la media (en formato raster) a partir del promedio de los meses de enero y febrero.
7. Desvío de las temperaturas medias: se generó un raster a partir de los desvíos de las temperaturas medias de los cuatro meses considerados dentro del estudio (noviembre, diciembre, enero y febrero).
8. Desvío de las precipitaciones medias: se generó un raster a partir de los desvíos de las temperaturas medias de los cuatro meses considerados dentro del estudio (noviembre, diciembre, enero y febrero).

Todas las variables se generaron a partir de promedios mensuales de precipitaciones y temperaturas en formato raster (resolución espacial de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$) descargados de EcoClimate (<http://www.ecoclimate.org>). Debido a que existen disponibles distintas hipótesis que consideran diferentes modelos de circulación global (MCGs; los cuales consisten en simulaciones complejas que describen procesos claves de la atmósfera y circulación oceánica), y que los resultados de las proyecciones de modelos de distribución de especies a los diferentes MCGs difieren entre sí, (Diniz - Filho et al. 2009) es debido a esto, que utilizamos 3 MCG diferentes: *Community Climate System Model* (CCSM), *Model for Interdisciplinary Research On Climate* (MIROC) y *Flexible Global Ocean-Atmosphere-Land System* (FGOALS) en este trabajo de tesis, con el fin de otorgarle más significación estadística al análisis (ver Araújo & New 2007; Varela et al. 2015). Asimismo, como

mencionamos anteriormente, utilizamos 2 períodos geológicos pasados: Holoceno medio (aproximadamente 6000 años atrás) y Último máximo glacial (cerca de 21000 años atrás).

Modelos de distribución de especies (MDEs):

Los modelos de distribución de especies correlacionan los registros de ocurrencia de la especie con variables ambientales mediante algoritmos matemáticos, a fin de generar una relación matemática entre las variables, que permita caracterizar las condiciones climáticas adecuadas para la supervivencia de una especie. Dichas relaciones matemáticas se utilizan posteriormente para mapear los sitio climáticamente aptos para las especies en cuestión (MDEs; Franklin (2009); Anderson et al. 2011). Estos MDEs, permiten calcular en el área de estudio, (y en función a las variables utilizadas), un valor de “idoneidad” para la especie en cada una de las unidades o píxeles en que se encuentra dividida dicha área. Debido a que existe información climática para períodos geológicos pasados (Lima-Ribeiro et al. 2015b), estos modelos son comúnmente utilizados para generar hipótesis sobre los cambios en la distribución de la especie a lo largo del tiempo (MDEs; Franklin, 2009).

Para abordar los objetivos planteados se generaron modelos de distribución de especies para *H. tectifera*, utilizando un algoritmo apto para trabajar solo a partir de registros de presencia (Bioclim; Busby 1991). Los mismos se calibraron considerando las condiciones climáticas en las cuales la especie se encuentra en la actualidad. Luego, para poder determinar las zonas aptas para supervivencia de la especie en la actualidad, se proyectaron a condiciones climáticas actuales y posteriormente para determinar los sitios aptos para la especie en periodos pasados, se re-proyectaron a los distintos períodos geológicos pasados previamente mencionados.

Cada uno de los modelos toma valores de idoneidad desde uno a diez, correspondiendo este último a las condiciones más aptas para la especie en cuestión. Dado que el ensamble se realizó a partir de una sumatoria de los tres modelos de circulación global utilizados (CCSM, MIROC y FGOALS), los valores de “idoneidad” irán desde uno a treinta.

Calibración:

Para la calibración, se utilizó el 80% de los registros de ocurrencia de *H. tectifera* (Figura 2). Las variables se recortaron de manera que el mapa coincidiera con el continente sudamericano (Longitud: -90° a -35°; Latitud: -60° a 10°), siendo importante aclarar que el algoritmo utilizado en este trabajo (Bioclim) no es sensible al área de calibración (Varela et al. 2014). A su vez, al utilizar las variables con una resolución de 0.5° x 0.5° (que corresponde aproximadamente a 50km x 50km), se utilizó una función del software estadístico R (ecospat.occ.desaggregation) que permitió eliminar los registros de ocurrencia que coincidían en un mismo pixel, descartando de esta forma posibles errores en la sensibilidad del algoritmo utilizado.

Los modelos se proyectaron sobre el área de calibración considerando el escenario climático actual y los escenarios pasados para cada uno de los MCGs. Finalmente se generó un consenso para todos los modelos de circulación (raster promedio), en cada uno de los periodos analizados en este estudio.

Con el fin de generar distribuciones binarias (presencia/ausencia) a partir de cada ensamble final, se definió un umbral de corte, este correspondió al 10% de los registros de ocurrencia que presentaban valores con el menor valor de idoneidad (valores por debajo del umbral se consideran ausencias). A partir de definir el valor del umbral, se calculó a partir

del ensamble del presente el valor máximo de idoneidad en el cual 90% de los registros de la especie quedan incluidos en la predicción.

Testeo:

El testeo del modelo se realizó a partir del 20% de los datos la tabla de registros de ocurrencia (este porcentaje fue separado al azar durante cada testeo). Una vez generadas las proyecciones y definido el rango de condiciones aptas, a partir de asumir el umbral detallado párrafos arriba, se procedió a calcular el porcentajes de registros de testeo, dentro (aciertos) y fuera (omisiones) del área predicha. Este proceso se repitió 10 veces (teniendo distintos sets de puntos de testeo cada vez) de forma independiente para los ensambles finales y umbralizados de las proyecciones de cada MCG, finalmente se promedió y calculó el desvío estándar de los porcentajes de acierto obtenidos en cada caso. Optamos por un método de testeo simple e independiente de los errores de comisión, debido a la falta de registros de ausencia para la especie.

También se utilizó el programa QGIS Nodebo 64 bit, para la realización de los mapas finales a partir de los ensambles y la tabla de registros de ocurrencia de la especie. Posteriormente se compararon el ensamble del presente y el de cada uno de los períodos geológicos pasados observando los cambios en los sitios climáticamente aptos para la supervivencia de *H. tectifera*, para poder determinar si las poblaciones disyuntas podrían haber formado parte de una distribución continua.

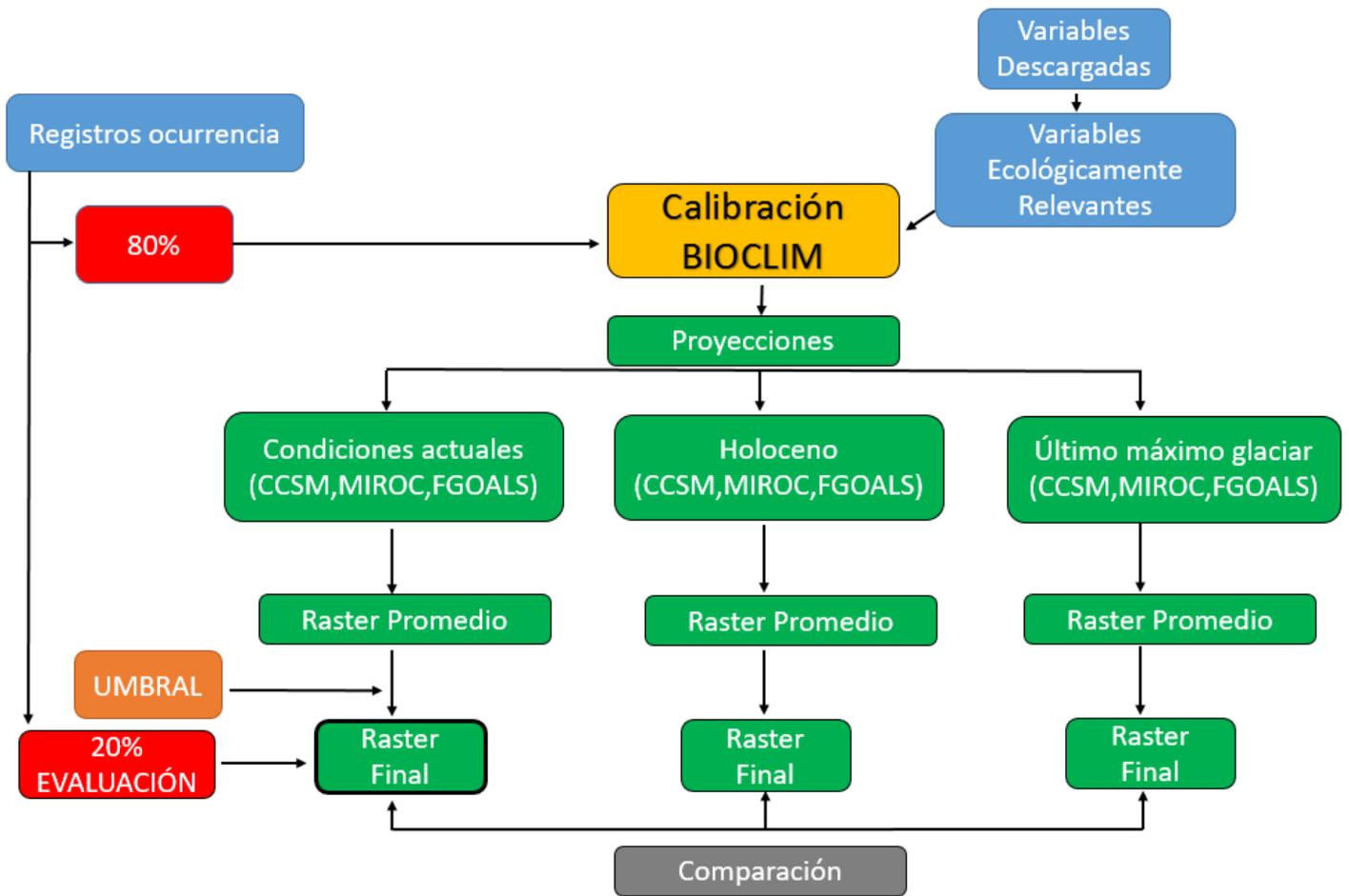


Figura 2: Diagrama de flujo metodológico utilizado en esta tesis.

Resultados

A partir de la recopilación (bibliográfica y de bases de datos) previamente mencionada, se obtuvieron 103 registros de ocurrencia para todo el rango de distribución de *Hydromedusa tectifera* (ver Anexo 1), debido a la posterior limpieza de registros redundantes y al tamaño de los pixeles utilizados solo se utilizaron 50 registros. De estos registros 40 (80%) fueron utilizados para la calibración, mientras que 10 (20%) para la evaluación de los modelos. Los mapas de las Figuras 4 a 6, muestran los sitios con condiciones climáticamente favorables para la especie en cada periodo analizado (i.e. luego de haber eliminado todos los valores bajo del umbral seleccionado) (Figura 3).

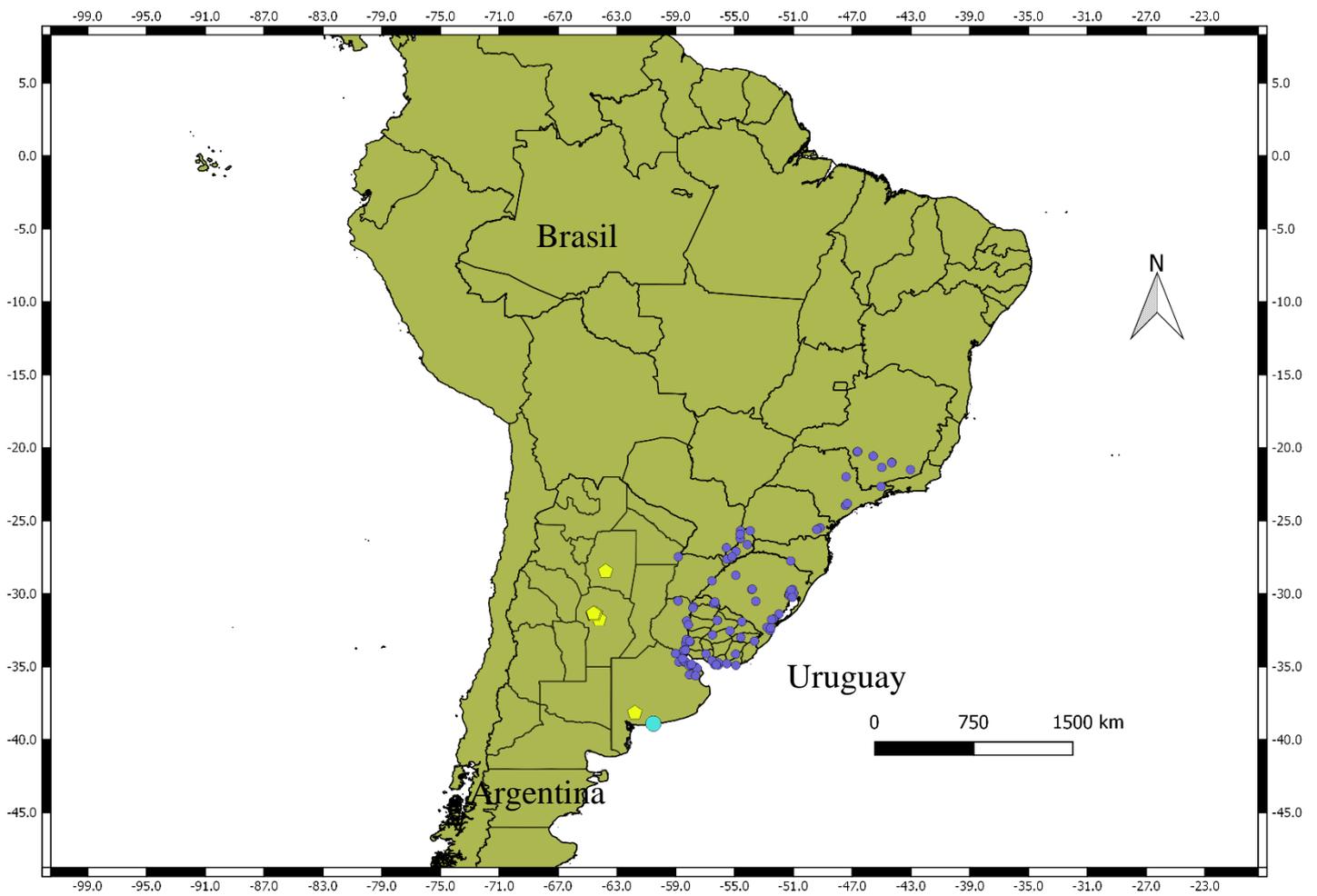


Figura 3. Registros georreferenciados de *H. tectifera* recopilados de bibliografía (ver Anexo 1). Azul: Distribución continua. Verde: Poblaciones disyuntas. Celeste: registro fósil de la especie.

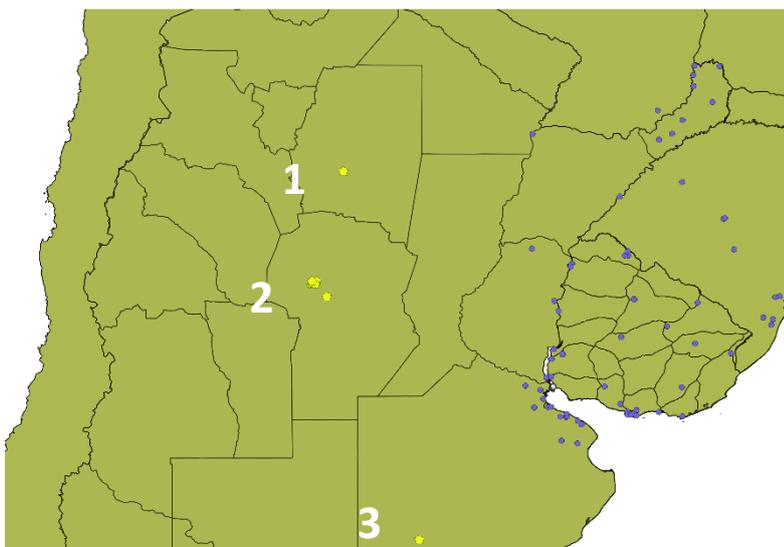


Figura 3(A). Registros georreferenciados de *H. tectifera* de las poblaciones disyuntas. Atamisqui (1), Punilla (2) y Sierra de la Ventana (3)

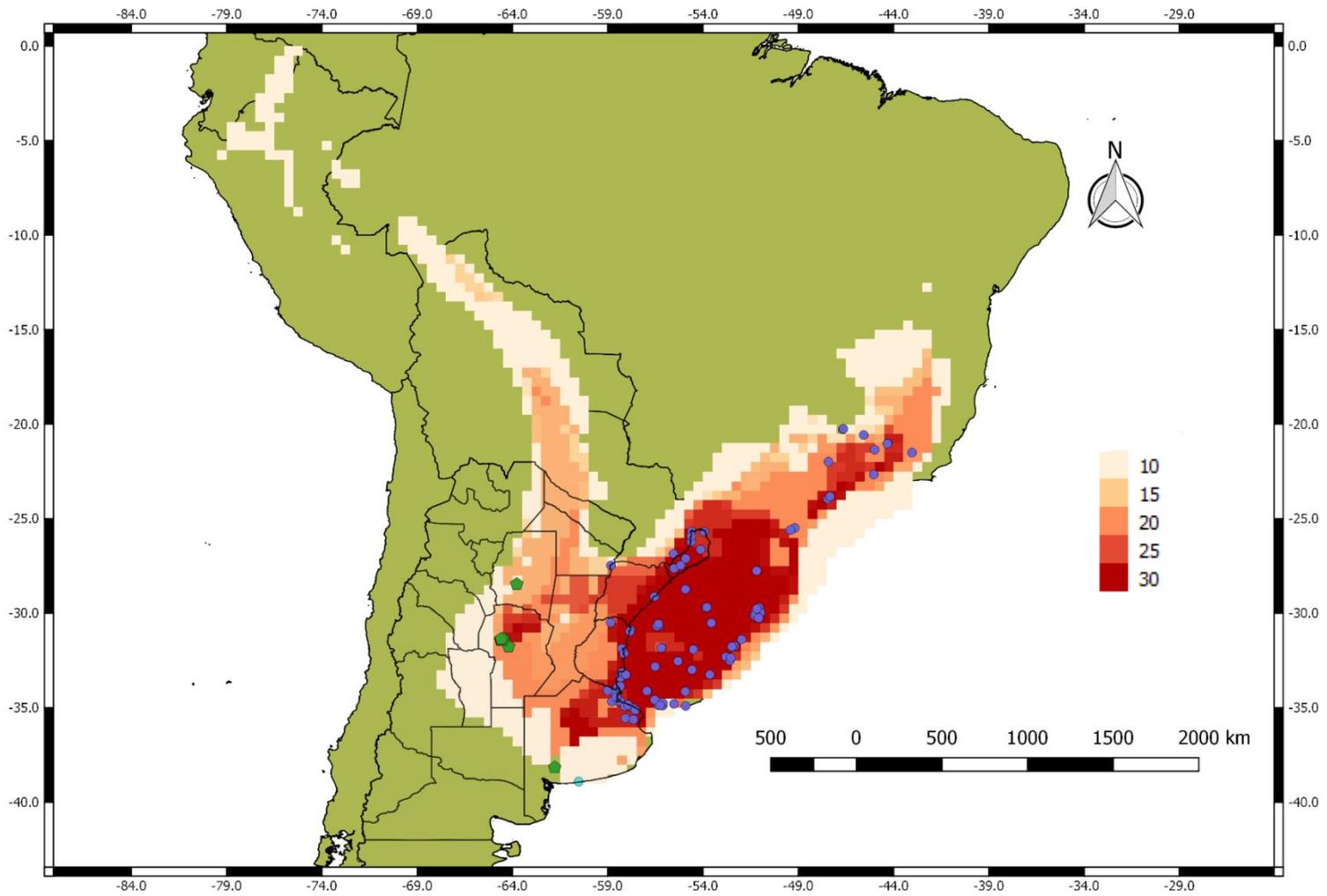


Figura 4: Condiciones climáticamente favorables en el Presente. En la tabla, el valor máximo (ensamble de los 3 MCG), corresponde a los sitios con condiciones más propicias. El valor 10 corresponde a los sitios con condiciones aptas, pero en menor medida.

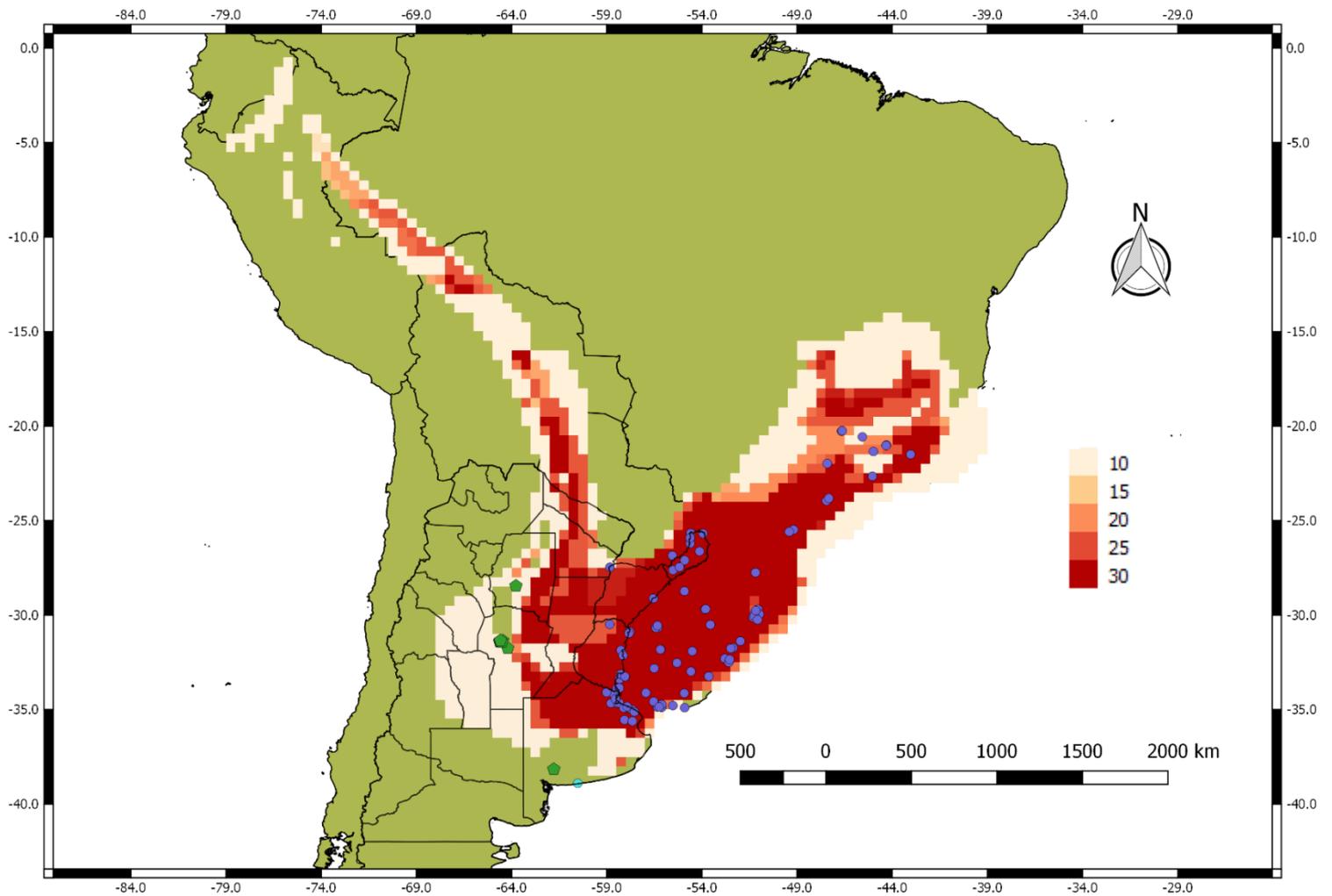


Figura 5: Condiciones climáticamente favorables en el Holoceno. En la tabla, el valor máximo (ensamble de los 3 MCG), corresponde a los sitios con condiciones más propicias. El valor 10 corresponde a los sitios con las condiciones de menor aptitud.

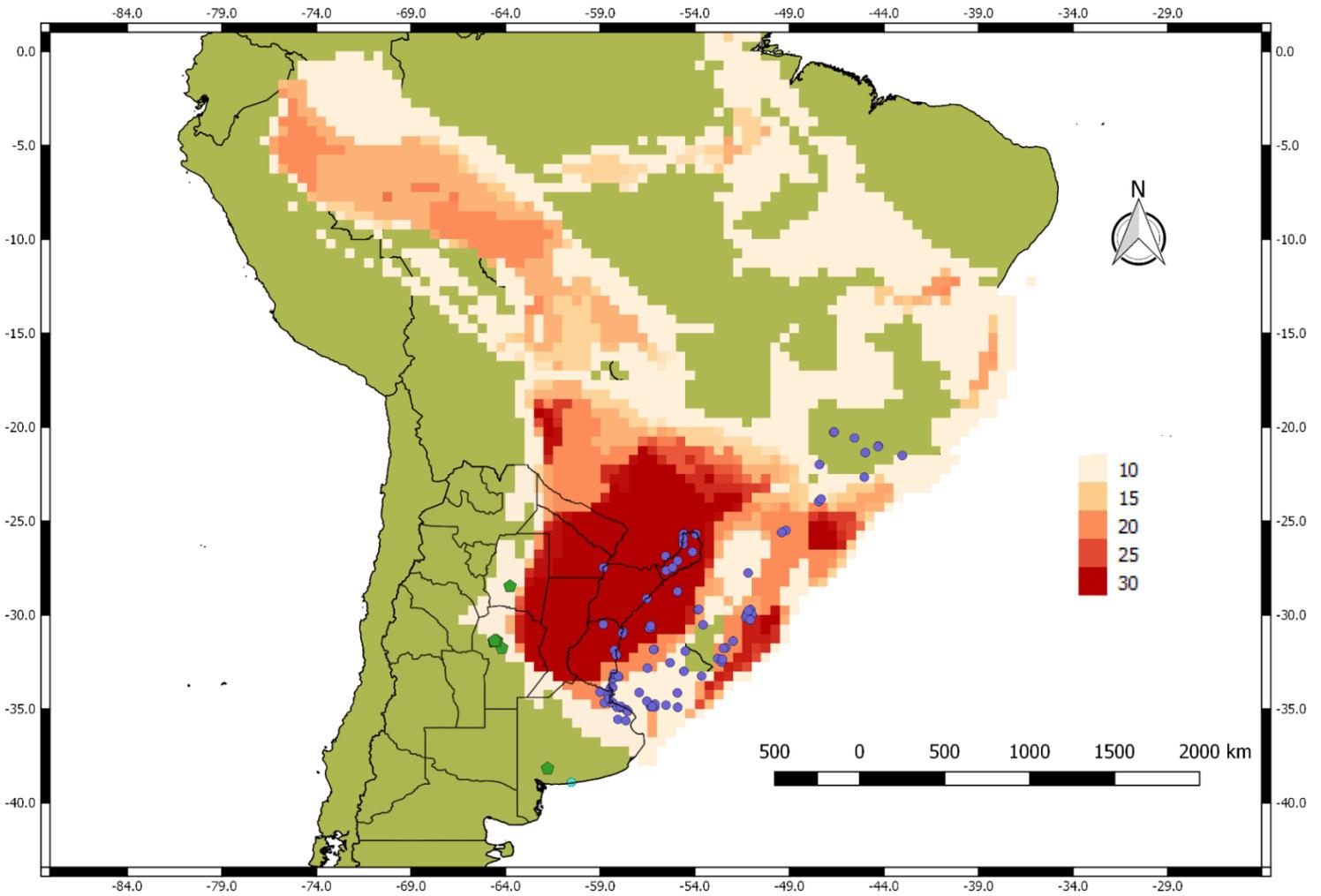


Figura 6: Condiciones climáticamente favorables en el Último máximo Glaciar. En la tabla, el valor máximo (ensamble de los 3 MCG), corresponde a los sitios con condiciones más propicias. El valor 10 corresponde a los sitios con condiciones aptas, pero en menor medida.

Condiciones favorables en el Presente:

Las condiciones climáticamente favorables para la especie en condiciones actuales muestran, en general, una alta concordancia con los registros conocidos de la especie. Pueden observarse una zona con condiciones altamente favorables en el sur de Brasil y noreste de Argentina (la totalidad de la provincia de Misiones, y porciones de Entre Ríos, Corrientes y Buenos Aires) coincidentes con los registros de ocurrencia de las poblaciones correspondientes a la distribución continua. Accesoriamente puede observarse otro sitio con condiciones altamente favorables coincidentes a las Sierras Pampeanas Centrales y norte de Córdoba. Asimismo existen grandes zonas de comisión (de condiciones favorables, pero sin registros conocidos para la especie, probablemente causado por la altitud en dichas localidades y/ cuestiones históricas) al oeste de Paraguay y el centro de Bolivia. Según nuestros resultados todas las poblaciones disyuntas de la especie habitan sitios climáticamente aptos, exceptuando a la población del sur de Buenos Aires (Figura 4).

Condiciones favorables en el Holoceno Medio:

Según los modelos del presente estudio, en el Holoceno Medio (6 mil años atrás) las condiciones climáticamente favorables para la especie mostraban una notoria similitud con las actuales: amplias regiones de condiciones altamente favorables al este del continente. No obstante cabe destacar importantes diferencias: La más notoria es la disminución y hasta ausencia de condiciones favorables en los sitios actualmente habitados por la mayoría de las poblaciones disyuntas (Córdoba y Santiago del Estero). Asimismo puede notarse un notorio aumento de la favorabilidad climática en las regiones centrales de Argentina: Santa Fe, Corrientes y Entre Ríos. Nuevamente la población de Sierra de la Ventana (Buenos Aires) se encuentra fuera de las condiciones aptas para la supervivencia de la especie (Figura 5).

Condiciones favorables para el Último Máximo Glaciar:

Según nuestras proyecciones, hace 21000 años atrás, es decir, durante el Último máximo Glaciar (Figura 6), las zonas climáticamente más aptas para la supervivencia de *H. tectifera* estaban acotadas hacia el noreste de Argentina (centroide en la zona de misiones, sur de Corrientes y Formosa), en Paraguay y una parte de la región sur de Brasil. Asimismo hay zonas potencialmente habitables en gran parte de Brasil, Bolivia y la totalidad de Paraguay, y porciones Perú y Colombia. En cuanto a las poblaciones disyuntas, se puede observar que las poblaciones de Córdoba se encuentran en condiciones no (o muy marginalmente) favorables, sobre el límite de la distribución climáticamente favorable para la especie. En cuanto a la población del sur de Buenos Aires, la misma no se encuentra dentro de condiciones aptas nuevamente.

Evaluación de los modelos:

Las evaluaciones de los modelos sugieren un buen ajuste (basando en el porcentaje de omisión) de los modelos para todas las proyecciones en condiciones actuales. Se obtuvo una media de valor $0,83 \pm 0,14$ para el modelo de circulación global CCSM, mientras que para FGOALS los valores de testeo dieron una media $0,84 \pm 0,13$ y para MIROC: $0,85 \pm 0,13$. El ensamble de los modelos dio $(0,84 \pm 0,01)$. El testeo sólo fue realizado en los ensambles del presente.

Discusión

Los modelos de distribución de especies de los distintos periodos generados en este trabajo no aportan información concluyente en torno al origen de las poblaciones disyuntas de *H. tectifera*. No obstante, evidencian aspectos interesantes en torno al problema: En primer

lugar, se puede ver que en condiciones actuales, varias de las poblaciones disyuntas de la especie se encuentran en climas sub-óptimos, o al menos, distantes del óptimo climático de la especie, lo cual sugiere una gran tolerancia fisiológica. Esto está apoyado en el hecho de que la especie ha sido descrita como un animal “termoconformista” (Molina 2015), es decir un animal que va acrecentando su temperatura conforme aumenta la temperatura del ambiente (termorregulación pasiva) y no buscando activamente sitios de asoleo (Huey & Slatkin 1976; Velásquez et al. 2011). Por lo cual, esta característica tan distintiva de la especie, le permitiría persistir en sitios poco óptimos. Por otra parte, si bien estas condiciones sub-óptimas habrían sido más o menos constantes en los distintos períodos geológicos analizados, nuestros modelos también sugieren grandes cambios espaciales en torno a los sitios con condiciones aptas para esta especie, lo cual podría estar reflejando importantes cambios en su distribución a lo largo de su historia, en concordancia con el registro fósil (De la Fuente 1992).

Si consideramos que las condiciones climáticas son (y han sido) sub óptimas en estos sitios, ello podría indicar una fuerte selección ecológica del haplotipo apto para el clima de Córdoba (el cual podría ser el haplotipo óptimo para las condiciones climáticas de esa región). No obstante, también podría ser indicio de un patrón opuesto, es decir una introducción reciente tal como sugiere Viotto (2014). Esto estaría parcialmente apoyado por el hecho de que la variabilidad genética más alta se encontró en las poblaciones del norte de Bs As (con 5 sets de haplotipos), las cuales corresponden a la distribución continua (Partido de Magdalena y La Plata).

El estudio del rango de distribución de una especie resulta indispensable en términos de conservación. Sin embargo, al no tener un registro temporal de los cambios en la distribución de la especie a lo largo su historia, la distinción de si una especie fue nativa de

una región o no puede resultar confusa (Willis et al. 2006). Es por esto que el modelado paleoclimático (i.e. el mapeo de las condiciones adecuadas para una especie en periodos geológicos pasados), puede aportar información relevante en problemáticas como las tratadas en este trabajo de tesis.

A escalas geográficas grandes, el clima es una de las principales determinantes de la distribución de las especies (Varela et al. 2014), más aún para organismos ectotermos ya que los mismos dependen de variables climáticas para su supervivencia y reproducción. En ese sentido, si tenemos información sobre el clima en épocas geológicas pasadas, podemos determinar zonas aptas para las especies y así inferir posibles cambios en su distribución a una gran escala (Kissling et al. 2016). Y si bien, estos modelos pueden ser informativos y útiles en torno a la problemática, también existen una serie de limitaciones, que deben ser tenidas en cuenta al momento de analizar e interpretar los resultados. La más crítica, es el hecho de que se asume que los requerimientos climáticos de la especie de estudio son estáticos a lo largo del tiempo, lo cual, si bien puede ser más factible para períodos cortos (como por ejemplo en torno a las proyecciones temporales que se generan para determinar el potencial efecto del cambio climático dentro de los próximos 50 o 100 años) es claramente algo muy discutible considerando periodos muy largos de tiempo (como los considerados en este estudio), ya que ignora la potencialidad de la especie de adaptarse a condiciones cambiantes en dichos lapsos temporales. Otra importante limitación a considerar es que este tipo de modelos asume (a menos que esté considerando ese factor) que las interacciones bióticas son constantes o despreciables en la determinación del rango de distribución de la especie (Jeschke & Strayer 2008). Finalmente, existe una limitante asociada a la historia del taxón, es decir, si las proyecciones se hacen, como en este estudio sin considerar los sitios que efectivamente pueden haber sido habitados por la especie a lo largo de su historia es

factible detectar zonas con climas propicios pero a los cuales la especie nunca ha podido acceder en relación a su historia, solo las zonas de comisión detectadas en Paraguay y Bolivia en todas las proyecciones de este estudio.

Existen otras importantes limitantes a tener en cuenta relacionadas a la información climática utilizada para generar los modelos. Por ejemplo, deben haber pasado muchas oscilaciones entre periodos cálidos y fríos que pueden haber causado oscilaciones en la distribución de *H. tectifera*, y desde el modelado no podemos vislumbrarlas al carecer de periodos más antiguos. A su vez, el hecho de que estas variables estén a una resolución tan baja (50 km x 50 km) nos hace plantearnos si las mismas fueron las correctas para el análisis de esta problemática en particular, ya que a este estudio no comprende una escala tan grande, sino más bien regional. Por lo cual se necesitaría información especial más fina, sobre todo para testear hipótesis en condiciones pasadas sobre macroecología y paleobiología. No obstante decidimos utilizar esta fuente de información, ya que las proyecciones paleoclimáticas utilizando variables de WorldClim (<http://www.worldclim.org/>), han sido recientemente criticadas (ver Lima-Ribeiro et al. 2015a).

A pesar de todas las limitantes y supuestos detallados arriba, los modelos de distribución son muy importantes a la hora de la toma de decisiones en cuestiones de conservación (creación de áreas prioritarias, reclasificación de categorías de especies en la IUCN, etc.). La aplicación de estos modelos en torno al tipo de problemáticas planteadas en este trabajo, es decir, que intentan predecir si determinadas poblaciones de una especie tienen un origen nativo/exótico, está relativamente inexploradas, siendo este trabajo uno de los primeros antecedentes en el tema. Si bien es importante considerar que nuestros resultados no aportan información concluyente en torno al problema, la profundización y mejora de este

enfoque metodológico podría resultar una herramienta de utilidad en la toma de decisiones de conservación.

Conclusión

Los modelos utilizados no aportaron información contundente como para responder a esta pregunta, sin embargo, a partir de este trabajo, se podrá rever la metodología y posiblemente a futuro, intentar responderla a partir de ensambles entre distintos algoritmos, posiblemente utilizar variables con resolución más fina y considerando la altitud como variable limitante de la distribución de *H. tectifera*. A su vez, nuevos estudios genéticos que abarquen al resto de las poblaciones disyuntas ayudarían (junto con los modelos) a responder el posible origen de las mismas.

Bibliografía

- Achaval, F., & Melgarejo A. (1980) Tortugas del Uruguay. *Almanaque Bco. Seguros del Estado*, 63, 228 - 232.
- Achaval F., & Olmos A. (1997) Anfibios y Reptiles del Uruguay. *Barreiro y Ramos, Montevideo*. 128 pp.
- Aquino, A. Scott, L. N., & Motte, M. (1996) Lista de anfibios y reptiles del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay. *Ministerio de Agricultura y Ganadería, MNHNP, Colecciones de fauna y flora del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay*, 331-400.
- Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., Araújo, M. B., Peterson, T., Soberón, J., & Pearson, R. G. (2011) *Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49)*. Princeton University Press, Princeton.
- Araújo, M., & New, M. (2007). Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution*. 22 (1), 42–47.
- Bager, A., & Rosado, J. L. (2010). Estimation of core terrestrial habitats for freshwater turtles in Southern Brazil based on nesting areas. *Journal of Herpetology*, 44(4), 658 - 662.
- Benefield, J. (1979). Hatching the argentine snake-necked turtle *Hydromedusa tectifera* at San Antonio Zoo. *International Zoo Yearbook*, 19, 55 - 58.
- Bonino, M., Lescano, J., Leynaud, G., & Haro, J. (2009). Diet of *Hydromedusa tectifera* (Testudines-Chelidae) in a mountain stream of Córdoba province, Argentina. *Amphibia-Reptilia*, 30 (4), 545 – 554.
- Cabrera, M. R., Haro, J. G., & Monguillot, J. C. (1986). Presencia de *Hydromedusa tectifera* y *Phrynops hilarii* (Testudines: Chelidae) en la provincia de Córdoba, Argentina. Argentina: Academia Nacional de Ciencias. Córdoba, Argentina *Miscelanea*. 73, 1-10.
- Cabrera, M. R. (1998). *Las Tortugas Continentales de Sudamérica Austral*. Edición Independiente, Córdoba. 120pp.
- Cei, J. M (1993). Reptiles del Noroeste, Nordeste y Este de la Argentina. Museo Regionale di Scienze Naturali, *Monografía* 14. Torino. 949 pp.
- Chébez, J. C., & Rolón, L. H. (1989). *Parque Provincial Urugua-í*. Ministerio de Ecología y Recursos Naturales Renovables de la Provincia de Misiones, Subsecretaría de Ecología.
- Chinnen, S., Lisboa, C. S., & Molina, F. B. (2004). Biología reproductiva de *Hydromedusa tectifera* em cativo (Testudines, Chelidae). *Arquivos do Instituto Biológico*. 71, 401 - 403.
- Clavijo-Baquet, S., Loureiro, M., & Achaval, F. (2010). Morphological variation in the South American snake-necked turtle *Hydromedusa tectifera* (Testudines: Chelidae). *Chelonian Conservation and Biology*, 9 (2), 231 - 237.

- Condez, T. H., Sawaya, R. J., & Dixo, M. (2009). Herpetofauna dos remanescentes de Mata Atlântica da região de Tapiraí e Piedade, SP, sudeste do Brasil. *Biota neotropica*, 9 (1), 157.
- Cope, E. D. (1869). Seventh contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the American Philosophical Society*. 11, 147-169.
- De la Fuente (1992) M. S. Las Tortugas Chelidae del Terciario Superior y Cuaternario del Territorio Argentino. *Ameghiniana* (Revista Asociación Paleontológica Argentina) 29 (3), 211 - 229.
- De la Fuente, M., de Broin, F. D. L., & de Bianco, T. M. (2001). The oldest and first nearly complete skeleton of a chelid, of the *Hydromedusa* sub-group (Chelidae, Pleurodira), from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Bulletin de la Société géologique de France*, 172 (2), 237 - 244.
- De la Fuente, M. S., & Bona, P. (2002). A new species of the genus *Hydromedusa* Wagler from the paleogene of Patagonia. *Ameghiniana*, 39 (1), 77 - 83.
- De la Fuente, M. S., & Bona, P. (2014). Una nueva especie del género *Hydromedusa* Wagler (Pleurodira, Chelidae) del Paleógeno de Patagonia. *Ameghiniana*, 39 (1), 77 - 83.
- Diniz-Filho J. A. F., Bini L. M., Rangel T. F., Loyola R. D., Hof C., Nogués-Bravo D., & Araújo M. B. (2009) Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography Pattern and diversity in ecology*. 39 (6), 897 - 906.
- Di Pietro, D.O., L. Alcalde, J. D. W., & Cabrera, M. R. (2012). Geographic distribution: *Hydromedusa tectifera* (South American snake-necked turtle) *Herpetology Review* 43: 303.
- dos Santos Schmidt, E. M., Lange, R. R., & Paulillo, A. C. (2011). Determination of snake-necked turtle *Hydromedusa tectifera* (Cope, 1870) (Testudines: Chelidae) plasma protein concentrations by refractometry and the biuret method. *Comparative Clinical Pathology*, 20 (5), 487 - 489.
- Fagundes C. K., & Bager A. (2007). Ecologia reprodutiva de *Hydromedusa tectifera* (Testudines: Chelidae) no sul do Brasil. *Biota Neotropica* (7), 179 – 184.
- Franklin, J. (2009). Mapping species distributions (Usher, M., Saunders, D., Dobson, A. Editors). Cambridge University Press, New York. 320 pp.
- Freiberg, M. A. (1977). Reptilia. Testudines o Chelonia. *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*, 42 (1), 5 - 55.
- Gallardo, J. M. (1956). Tortuga acuática *Hydromedusa tectifera* Cope en cautividad. *Ichthys*, 1 (5-6), 183 - 288.
- Gallardo, J. M. (1982). Anfibios y reptiles del Parque Nacional El Palmar de Colón, Provincia de Entre Ríos. *Anales de Parques Nacionales*, (15), 65 – 75.

- Huey, R. B., & Slatkin, M. (1976). Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*, 51 (3), 363 - 384.
- Jeschke, J. M., & Strayer, D. L. (2008). Usefulness of bioclimatic models for studying climate change and invasive species. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134 (1), 1 - 24.
- Kissling, W. D., Blach-Overgaard, A., Zwaan, R. E., & Wagner, P. (2016). Historical colonization and dispersal limitation supplement climate and topography in shaping species richness of African lizards (Reptilia: Agaminae). *Scientific Reports*, (6) 34014.
- Lema, T. D., & Sarmiento Ferreira, M. T. S. (1990). Contribuição ao conhecimento dos testudines do Rio Grande do Sul (Brasil) lista sistemática comentada (Reptilia). *Acta Biologica Leopoldensia*, 12 (1), 125 - 164.
- Lescano, J., Bonino, M. F., & Leynaud, G. C. (2008). Density, population structure and activity pattern of *Hydromedusa tectifera* (Testudines-Chelidae) in a mountain stream of Córdoba province, Argentina. *Amphibia -Reptilia*, 29 (4), 505 – 512.
- Lima-Ribeiro, M. S., Varela, S., González-Hernández, J., de Oliveira, G., Diniz-Filho, J. A. F., & Terrible, L. C. (2015a). Ecoclimate: a Database of Climate Data From Multiple Models for Past, Present, and Future for Macroecologists and Biogeographers. *Biodivers. Informatics* 10, 1 – 21.
- Lima-Ribeiro M. S., Varela S., & Terrible L. C. (2015b) A Short Guide to the Climatic Variables of the Last Glacial Maximum for Biogeographers. *PLoS ONE* 10 (6), e0129037.
- Luederwaldt, H. (1926). Os chelonios brasileiros, com a lista das especies do Museu Paulista. *Revista do Museu Paulista* 14, 405-470.
- Maldonado, C., Molina, C. I., Zizka, A., Persson, C., Taylor, C. M., Albán, J., Chilquillo, E., Ronsted, N., & Antonelli, A. (2015). Estimating species diversity and distribution in the era of Big Data: to what extent can we trust public databases? *Global Ecology Biogeography*. 24, 973 – 984.
- Maniel, I. J., de la Fuente, M. S., & Sterli, J. (2012). New material of *Hydromedusa casamayorensis* from the Middle Eocene of Patagonia and its phylogenetic implications. In *Symposium on turtle evolution, Tübingen, Germany. Programe and Abstract* (29).
- Martins, A. R., Garbin, R., & Bruno, S. F. (2011). *Hydromedusa tectifera* (South American Snake - necked Turtle). Brazil: Minas Gerais. *Herpetological Review*, 42 (3), 389.
- Mascarenhas, C. S., Souza, J. D., Coimbra, M. A. A., & Müller, G. (2013). Nematode parasites of Chelidae (Testudines) from southern Brazil. *Parasitology research*, 112 (9), 3365 - 3368.
- Mendonça, H. S. T., Silveira, A. L., Salles, R. O. L., & Secco, M. C. (2013). Quelônios do Parque Nacional da Serra do Cipó e da Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira (Minas Gerais): composição faunística e uso de ambientes. Anais do VI Congresso Brasileiro de Herpetologia. *Sociedade Brasileira de Herpetologia*.

Mikan, J. C., Sandler, W., Knapp, J., Miken, J. C., & Strauss, A. (1820). Delectus florae et faunae Brasiliensis. Title page, dedication, preface, and 24 plates all unnumbered. J. C. Mikan, Vindobonae.

Molina, F. (2015) Ecología térmica de la tortuga de agua dulce *Hydromedusa tectifera* (Testudines: Chelidae) en las Sierras de Córdoba, Argentina. Tesina de grado. Centro de Zoología Aplicada. Universidad Nacional de Córdoba. 30 pp.

Noletto, R. B., Kantek, D. L. Z., Swarça, A. C., Dias, A. L., Fenocchio, A. S., & Cestari, M. M. (2006). Karyotypic characterization of *Hydromedusa tectifera* (Testudines, Pleurodira) from the upper Iguazu River in the Brazilian state of Paraná. *Genetics and Molecular Biology*, 29, 263 – 266

Novelli, I. A., Morton, G. F., Trindade, I. T., Neto-Silva, D. A., & Vieira, F. M. (2014). First occurrence of *Spirocamallanus* sp. (Nematoda, Camallanoidea) in a freshwater turtle, *Hydromedusa tectifera* (Cope, 1869) (Testudines, Chelidae), from Brazil. *Herpetology Notes*, 7, 599 - 602.

Sousa, B. M., & Novelli, I. A. (2009). Reptilia, Testudines, Chelidae: *Hydromedusa tectifera*: Distribution extension in Brazil. *Check List*, 5 (3), 396 - 398.

Varela, S., Lima-Ribeiro, M. S., Diniz-Filho, J. A. F., & Storch, D. (2014). Differential effects of temperature change and human impact on European Late Quaternary mammalian extinctions. *Global Change Biology* 21 (4), 1475 - 1481.

Varela, S., Nemésio, A., & De Marco, P. (2015). Adding Biotic Interactions into Paleodistribution Models: A Host-Cleptoparasite Complex of Neotropical Orchid Bees. *Plos One*, 10 (6), e0129890.

Velásquez, J., González, L. A., & Prieto Arias, A. (2011). Ecología térmica y patrón de actividad del lagarto *Anolis onca* (Squamata: Polychrotidae) en la península de Araya, Venezuela. *SABER*, 23(1).

Viotto, E. (2014). Diversidad genética de *Hydromedusa tectifera*. Tesina de grado. Centro de Zoología Aplicada. Universidad Nacional de Córdoba. 45 pp.

Wagler, J. (1830). Descriptiones et icones *Amphibiorum*. Tres partes cum XXXVI tabulis. J. C. Cotta; Monaco, Stuttgart & Tubigen. Págs. S/numerar.

Willis, K. J., & Birks, H. J. B. (2006). What is natural? The need for a long-term perspective in biodiversity conservation. *Science*, 314 (5803), 1261 - 1265.

Citas referenciadas de acuerdo a las normas APA.

ANEXO 1: Tabla de registros de ocurrencia *H. tectifera*

Registro	Longitud	Latitud	Fuente	País	Provincia	Localidad
1	-43.033	-21.5	Sousa, BM & Novelli, IA (2009)	Brasil	Rio de Janeiro	Municipalidad de Teresopolis: Parque Nacional da Serra dos Órgãos
2	-44.304	-21	Sousa, BM & Novelli, IA (2009)	Brasil	Minas Gerais	Ritapolis
3	-44.32	-21.027	Sousa et al. (2009)	Brasil	Minas Gerais	Municipalidad de Ritópolis, Campo das Vertentes
4	-44.990	-21.346	Novelli et al. (2014)	Brasil	Minas Gerais	Municipalidad de Ingai. Area de Cerrado en la Reserva Biológica Unilavras
5	-45.041	-22.654	NHMUK	Brasil	San Pablo	Piquite
6	-45.567	-20.569	Martins et al. (2011)	Brasil	Minas Gerais	Municipio de São Roque de Minas, bacía do rio São Francisco
7	-46.633	-20.248	Mendonça et al. (2013)	Brasil	Minas Gerais	Parque Nacional da Serra da Canastra/ Corrego Pombo
8	-46.639	-20.249	Mendonça et al. (2013)	Brasil	Minas Gerais	Parque Nacional da Serra da Canastra/ rio das Posses
9	-46.660	-20.267	Mendonça et al. (2013)	Brasil	Minas Gerais	Parque Nacional da Serra da Canastra/ Corrego Curtume
10	-47.333	-23.816	Condez et al. (2009)	Brasil	San Pablo	Municipio de Tapiraí
11	-47.416	-21.983	MCZ	Brasil	San Pablo	Calbeira de Emas, Pirossumunga
12	-47.450	-23.95	Condez et al. (2009)	Brasil	San Pablo	Municipio de Piedade
13	-49.186	-25.485	Noletto, R. B et al (2006)	Brasil	Paraná	Rio Iguazu, Cerca de la ciudad de Araucaria
14	-49.41	-25.593	Dos Santos Schmithdt et al. (2011)	Brasil	Paraná	Rio Iguazu, Estado de Araucaria
15	-50.983	-29.953	Lema & Sarmento Ferreira (1990)	Brasil	Rio Grande do Sul	Gravataí
16	-51.058	-29.703	Lema & Sarmento Ferreira (1990)	Brasil	Rio Grande do Sul	Campo bom

17	-51.075	-30.246	Lema & Sarmento Ferreira (1990)	Brasil	Rio Grande do Sul	Viamão
18	-51.168	-29.759	Lema & Sarmento Ferreira (1990)	Brasil	Rio Grande do Sul	São Leopoldo
19	-51.1833	-27.75	SMNS	Brasil	Santa catalina	
20	-51.243	-30.036	Lema & Sarmento Ferreira (1990)	Brasil	Rio Grande do Sul	Porto Alegre
21	-51.246	-29.91	Lema & Sarmento Ferreira (1990)	Brasil	Rio Grande do Sul	Canoas
22	-51.311	-30.112	Cabrera (1998)	Brasil	Rio Grande do Sul	Delta do Guaíba, Ilha das Garças
22	-51.977	-31.381	Luederwaldt (1926)	Brasil	Rio Grande do Sul	São Lourenço do Sul
24	-52.365	-31.737	Mascarenhas et al. (2013)	Brasil	Rio Grande do Sul	Municipalidad de Pelotas
25	-52.483	-31.764	Mascarenhas et al. (2013)	Brasil	Rio Grande do Sul	Capio do Leão
26	-52.545	-32.349	Mascarenhas et al. (2013)	Brasil	Rio Grande do Sul	Rio Grande
27	-52.583	-32.497	Fagundes & Bager (2007)	Brasil	Rio Grande del Sur	Estación Ecológica do Taim
28	-52.796	-32.304	Cabrera (1998)	Brasil	Rio Grande do Sul	Estación Ecológica do Taim
29	-53.558	-30.512	Lema & Sarmento Ferreira (1990)	Brasil	Rio Grande do Sul	Caçapava
30	-53.642	-33.242	Cabrera (1998)	Brasil	Rio Grande do Sul	Lagoa Mirim
31	-53.800	-29.683	MCZ	Brasil	Rio Grande do Sul	Santa María
32	-53.835	-29.703	Lema & Sarmento Ferreira (1990)	Brasil	Rio Grande do Sul	Santa María
33	-54.917	-28.733	Lema & Sarmento Ferreira (1990)	Brasil	Rio Grande do Sul	Boçoroca

34	-56.545	-29.118	Lema & Sarmento Ferreira (1990)	Brasil	Rio Grande do Sul	Itaqui
35	-55.551	-26.85	Aquino et al. (1996)	Paraguay	Itapúa	Pirapo
36	-54.508	-31.912	Cabrera (1998)	Uruguay	Cerro Largo	Sierra de Acegua
37	-54.578	-32.985	ZVCR 5706	Uruguay	Treinta y Tres	Isla Patrulla
38	-54.908	-34.902	Cabrera (1998)	Uruguay	Maldonado	Maldonado
39	-54.926	-34.136	ZVCR 2313	Uruguay	Lavalleja	15 Km de Aigua
40	-55.309	-32.53	ZVCR 307	Uruguay	Durazno	Arroyo Cordobés
41	-55.525	-34.79	ZVCR 1060	Uruguay	Canelones	Arroyo Coronilla, Balneario Santa Lucía del Este
42	-56.106	-34.737	ZVCR 753	Uruguay	Canelones	La Palmita
43	-56.112	-34.883	ZVCR 633	Uruguay	Montevideo	Unión
44	-56.166	-31.819	ZVCR 724, 731, 732, 733, 2311, 2312, 2317	Uruguay	Tacuarembó	Valle Edén
45	-56.183	-31.824	Cabrera (1998)	Uruguay	Tacuarembó	Valle Edén
46	-56.185	-34.842	Cabrera (1998)	Uruguay	Montevideo	Piedras Blancas
47	-56.247	-34.861	ZVCR 5108	Uruguay	Montevideo	Arroyo Pantanoso
48	-56.322	-30.672	ZVCR 726	Uruguay	Artigas	Arroyo Catalán Chico
49	-56.336	-30.559	Cabrera (1998)	Uruguay	Artigas	Arroyo Catalán chico, paso Mendingo
50	-56.339	-34.866	ZVCR 433	Uruguay	Montevideo	Pajas Blancas
51	-56.344	-34.783	Cabrera (1998)	Uruguay	Montevideo	Arroyo de Melilla
52	-56.355	-34.791	MHNM 01771	Uruguay	Montevideo	Rio de la Plata, frente a Santiago Vázquez
53	-56.418	-30.671	ZVCR 2318	Uruguay	Artigas	Arroyo Catalán Chico
54	-56.508	-32.819	Cabrera (1998)	Uruguay	Tacuarembó	Rio Negro, Paso de los Toros
55	-56.535	-34.577	ZVCR 4617	Uruguay	San José	Afluente del Rio San José

56	-56.943	-34.116	Cabrera (1998)	Uruguay	San José	Sierra de Mahoma
57	-57.795	-30.883	ZVCR 2316	Uruguay	Salto	Rio Arapey Grande
58	-57.834	-30.963	ZVCR 3369, ZVCR 4184	Uruguay	Salto	El Espinillar
59	-58.032	-33.277	Cabrera (1998)	Uruguay	Soriano	Arroyo Oaca, cerca de Mercedes
60	-58.049	-33.249	Cabrera (1998)	Uruguay	Soriano	Mercedes
61	-58.147	-32.134	ZVCR 743	Uruguay	Paysandú	Rio Queguay
62	-58.269	-33.135	Cabrera (1998)	Uruguay	Rio Negro	Fray Bentos
63	-58.327	-33.388	ZVCR 764	Uruguay	Rio Negro	Costa del Rio Negro frente a Villa Soriano
64	-58.342	-33.856	Cabrera (1998)	Uruguay	Colonia	Alrededores de Nueva Palmira
65	-58.393	-33.86	Cabrera (1998)	Uruguay	Durazno	Alrededores de Nueva Palmira
66	-58.465	-33.882	ZVCR 3673	Uruguay	Colonia	Nueva Palmira
67	-53.938	-25.686	Cabrera (1998) - Chébez & Rolon (1989)	Argentina	Misiones	General Manuel Belgrano e Iguazú. Parque provincial Urugua-i
68	-54.126	-26.628	Cabrera (1998)	Argentina	Misiones	San Pedro. Refugio Piñalito
69	-54.592	-25.668	MACN 14667, 14668	Argentina	Misiones	Rio Uruguai A 30 km de Pto. Libertad
70	-54.619	-26.208	MACN 12596, 12597, 12598	Argentina	Misiones	Rio Uruguai A 30 km de Pto. Bemberg
71	-54.620	-25.918	Cabrera (1998)	Argentina	Misiones	Departamento Iguazú. Puerto Libertad. Yermal San Martin
72	-54.905	-27.101	Cabrera (1998)	Argentina	Misiones	Cainguas. Aristóbulo del Valle
73	-55.179	-27.463	Cabrera (1998)	Argentina	Misiones	Oberá. Arroyo alrededores de Oberá
74	-55.519	-27.622	Cabrera (1998)	Argentina	Misiones	Leandro L. Alem. Colonia Taranco, Cerro Azul
75	-57.547	-35.114	MACN 7861	Argentina	Buenos Aires	Roberto Payró (Partido Magdalena)
76	-57.55	-35.117	Viotto (2014)	Argentina	Buenos Aires	Buñirigo, (Partido Magdalena)

77	-57.644	-35.019	Viotto (2014)	Argentina	Buenos Aires	Arroyo Tubichamini (Partido Magdalena)
78	-57.650	-35.617	MCZ	Argentina	Buenos Aires	El Tigre
79	-57.923	-34.9	MLP 033	Argentina	Buenos Aires	La Plata
80	-57.934	-34.841	Viotto (2014)	Argentina	Buenos Aires	Ciudad de La Plata, El Gato (Partido La Plata)
81	-57.954	-34.92	MLP 021-023-030, 031, 034-036	Argentina	Buenos Aires	La Plata
82	-58.071	-35.548	MACN 36538, 36539	Argentina	Buenos Aires	Arroyo Vitel 15 km S de la ruta nacional
83	-58.104	-34.912	Viotto (2014)	Argentina	Buenos Aires	Localidad de City Bell, Carnaval (Partido La Plata)
84	-58.341	-34.659	Cabrera (1998)	Argentina	Buenos Aires	Avellaneda. Dock Sud
85	-58.423	-34.662	MACN 30467	Argentina	Buenos Aires	Matanza
86	-58.545	-34.435	MACN 6130	Argentina	Buenos Aires	San Fernando Arroyo Pajarito
87	-58.545	-34.535	Cabrera (1998)	Argentina	Buenos Aires	Rio Lujan
88	-58.621	-34.204	MACN 7399	Argentina	Buenos Aires	Paraná de las Palmas, Canal de la Serna, Tigre
89	-58.782	-34.666	MACN 6923	Argentina	Buenos Aires	Moreno
90	-58.258	-31.862	Cabrera (1998) - Gallardo (1982)	Argentina	Entre Ríos	Colón. Parque Nacional El Palmar
91	-58.842	-30.489	MACN 36540	Argentina	Entre Ríos	Arroyo de los Achivas, Feliciano, Dpto de Concepción del Uruguay

92	-58.831	-27.469	MACN 1641	Argentina	Corrientes	Corrientes
93	-59.012	-34.094	MACN 30473	Argentina	Buenos Aires	Zárate
94	-61.783	-38.156	Di Pietro et al. (2012)	Argentina	Buenos Aires	Sierra de la Ventana, Rio Sauce Grande (Partido Torquisnt)
95	-63.772	-28.458	Cabrera (1998)	Argentina	Santiago del Estero	Atamisqui
96	-64.204	-31.75	Cabrera et al. (1986)	Argentina	Córdoba	Dpto Santa María
97	-64.474	-31.351	Cabrera (1998)	Argentina	Córdoba	Rio Tanti
98	-64.504	-31.422	Viotto (2014)	Argentina	Córdoba	Arroyo Los Chorrillos, Dpto Punilla
99	-64.559	-31.397	Cabrera (1998)	Argentina	Córdoba	Cabalango, Dpto Punilla
100	-64.590	-31.353	Cabrera (1998)	Argentina	Córdoba	Tanti, Dpto Punilla
101	-64.598	-31.399	Viotto (2014)	Argentina	Córdoba	Arroyo Toro Muerto, Dpto Punilla
102	-64.599	-31.357	Viotto (2014)	Argentina	Córdoba	Arroyo Tanti, Dpto Punilla
103	-64.626	-31.412	Cabrera et al. (1986)	Argentina	Córdoba	Dpto Punilla

Abreviaturas Museos

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires

MLP: Museo de Ciencias Naturales, La Plata, Buenos Aires.

MHNM: Museum National d' Histoire Naturelle, Paris

NHMUK: Natural History Museum, Londres.

SMNS: Stuttgart State Museum of Natural History, Alemania.

MCZ: Museum of Comparative Zoology, Estados Unidos.

ZVCR: Departamento de Zoología Vertebrados, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo

