

Trabajo de Tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales



Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

“Comparación de los patrones de distribución de ensambles de anuros del Chaco Semiárido argentino en ambientes con diferente grado de disturbio. Uso de modelos de ocupación”

Lic. Atilio Emiliano Guzmán

Directores:

Dra. María Gabriela Perotti

Prof. Jorge Daniel Williams

2020

Dedicado a todas y todos los que incansablemente luchan por un mundo más justo.

Mujeres, hombres y familias enteras que he conocido en este pasaje de mi vida.

A los que ya no están, los que llegaron y llegarán.

Agradecimientos

Estoy profundamente agradecido de haber compartido esta experiencia con grandes personas que desinteresadamente se involucraron en su realización. Muchas fueron un pilar, un pie de apoyo en los momentos necesarios. Otras un refugio, una llegada en lugares desconocidos. Compañeros de ruta, auxiliares en accidentes y contratiempos en una región por momentos dura. Familias, docentes, colegas, compañeros, amigos, compartiendo bajo aguaceros un pan al horno de barro y mate. Monte fuerte, duro; gente luchadora y cariñosa. Una imagen que cala hondo en cualquier persona que se involucre en esta región. Muchas gracias por darme la posibilidad de conocerlos.

Agradezco a mis directores de tesis Gabriela y Jorge, por su apoyo. A Gabriela que sin conocernos en persona aceptó colaborar y guiarme en este aprendizaje, a Jorge por transmitir la pasión por la herpetofauna y siempre abrir las puertas del museo y laboratorio.

A todas y todos los docentes de posgrado que, durante este aprendizaje, compartieron ideas y sugerencias que me ayudaron a zanjar dificultades.

A Diego Baldo y el grupo herpetológico de Posadas por abrir su colección y ser guía en el reconocimiento de las larvas.

A mis compañeros de Parques, al personal del Parque Nacional Copo, el Impenetrable, Chaco y la Reserva Natural Formosa. En especial a Lorena Paszko, Leonardo Juber, Pablo Waisman, Marcos Malaspina, al equipo de movilidad del Parque Nacional Chaco que me asistió mecánicamente en más de una oportunidad. A mis compañeras de oficina, Viviana Benesosvki, Carina Cordini y Veronica Bernava por aguantarme en este recorrido.

A mi familia grande, que ha contribuido de mil maneras a ser lo que soy y llegar hasta acá. Amigos casi hermanos (Toto, Marian, Juanjo) que nos hemos acompañado en cada una de nuestras aventuras desde chicos. A mi gran amigo Angel, quien me ayuda en cuanto locura surja. Esta vez, por los flameantes caminos formoseños, al ritmo lento de la “chero” de 2 ventanillas sin aire.

A la “abuela Bety” por ser mi reemplazo en cada campaña desde que Adela y Salvador tenían 2 años. Cubriendo siempre el vacío que dejaba con amor y paciencia. Muchas gracias Beatriz, sin vos esto no hubiese sido posible.

A mi madre, Juliana Kiss. Pese a transitar muchas experiencias sin vos te recuerdo cada día. Tu ejemplo ha sido y es para mí una guía.

A mis hijes, Adela y Salvador por esperar con ansias el regreso de mis viajes y mis anécdotas.

En este camino ha sido esencial Ele (Elena), con quien construimos un hogar y estoicamente se ocupó y se ocupa de les niñes. Quien me ayuda a ser mejor persona, mejor padre y mejor profesional. Siempre apoyando mi trabajo y haciéndome reflexionar con otra mirada que inspira. Un sustento a cada paso, dándome ánimo para llegar hasta acá. ¡Gracias!

INDICE DE CONTENIDOS

RESUMEN	i
ABSTRACT.....	iii
CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
El Gran Chaco-Características de la región.....	1
El área de estudio.....	3
Hipótesis y Objetivos	15
Metodología general.....	17
Bibliografía	29
CAPITULO II. DIVERSIDAD DE ESPECIES	36
Objetivos Específicos.....	36
Introducción	36
Metodología	39
Análisis estadístico	41
Resultados	47
Discusión	54
Conclusiones	57
Bibliografía	59
CAPÍTULO III. PRESENCIA - AUSENCIA DE ESPECIES. MODELOS DE OCUPACIÓN	64
Objetivos Específicos.....	64
Introducción	64
Metodología.....	67
Análisis estadístico	76
Resultados	84
Discusión	110
Conclusiones	115
Bibliografía	118
CONSIDERACIONES y CONCLUSIONES FINALES.....	126
Bibliografía	131

RESUMEN

El Gran Chaco Americano es la segunda ecorregión boscosa más grande de América del Sur ocupando territorio de Argentina, Paraguay, Bolivia y una pequeña porción de Brasil. Un paisaje de gran extensión integrado por bosques, arbustales, pastizales, esteros, sabanas, salitrales, sierras y ríos, de excepcional biodiversidad, donde se reconocen más de 3.400 especies de plantas, 500 especies de aves, 150 especies de mamíferos, 120 especies de reptiles y 100 especies de anfibios. A pesar de esto, desde hace más de un siglo el Gran Chaco enfrenta la pérdida sostenida de su patrimonio natural y cultural a causa del uso no planificado de los recursos con tasas de conversión superiores al promedio mundial.

El 62 por ciento de esta región se encuentra dentro del territorio argentino y consta de dos ecorregiones, el Chaco Seco y el Chaco Húmedo. El Chaco Seco se extiende por nueve provincias argentinas, dividiéndose a su vez en tres subregiones, Chaco Serrano, Chaco Árido y Chaco Semiárido. Esta última, conforma la más extensa y continua porción de bosques y ocupa parte de Chaco, Formosa, Santiago del Estero, Salta, Tucumán y Córdoba, cuenta con un clima continental subtropical, de temperaturas extremas y déficit hídrico. Su conversión a sistemas agrícolas se vio limitada a fajas marginales subhúmedas. A partir de la década del 70, los avances de modelos y paquetes tecnológicos de otras ecorregiones fueron ampliando la frontera agrícola al Chaco Semiárido acelerando y fomentando procesos de conversión, con desmontes masivos, exclusión y emigración de sus habitantes. Esta conversión de sistemas de bosques y pastizales a sistemas altamente transformados acrecientan las consecuencias ecológicas sobre la biodiversidad. En el caso de los anfibios, el cambio en el uso de la tierra constituye un importante factor que promueve la declinación de sus poblaciones ya que afecta la diversidad de sus ensamblajes, no solo disminuyendo los valores de riqueza de especies, sino además modificando la abundancia y la identidad filogenética y funcional de las composiciones. Esto es especialmente relevante para las especies de anfibios del Gran Chaco, ya que esta región ha sido un centro de radiación importante para la herpetofauna neotropical. En la actualidad el Chaco Semiárido presenta más de 30 especies de anfibios, con modos de vida arborícolas, terrestres, acuáticos y fosoriales con adaptaciones exclusivas a un clima riguroso y fluctuante.

Considerando la acelerada transformación del ecosistema chaqueño, las características singulares de las poblaciones de anfibios y las presiones que enfrenta el grupo, este trabajo propone evaluar las dinámicas que permiten el mantenimiento de la diversidad en el Chaco Semiárido, y establecer las consecuencias que sobre los anuros tiene la degradación de sus bosques, procurando contribuir a la conservación del grupo y a este ecosistema de excepcional biodiversidad.

En el desarrollo de esta tesis, se caracterizaron los mecanismos para el mantenimiento de la diversidad en tres complejos ecosistémicos (Antiguos cauces del Juramento-Salado, Bermejito-Tecuco-Bermejo y Chaco Subhúmedo Central) del norte del Chaco Semiárido. Se evaluó la riqueza y composición específica de las comunidades y se analizó la respuesta de las especies a los gradientes ambientales, de

disturbio y en relación a la heterogeneidad ambiental, utilizando como herramienta el análisis de diversidad. Modelamos la ocupación de especies indicadoras de cada complejo ecosistémico. Distinguimos las variables que facilitan su detección y ocupación, y reconocimos los valores detallados de las variables del paisaje, del hábitat y climáticas que promueven o limitan la ocupación de los sitios. Nuestros resultados exponen la utilidad de combinar métricas de diversidad con modelos de ocupación poco explorados en nuestro país para el estudio anfibios anuros. Esto permite identificar especies y aplicar métodos sencillos para implementar programas de monitoreo a gran escala. Hemos detectado el impacto negativo de la disminución de la cobertura del bosque en especies como *Phyllomedusa sauvagii*, ya que sitios con cobertura menor a 40 % disminuyen drásticamente la ocupación de esta especie. Así mismo, se detectó la influencia de variables climáticas regionales en los patrones de ocupación de seis especies; *Scinax acuminatus*, *Dendropsophus nanus* y *Pseudis platensis* mostraron asociación positiva con el aumento de temperatura y precipitaciones, mientras que *P. sauvagii*, *Leptodactylus bufonius* y *Leptodactylus fuscus* mostraron un efecto adverso con el aumento de la temperatura. Esto resalta la utilidad ya demostrada de los anfibios como bioindicadores de cambio.

Documentamos la alta contribución de la diversidad beta a la diversidad regional (diversidad gamma γ) del área de estudio. Identificamos al recambio de especies como la principal fuerza motora del cambio en la diversidad beta en los tres complejos ecosistémicos, principalmente promovida por el gradiente de precipitaciones. Este resultado tiene consecuencias concretas que permiten planificar acciones de conservación para esta ecorregión. La elaboración de planes de protección que tomen en cuenta el gradiente completo de precipitaciones, garantizará el recambio de especies; principal aporte al mantenimiento de la diversidad regional.

ABSTRACT

The Gran Chaco Americano is the second largest and forested region in South America. It ranges from Argentina, Paraguay and Bolivia, with a small portion in Brazil. A large landscape made up of forests, shrubs, grasslands, estuaries, savannas, salt marshes, mountains and rivers of exceptional biodiversity with unique ecological processes, with exceptional biodiversity, with more than 3,400 plant species, 500 bird species, 150 mammal species, 120 reptile species and 100 amphibian species recognized. Despite this, in the last century, the region has suffered continuous loss of its natural and cultural heritages through unplanned resource use, with conversion rate above the world average.

Sixty-two percent of this region extends into Argentine territory and consists of two ecoregions, the Dry Chaco and Wet Chaco. The Dry Chaco spans nine Argentine provinces, dividing into three subregions, Chaco Serrano, Chaco Árido and Chaco Semiárido. The latter, includes the most extensive and continuous portion of forests, and occupies part of Chaco, Formosa, Santiago del Estero, Salta, Tucumán and Córdoba, with a subtropical continental climate, extreme temperatures and water deficit. Its conversion to agricultural systems was limited to sub-humid marginal strips. Beginning in the 1970s, technology advances from other ecoregions expanded the Semi-arid Chaco agricultural frontier, accelerating and promoting conversion processes, with massive dismantling, exclusion and emigration of its inhabitants. This conversion of natural forest and grassland systems to highly transformed systems increases the ecological consequences on biodiversity. For amphibians, land use change constitutes an important factor that promotes populations decline since it affects diversity of their assemblages, not only decreasing species richness, but also modifying their abundance and functional and phylogenetic identity. This turns especially important to Gran Chaco amphibians, since this region has been an important radiation center for the neotropical herpetofauna. At present the Semi-arid Chaco, has more than 30 species of amphibians, with arboreal, terrestrial, aquatic and fossorial ways of life and exclusive adaptations to a rigorous and fluctuating climate. Considering the accelerated transformation of the Chaco ecosystem, the singular characteristics of amphibian populations present, and the pressures the group is facing, this work aims to evaluate the dynamics that allow diversity maintenance in the Semi-arid Chaco, and to establish the consequences that forests degradation has on anurans, trying to contribute to the conservation of the group and this ecosystem of exceptional biodiversity. In the development of this thesis, the mechanisms for maintaining diversity in three ecosystemic complexes (Antiguos cauces del Juramento-Salado, Bermejito-Teuco-Berjemo and Chaco Subhúmedo Central) in the northern Semi-arid Chaco were studied. The richness and specific composition of amphibian communities were evaluated, and species response to environmental gradients of disturbance and environmental heterogeneity was analyzed, using diversity analysis as a tool. We model the occupation of indicator species of each ecosystem complex. We distinguish the variables that facilitate its detection and occupancy, and we recognize the detailed values of the landscape, habitat and climatic variables that promote or limit the occupancy of the sites. Our results expose the utility of combining diversity metrics with occupancy

models little explored in our country for the study of amphibians. This allows species identification and simple methods to implement large-scale monitoring programs. We have detected the negative impact of the decrease in forest cover in *Phyllomedusa sauvagii*, since sites with coverage less than 40% dramatically decrease the occupancy of it. Likewise, we detected the influence of regional climatic variables on occupancy patterns of six species; *Scinax acuminatus*, *Dendropsophus nanus* and *Pseudis platensis* showed a positive association with increased temperature and rainfall, whereas *P. sauvagii*, *Leptodactylus bufonius* and *Leptodactylus fuscus* showed an adverse effect. This highlights the already proven utility of amphibians as bioindicators of change.

We documented the high contribution of beta diversity to regional diversity (gamma diversity) in the study area. We identified species turnover as the main driving force behind the change in beta diversity in the three ecosystem complexes, mainly promoted by the precipitation gradient. This result has concrete consequences for this ecoregion planning conservation actions. Protection plans that take into account the complete rainfall gradient will guarantee the turnover of species; main contribution to the maintenance of regional diversity.

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL

El Gran Chaco-Características de la región

El Gran Chaco Americano es la región con mayor superficie de bosques secos de Sudamérica, ocupa alrededor de un millón de kilómetros cuadrados y abarca territorio de Argentina, Paraguay, Bolivia y Brasil. Presenta una gran variedad de climas y mosaicos fisonómicos que se traduce en una alta diversidad de especies (TNC-NS-FVSA, 2005, Morello *et al.*, 2009). En la región se conocen aproximadamente 3.400 especies de plantas, 500 especies de aves, 150 de mamíferos, 120 de reptiles y 100 de anfibios (TNC-NS-FVSA, 2005, Semper-Pascual *et al.*, 2018).

El mosaico regional de paisajes del Gran Chaco constituye un escenario de interacciones en un equilibrio inestable entre los dos tipos dominantes de vegetación, los pastizales y el bosque. Equilibrio causado por los incendios, las inundaciones, las sequías, el forrajeo de fauna local, principalmente hormigas podadoras, y el pastoreo del ganado introducido hace más de 5 siglos (Morello *et al.*, 2006).

El 62 % de esta región se encuentra dentro del territorio argentino (TNC-NS-FVSA, 2005) y consta de 2 ecorregiones, el Chaco Seco al oeste y el Chaco Húmedo al este (Burkart *et al.*, 1999). Junto con la Selva Paranaense y las Yungas forma parte de las ecorregiones de mayor biodiversidad del país (Torrella *et al.*, 2007).

La ecorregión del Chaco Seco es una vasta planicie que se extiende sobre las provincias de Formosa, Chaco, Salta, Santiago del Estero, Santa Fe, Córdoba, Catamarca, La Rioja y San Luis. Constituye una cuenca de depósito sedimentario de distintos orígenes y eras geológicas, donde la salinidad está casi siempre presente. La vegetación dominante es el bosque xerófilo alternado con pastizales en los paleocauces de suelo arenoso. En las áreas bajas, la salinidad y las restricciones en el drenaje condicionan la composición florística, emergiendo palosantales, algarrobales y chañares (Burkart *et al.*, 1999).

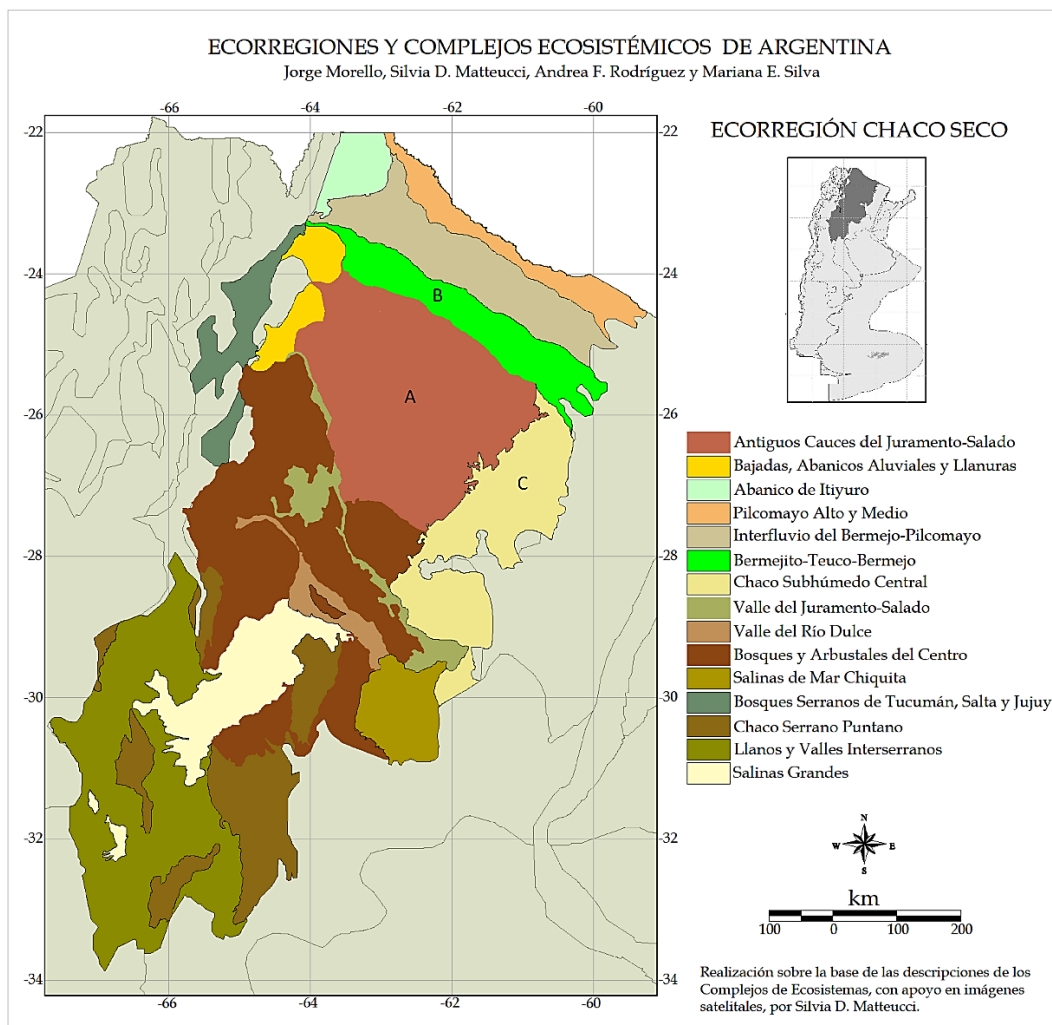


Figura 1: Mapa de la ecorregión del Chaco Seco. Indicando con letras mayúsculas los complejos ecosistémicos en estudio. (A: Antiguos Cauces del Juramento-Salado, B: Bermejito-Teuco-Bermejo, C: Chaco Subhúmedo Central). Extraído de Morello et al. 2012.

El clima es continental subtropical, con temperaturas extremas, registrándose máximas absolutas que superan los 48 °C y temperaturas medias anuales entre 23 y 18 °C. Las precipitaciones oscilan entre los 700 mm a 400 mm anuales, concentradas hasta en un 80 % en la estación estival. Dos fajas de 800 mm limitan la región al Este y Oeste. La primera denominada “dorsal agrícola o lomo algodónero” la separa del Chaco Húmedo y la segunda denominada “umbral del Chaco” hace lo propio con las Yungas (Morello, 2012).

El clima de esta región está determinado por su ubicación netamente continental y la influencia de la circulación atmosférica de los anticiclones del Atlántico y del Pacífico (Bruniard *et al.*, 1978; Burkart *et al.*, 1999). Una característica común de los climas subtropicales es la variabilidad en el comportamiento anual o estacional de sus componentes, especialmente los valores de precipitación que son los más dependientes de la dinámica atmosférica. Las lluvias convectivas o de inestabilidad, propias del verano, se caracterizan por sus campos pluviométricos desorganizados, que presentan coincidencia de máximos en determinadas áreas, originando verdaderas inundaciones dada la rápida saturación de los suelos y la escasa pendiente (Bruniard *et al.*, 1978). El área ocupada por el Chaco Seco presenta marcadas deficiencias de agua. Sólo el drenaje centrípeto, localizado en las concavidades, capitaliza los pequeños y

excepcionales aportes de agua de grandes superficies, formando lagunas. Dada la dependencia de la circulación atmosférica en el ciclo de lluvias del Chaco, se podría esperar que cambios globales en las temperaturas de las aguas oceánicas afecten a esta región (Álvarez *et al.*, 2002; Torrella *et al.*, 2007).

Dentro del Chaco Seco se distinguen tres subregiones según sus condiciones climáticas: El Chaco Árido, el Chaco Serrano y el Chaco Semiárido. Esta última es la más extensa ocupando el oeste de Chaco, Formosa, este de Salta y Tucumán, norte de Córdoba y casi la totalidad de Santiago del Estero. El bosque chaqueño encuentra aquí su mayor continuidad y extensión, donde el estrato superior es dominado por los quebrachos, el quebracho colorado santiagueño (*Schinopsis quebracho-colorado*), el quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) y hacia el oriente por el quebracho colorado chaqueño (*Schinopsis balansae*). Un estrato de árboles más bajos y arbustos como el mistol, palo cruz y algarrobos (*Prosopis sp.*) y por último un estrato herbáceo ralo en su mayor parte debido al pastoreo (Torrella y Adámoli, 2006). Las precipitaciones de la época de lluvias no alcanzan para reponer el agua del suelo, de tal manera que todos los meses tienen un déficit teórico climático de humedad edáfica (SAGyP, 1995).

El área de estudio

Comprende el sector norte de la subregión semiárida del Chaco Seco argentino e incluye los complejos ecosistémicos Antiguos Cauces del Juramento-Salado, Bermejito-Teuco-Bermejo y el Chaco Subhúmedo Central (Fig. 2); entendiendo por complejo ecosistémico a unidad territorial homogénea o agrupamiento de sistemas ecológicos que se presentan de forma reiterada en relación a los paisajes geomorfológicos y edáficos; compartiendo clima, patrones de uso, procesos y flujos ecológicos (Morello *et al.*, 2012).

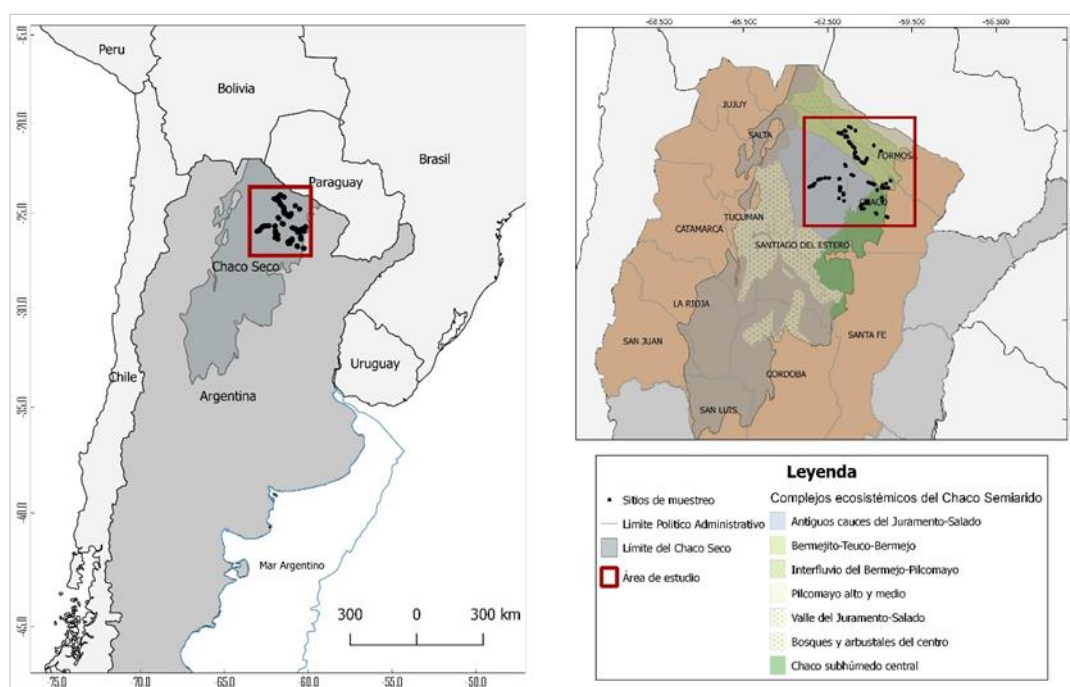


Figura 2: Área de estudio (recuadro rojo). En círculos negros los sitios de muestreo

Complejo Antiguos cauces del Juramento Salado.

Ubicado en el centro de la ecorregión del Chaco Seco, ocupa el sudeste de la provincia de Salta, oeste del Chaco y noreste de Santiago del Estero (Fig. 1 y 2). Debido a su gran extensión, el complejo presenta gradientes climáticos de oeste a este desde los 64 ° de longitud oeste; hacia el oriente las precipitaciones oscilan entre 420 y 550 mm anuales concentradas entre noviembre y abril y todos los meses presentan déficit teórico-climático de humedad edáfica y evapotranspiración acentuada que impide la práctica de agricultura sin riego o de secano (Morello *et al.*, 2009; Morello, 2012).

El paisaje es una superficie boscosa, surcada por viejos ríos colmatados de sedimento ("caños") cubiertos de pastizales, sabanas y arbustales. Dominado por bosques xerofíticos, de quebrachos (*Aspidosperma quebracho-blanco*, *Schinopsis* spp.), mistol (*Ziziphus mistol*), guayacán (*Caesalpinia paraguariensis*), arbustos como el sachaporoto (*Capparis retusa*), garabato (*Acacia praecox*) y pastizales de pasto crespo (*Trichloris crinita*), sorguillo (*Gourinia paraguayensis*) que en estadios sucesionales avanzados se ocupan con leñosas, como la brea (*Cercidium praecox*), los aromitos (*Acacia aroma*) y la tusca (*Acacia praecox*). Aparecen como pulsos naturales los incendios y el pastoreo, conduciendo cambios en la fisonomía de la vegetación (Morello *et al.*, 2009). Los tipos dominante de suelos son los Molisoles ocupando el 49% del área (principalmente Haplustoles y Agiustoles) y Etisoles 29% (principalmente Ustifluventes). El potencial natural de agroproducción incluye la ganadería bovina y caprina extensiva sobre pastos naturales (Morello, 2012) (Fig. 3).

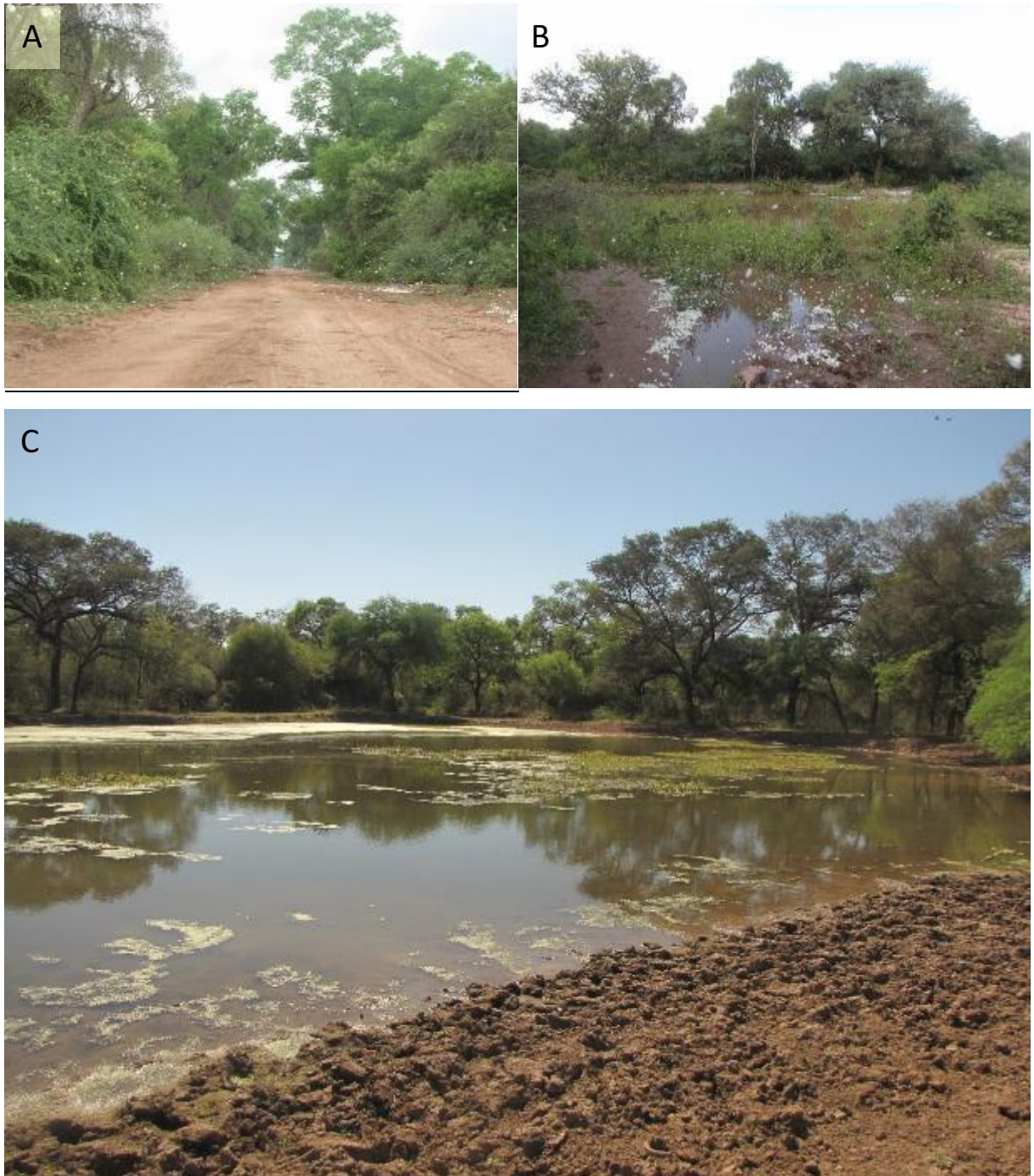


Figura 3: A) Vista general de un bosque maduro en el complejo Antiguos cauces del Juramento Salado. Se observan emergentes de quebrachos (*Aspidosperma quebracho-blanco*, *Schinopsis* spp.) y un sotobosque cerrado. B) Cuerpo de agua de medianas dimensiones y bajo impacto de ganadería; C) Cuerpos de agua de grandes dimensiones con fuerte presión de ganado que limita el crecimiento del sotobosque y estrato herbáceo.

Complejo Bermejito-Teuco-Bermejo

Está conformado por parte de los departamentos de Rivadavia, General San Martín y el Este de Orán, en la provincia de Salta. En Formosa, ocupa la franja sur de los departamentos de Matucos y Bermejo y en la provincia del Chaco, el norte del departamento de Güemes (Fig. 1 y 2). La precipitación varía entre 800 y 600 mm anuales, con poco a ningún exceso de agua. El tipo de vegetación forma mosaicos siguiendo el patrón de la topografía y los suelos. Los tipos de vegetación son similares al caso

anterior, pero siguiendo una topografía más intrincada. Los suelos están conformados en un 42 % por Alfisoles (principalmente Natracualfes) y 19 % por Entisoles (principalmente Cuarcipsamentes y Ustifluventes) y el potencial agroproductor está dado por la ganadería caprina extensiva; por lo general en rodeos mixtos de cabras – ovejas, con 80 % - 20 % respectivamente (Morello, 2012) (Fig. 4).

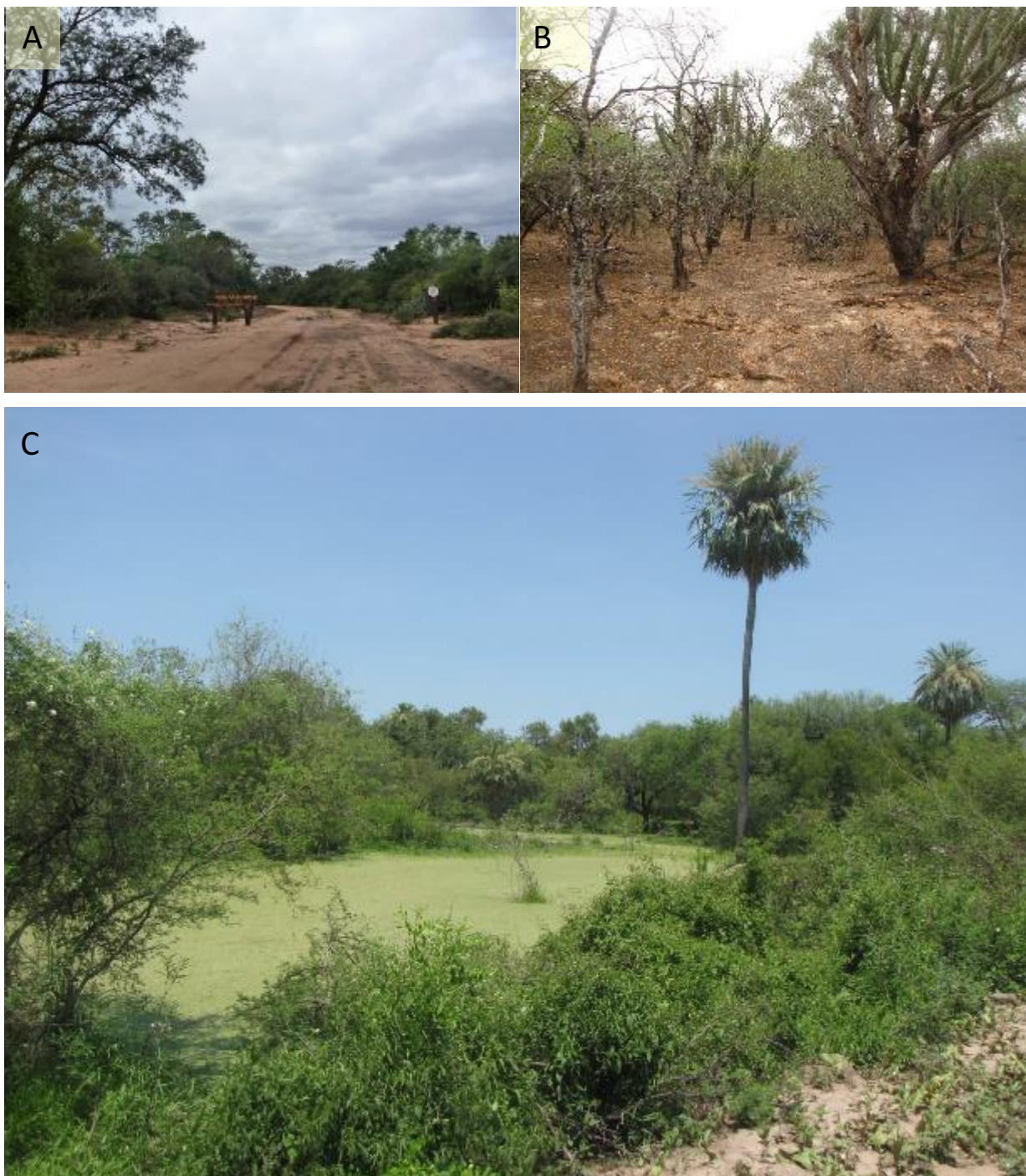


Figura 4: A) Vista general de un bosque en el complejo Bermejito-Teuco-Bermejo; B) Detalle de un bosque bajo con duraznillos (*Salta triflora*) y palo santo (*Bulnesia sarmientoi*); C) cuerpo de agua cubierto por helecho de agua (*Azolla* sp.) y asociada la presencia de Palmas (*Copernicia alba*).

Complejo Chaco Subhúmedo Central

Es el extremo oriental de la región, limitando con la ecorregión del Chaco Húmedo. Incluye el este de Chaco, el centro-este de Santiago del estero y el noroeste de Santa Fe (Fig. 1 y 2).

Las precipitaciones oscilan entre 900 mm y 650 mm anuales, con un déficit hídrico promedio de 200 mm, alcanzando 700 mm en años extremos. La vegetación consta de bosque alto, abierto, con abras, sabanas y en depresiones, pajonales. El paisaje actual está profundamente antropizado, conformando una matriz de tierra agrícola con parches de bosque degradados. Los suelos están dominados por, aproximadamente, 63% de Molisoles (principalmente Haplustos) y 18% de Alfisoles (principalmente Natraculfes) (Morello, 2012). El complejo ofrece condiciones ecológicas ideales para el desarrollo de la agricultura de secano, la introducción de pasturas e instalación de *feed lots* o corrales de engorde para ganado (Morello, 2012) (Fig. 5).



Figura 5: A) Bosque degradado: vista general del paisaje en el complejo Chaco Subhúmedo Central con escasa vegetación arbórea, limitada a fajas y pequeños mogotes. B) Corrales en campo ganadero. C) Cuerpo de agua en campo destinado a cultivo de maíz y algodón.

Procesos de degradación de la región y pérdida de biodiversidad: El Chaco sin bosques.

Sudamérica

La historia de la humanidad ha mostrado que existen dos fases en el crecimiento en la producción de alimentos y fibras. La primera vinculada al aumento en la superficie utilizada y la segunda caracterizada por la intensificación de las actividades productivas. Estas dos fases han generado cambios profundos en los ecosistemas más productivos del mundo. En nuestro país estos cambios se concentraron en la llanura Chaco-Pampeana (Carreño *et al.*, 2009).

A nivel global, las actividades humanas y en especial la conversión y la degradación de los hábitats están causando una disminución en la biodiversidad. Importantes efectos locales sobre la riqueza, abundancia y la composición de las especies son atribuibles al cambio e intensidad en el uso de la tierra (Newbold *et al.*, 2015).

Los bosques secos tropicales y subtropicales han sido de los biomas con mayor conversión (Hoekstra *et al.*, 2005). Los bosques secos sudamericanos, puntualmente la región del Chaco ha mostrado tasas elevadas de deforestación (Hansen *et al.*, 2013). Áreas de bosque han sido convertidas a la agricultura, mostrando un paisaje fragmentado con cultivos, bosques secundarios y remanentes (Gasparri y Grau, 2009).

En la ecorregión del Chaco Seco, se han registrado, al año 2012, que 15,8 millones de hectáreas de su cobertura natural, correspondientes a Argentina, Paraguay y Bolivia, fueron transformadas a cultivos o pasturas, mostrando una tendencia creciente en los valores de deforestación anual desde 1976 a 2012 (Vallejos *et al.*, 2015).

Situación en la República Argentina

En el Gran Chaco Argentino aún existen grandes áreas de vegetación continua donde el uso de la tierra se limita a la ganadería extensiva, la extracción de leña para carbón y la tala selectiva. Sin embargo, este patrón está cambiando en las últimas tres décadas como consecuencia de la expansión de la agricultura moderna, estimulada en el caso de Argentina por un intercambio favorable a las exportaciones derivada de procesos económico-sociales (Gasparri y Grau, 2009).

La unidad de manejo territorial de las estancias y campos se fue incrementando y con ello el nivel de mecanización de los desmontes y la siembra. Provincias como Formosa, Salta y Santiago del Estero, muestran valores crecientes de deforestación anual, mientras otras como Chaco o Santa Fe muestran tendencias decrecientes, posiblemente impulsadas por las limitantes en las condiciones de los remanentes de bosque para la agricultura y por la sanción en el año 2007 de la Ley Nacional Nº 26.331 de

Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos (Vallejos *et al.*, 2015). Pese a la existencia de esta Ley Nacional y ordenamientos territoriales aprobados por Leyes Provinciales, al año 2016, la pérdida de bosque nativo sigue en curso, afectando áreas con categorías restringidas de conversión (UMSEF, 2017) (Fig. 6).

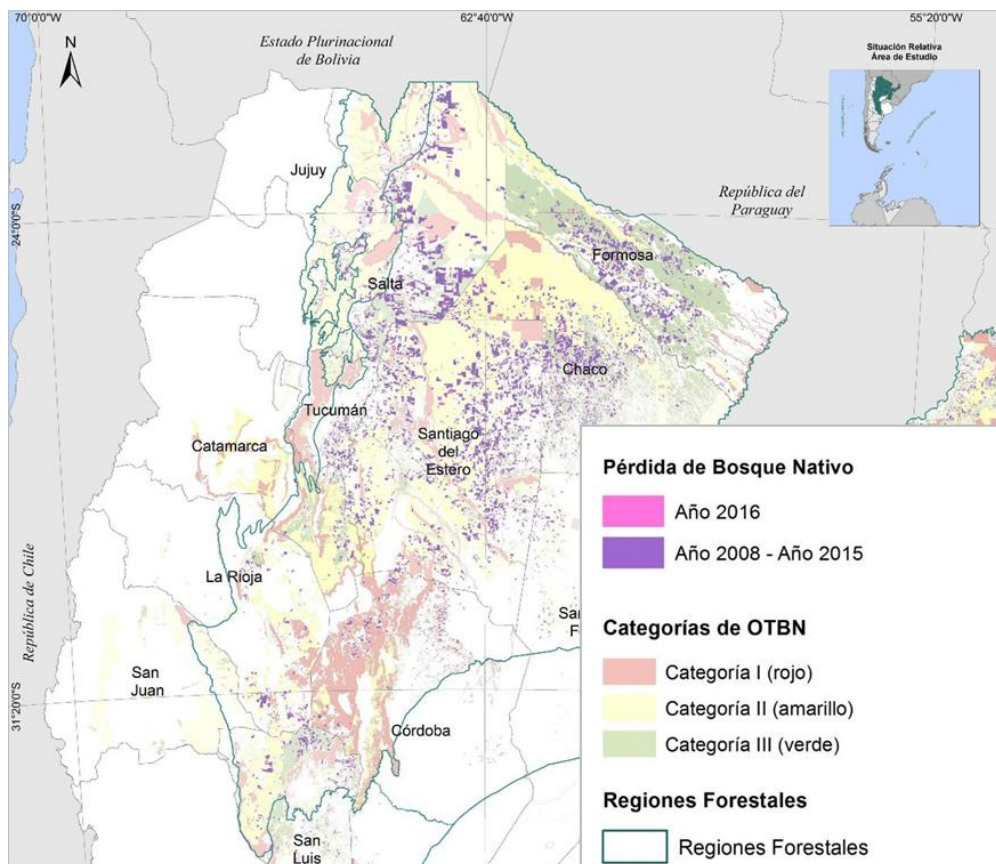


Figura 6: Puntos violetas indican pérdida de bosque nativo entre 2008-2015. Tomado de UMSEF, 2017

Esta pérdida de bosque nativo se fue dando por pulsos o factores modeladores que han propiciado distintas respuestas ecológicas. Para enumerar algunos casos podemos mencionar el fuego, las inundaciones, el sobrepastoreo, la labranza, el desmonte, la explotación petrolera y la modificación de cauces (Morello *et al.*, 2006)

El uso histórico de los recursos naturales en la región se puede dividir en dos periodos, el de cosecha ecosistémica, que no implicó remociones masivas de la cobertura vegetal original y la agricultura generalizada, con la creciente utilización de insumos y presión humana sobre los recursos naturales. De esta manera es posible reconocer diez etapas de ocupación humana, las primeras seis dentro del periodo de cosecha ecosistémica y los 4 restantes en el periodo de agricultura generalizada, cada una con sus implicancias ecológicas (*sensu* Morello *et al.*, 2006; Fig. 7):

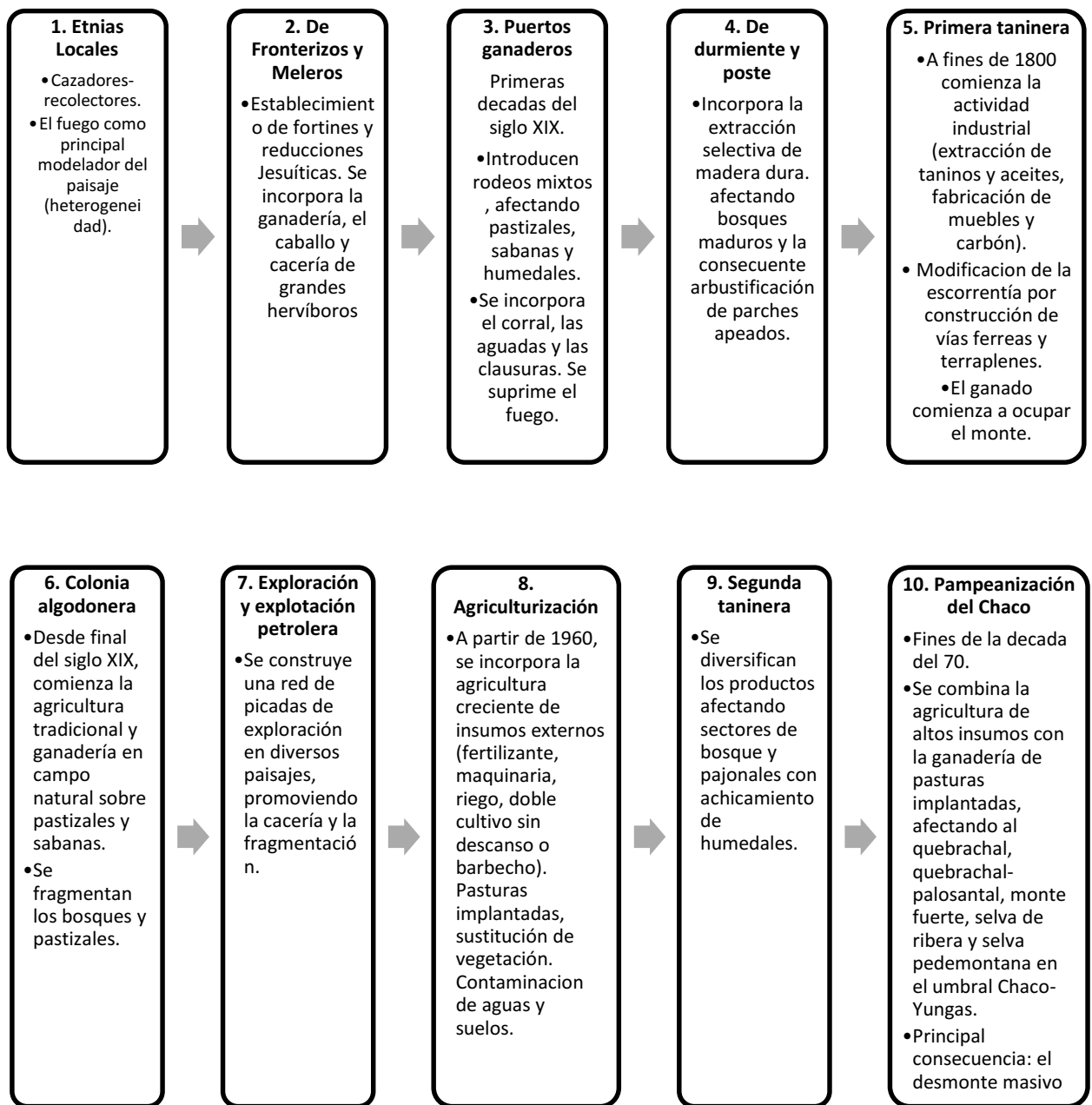


Figura 7: Etapas de ocupación humana en la región chaqueña. Adaptado de Morello et al., 2006.

Como se ha mencionado, la expansión agropecuaria en la región chaqueña condujo al reemplazo de pastizales naturales y bosque nativo con tasas de conversión superiores al promedio mundial para el periodo 2000-2010 (Paruelo et al., 2011; Volante et al., 2014; Piquer-Rodríguez et al., 2015). Dicha expansión aparece con mayor intensidad en los límites oriental y occidental del Chaco Semiárido coincidiendo con áreas de mayor precipitación y favorable para esta actividad (Torrella y Adámoli, 2006).

Hoy en día el uso del espacio, es un mosaico de coberturas con procesos más o menos intensos y marcados dependiendo de la ubicación, donde las etapas descritas con anterioridad raramente desaparecen por completo y pasan a tener carácter secundario o residual (Morello et al., 2006). Encontramos áreas de aprovechamiento del bosque natural donde predomina la extracción de madera y

el uso de abras o caños para el ganado, conservando la estructura del monte con un estrato arbóreo, uno arbustivo y un escaso estrato herbáceo. Sistemas silvopastoriles donde se conserva el estrato arbóreo, el estrato arbustivo puede hallarse reducido o ausente y el herbáceo ser natural o implantado (Fig. 9 y 10 B). Sistemas netamente pastoriles donde el monte se reduce a pequeños grupos de árboles aislados para dar refugio al ganado, sin estrato arbustivo y el estrato herbáceo es sustituido por pasturas implantadas. Por último, los sistemas agrícolas donde se elimina el estrato arbóreo y el estrato arbustivo, pudiendo quedar remanentes con diferentes configuraciones y extensiones funcionando como cortinas forestales (Fig. 8 A y B) (Macchi *et al.*, 2013; Coria *et al.*, 2015).

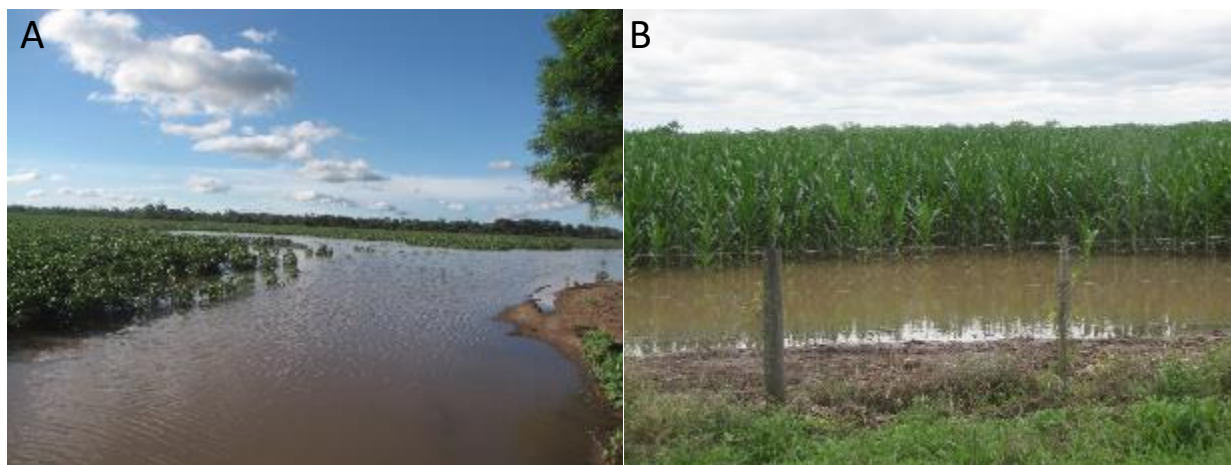


Figura 8: Cuerpo de agua en cultivo de algodón (A) y maíz (B), con remanente de bosque



Figura 9:A) Cuerpo de agua en área de ganado con fuerte modificación de la estructura del bosque. B) Uso de fuego para apertura del monte.



Figura 10:A) Cuerpo de agua en depresión sobre un bosque natural B) Aguada en sector con ganado bajo monte.

Los desmontes inicialmente se realizaban con hacha, machete, pico y pala. Posteriormente aparecen los sistemas mecánicos y químicos, siendo el mecánico el método más utilizado actualmente (Casas y Puentes, 2009). La forma de desmonte mecánico, es mayormente con topadoras y tractores que trabajan con rolo cortador, pala frontal, cadenas de arrastre y arrancadoras a “pinzas” (Casas y Michelena, 1988; Casas y Puentes, 2009). La elección de los equipos depende del destino de la tierra (con fines de agricultura o ganadería), el tipo de monte y la superficie a desmontar. Dichos cambios tecnológicos y de uso y ocupación de la tierra incide en la región modificando aspectos sociales, culturales y ecológicos (Torrella y Adámoli, 2006; Soto, 2006; Pengue, 2009; Matteucci, 2014).

El impacto ecológico de estos desmontes, con pérdida y fragmentación de la cobertura original, se manifiesta en la modificación de procesos y aspectos estructurales de los ecosistemas, principalmente vinculados a la dinámica del carbono, el balance de energía, la emisión de gases de efecto invernadero, la dinámica del agua (vinculada a procesos de salinización) y la estructura del paisaje (simplificación, fragmentación y pérdida de superficie) (Paruelo *et al.*, 2011; Volante *et al.*, 2012). Sumado a ello, el efecto subsecuente de la implementación de una agricultura de altos insumos introduce modificaciones adicionales en la funcionalidad de los ecosistemas, incorporando entre otros, nutrientes, aguas residuales, plaguicidas y antibióticos (Carreño *et al.*, 2009). Esta conversión de sistemas naturales de bosques y pastizales a sistemas altamente transformados acrecientan las consecuencias ecológicas sobre la biodiversidad (Cardozo y Chiaraviglio 2008; Macchi *et al.*, 2013; Mastrangelo y Lattera, 2015; Vinke y Vinke, 2019) (Fig. 11).

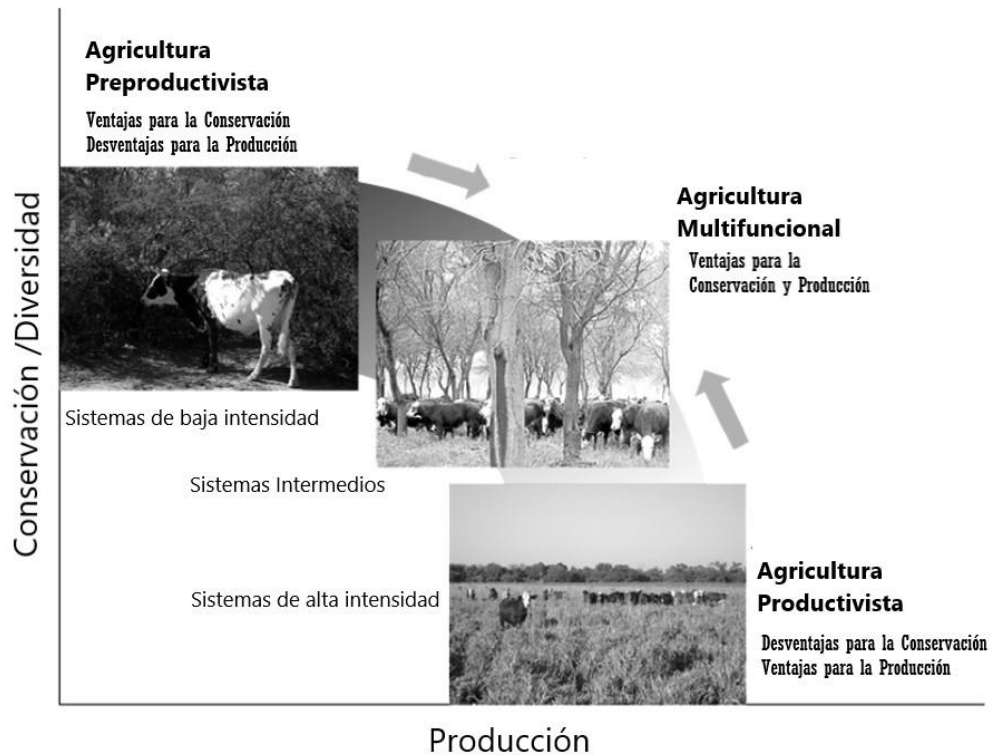


Figura 11: Relación Conservación /Producción en el Chaco Seco. Adaptado de Mastrangelo y Laterra (2015).

Pérdida de fauna

La pérdida de fauna del Chaco argentino, como consecuencia de las actividades humanas, muestra que el 91% de las especies fueron especialistas en hábitat, de las cuales un 56 % son exclusivas o facultativamente dependientes de bosques, mientras que un 34 % son de pastizales. Casi todos los mamíferos grandes de la región chaqueña han declinado y, entre las especies chicas, algunos anfibios endémicos y lagartijas. Entre las principales causas podemos citar, en orden de importancia: la modificación de los hábitats y paisajes, la persecución humana y la introducción de especies (Giraud, 2009).

En el caso de los anfibios, la sinergia de varios factores ha llevado a declinaciones mundiales de sus poblaciones, algunos actuando de manera local y otros globalmente (Lavilla, 2001). El cambio en el uso de la tierra constituye un importante factor que promueve la declinación de sus poblaciones (Hof et al., 2011) ya que afecta la diversidad de sus ensambles, no solo disminuyendo los valores de riqueza de especies, sino además modificando la abundancia y la identidad filogenética y funcional de las composiciones (Cortés-Gómez et al., 2013; Pereyra et al., 2018).

Comunidad de anuros del Chaco.

La región del Gran Chaco ha sido un centro de radiación importante para la herpetofauna neotropical. Se destacan los géneros de las familias Ceratophryidae (*Lepidobatrachus*, *Ceratophrys* y *Chacophrys*), Microhylidae (*Dermatonotus* y *Elachistocleis*), Bufonidae (*Rhinella*, *Melanophryniscus*),

Hylidae (*Dendropsophus*, *Boana*, *Lysapsus*, *Pseudis*, *Scinax* y *Trachicephalus*), Phyllomedusidae (*Phyllomedusa* y *Pithecophus*) y Leptodactylidae (*Leptodactylus* y *Physalaemus*), (Ceí, 1980).

La subregión del Chaco Semiárido presenta una gran biodiversidad y particularmente los anfibios están representados con más de 30 especies (Gallardo, 1966; Kacoliris *et al.*, 2006) de las cuales muchas de ellas se caracterizan por exhibir adaptaciones a un clima riguroso y fluctuante, con comportamientos estacionales marcados por los regímenes hídricos; algunas de ellas con breves periodos larvales asociados a la escasa permanencia de los cuerpos de agua, otras pasando gran parte del año enterradas (*I.e.* *Ceratophrys* sp.; *Lepidobatrachus* sp.) (Ceí, 1980; Faivovich y Carrizo, 1992; Faivovich *et al.*, 2014; Brusquetti *et al.*, 2018) o evitando la pérdida excesiva de agua a través de la piel por medio de secreciones cerosas y la excreción de ácido úrico (*I.e.* *Phyllomedusa sauvagii*) (Ceí, 1980; Heredia, 2008; Vitt y Caldwell, 2009).

En cuanto a sus hábitos, la comunidad de anuros de esta subregión se encuentra representada por especies arborícolas, acuáticas, terrestres y fosoriales. La familia Leptodactylidae es la más rica con más de 12 especies, seguida de Hylidae (8 especies), Ceratophryidae (5 especie), Bufonidae (5 especies), Phyllomedusidae (2 especies), y Odontophrynidae (2 especies) (Frost, 2020). De ellas, varias especies de la familia Ceratophryidae (*Chacophrys pierottii*, *Lepidobatrachus* spp. y *Ceratophrys cranwelli*) son endémicas del Gran Chaco. Se distinguen 4 modos reproductivos en el elenco de anfibios de la subregión semiárida (Perotti, 1997³) y sus larvas incluyen formas bentónicas, nectónicas y suspensívoras (Peltzer y Lajmanovich, 2007; Pereyra *et al.*, 2018).

Teniendo en cuenta las especializaciones y los hábitos que presentan los anuros de la subregión del Chaco Semiárido se deberían considerar las siguientes presiones, según se propone en Lavilla (2001) para anfibios de Argentina:

1. Pérdida de hábitats por alteración irreversible y/o fragmentación
2. Alteración de hábitats por contaminación química y orgánica
3. Introducción de especies exóticas
4. Enfermedades
5. Aumento de la radiación ultravioleta
6. Cambio climático global
7. Comercio de especies

Dentro de estas, los anfibios de la región chaqueña afrontan amenazas particulares como tala selectiva, tala rasa, reconversión de espacios naturales en campos agrícola-ganaderos, alteración de humedales, crecimiento urbano, contaminación por productos agrícolas y desechos industriales, introducción de especies exóticas y comercio de especies (Lavilla, 2001; Vaira *et al.*, 2012; Torres *et al.*, 2014).

En el caso de la remoción de cubierta arbórea además de perderse la estructura vertical de la vegetación (hábitat de muchas de las especies) aumenta la aridez, la erosión y el efecto de borde. Por otro

lado, las actividades agrícolas-ganaderas introducen el mayor laboreo de los suelos, la pérdida de materia orgánica, la disminución en la capacidad de retención de agua y aumentos en la contaminación química.

La contaminación por plaguicidas, herbicidas, fertilizantes, metales pesados y desechos industriales afecta ambientes acuáticos y terrestres (Lavilla, 2001). Numerosos estudios demuestran sus impactos en este grupo de vertebrados con efectos letales y subletales (Baker *et al.*, 2013; Budzik *et al.*, 2014; Daam *et al.*, 2019; Sievers *et al.*, 2019; Lajmanovich *et al.*, 2019).

Hipótesis y Objetivos

Los procesos de reemplazo y degradación del hábitat constituyen la principal amenaza para la biodiversidad a nivel global (Pimm *et al.*, 2014) y sus efectos ocurren a dos escalas diferentes. Específicamente a escala de paisaje, la reducción en la cantidad de hábitat y el aislamiento de los individuos por la fragmentación del hábitat remanente disminuye el tamaño de las poblaciones, reduce la diversidad genética e incrementa los riesgos de extinción local (Fahrig, 2002). Mientras que, a escala local, se altera la calidad del hábitat para las especies nativas, lo que produce la exclusión de las especies más sensibles (especialistas) y la incorporación de nuevas especies (invasoras o propias de otros ecosistemas) (Devictor *et al.*, 2010). Por ejemplo, ciertas especies de nicho ecológico restringido, o especialistas, generalmente se encuentran asociadas a condiciones o recursos particulares. Estas especies habitualmente presentan una baja plasticidad fenotípica y de dispersión, por lo que desaparecen cuando los recursos y condiciones se ven modificados (Schilling *et al.*, 2019).

Particularmente los ecosistemas acuáticos enfrentan numerosas presiones antrópicas locales y regionales. Varios autores advierten sobre la pérdida de biodiversidad y el cambio en la estructura y funcionamiento de estos ecosistemas. Entre las principales causas señalan la modificación de los regímenes hídricos para satisfacer las actividades humanas, los efectos perjudiciales de los contaminantes, la eutrofización producida principalmente por los cambios de uso del suelo y la introducción de especies exóticas. Algunos elementos actúan sinérgicamente con fenómenos globales de cambio climático como el incremento de las temperaturas medias, el cambio en los patrones de precipitaciones y el aumento de la radiación ultravioleta (Brönmark y Hansson, 2002; Perotti *et al.*, 2005; Matthews, 2010; Swartz *et al.*, 2019)

Los humedales de agua dulce son particularmente vulnerables al cambio climático. Específicamente, los cambios en la temperatura, la precipitación y la evapotranspiración pueden alterar los regímenes de inundación de los humedales y afectar la abundancia y distribución de las especies dependientes de ellos. Los anfibios se encuentran entre los grupos más sensibles al clima, ya que muchas especies dependen de hábitats de humedales poco profundos o inundados de forma intermitente para la reproducción (Ray *et al.*, 2016). El hidropériodo resulta una variable fundamental para los anfibios determinando la aptitud del hábitat y la respuesta que tendrá cada especie ante su variabilidad (Rowe y William, 1995; Skidds y Golet, 2005; Reading, 2007). Se ha demostrado la capacidad de muchas especies

de anfibios para ajustar su actividad reproductiva a los eventos de precipitaciones, aparición y permanencia de los cuerpos de agua y al estado fisiológico con el que llegan al momento reproductivo (Kopp y Eterovick 2006; Cayuela *et al.*, 2014). Sin embargo, esa plasticidad para amortiguar los cambios en el hábitat presenta limitaciones bajo escenarios de cambio climático (Amburgey *et al.*, 2016).

El Chaco Seco se caracteriza por presentar cuerpos de agua que varían en su hidroperíodo, con preponderancia de humedales temporarios y efímeros. Genralmente de limitadas dimensiones en los cuales las variaciones climáticas pueden producir graves consecuencias; entre ellas el secado prematuro de los cuerpos de agua, la mortalidad de larvas y la supervivencia de aquellas especies de rápido desarrollo o con cierta plasticidad fenotípica que permita hacer frente a estas variaciones. Se ha propuesto, que muchas de las especies de anfibios presentes en esta ecorregión provienen del Chaco Húmedo o Sub-húmedo y hacen su ingreso en décadas climáticas favorables (Gallardo, 1966). Cei (1980) menciona también la irrupción de elementos de la batracofauna chaqueña en la litoral-mesopotámica. La relación entre ambas regiones faunísticas es estrecha y especies adaptadas a ambientes más húmedos, constituyen en muchos casos una fuente de alimento tanto en la etapa larval como adulta para aquellas especies de ambientes más secos (Wild, 2001; Pueta y Perotti, 2013).

Por otro lado, un aumento crítico en la temperatura de las charcas puede afectar los estadios larvales, disminuyendo su rendimiento fisiológico, acelerando su desarrollo con juveniles de menor tamaño afectando su supervivencia (Álvarez y Nicieza, 2002; Duarte *et al.*, 2012).

Además de la variabilidad climática mencionada, el Chaco argentino enfrenta desde mitad del siglo XX un cambio radical en el uso de la tierra, con eliminación y fragmentación de sus ecosistemas (Morello *et al.*, 2006), constituyendo procesos de cambio espacial que pueden aumentar el riesgo de aislamiento de las poblaciones y consecuentemente la probabilidad de extinción de los anfibios (Rosenberg *et al.*, 1997; Heard *et al.*, 2012).

A partir de la situación de vulnerabilidad en la que se encuentran las comunidades de anuros y en este contexto actual de cambios profundos en el uso del suelo, de degradación y destrucción del hábitat, el análisis de las relaciones que se establecen entre las especies y las variables ambientales de los sitios que ocupan adquiere una relevancia especial ya que nos permite comprender sus requerimientos ecológicos generales, los factores que rigen su distribución y predecir respuestas a futuro (Álvarez *et al.*, 2002; Ovaskainen y Hanski, 2003; Girartello *et al.*, 2010; Nicieza *et al.*, 2010).

Teniendo en cuenta estos antecedentes las comunidades de anfibios del Chaco Semiárido se enfrentan a dos importantes problemáticas: a) el cambio en la fisonomía del paisaje (a partir del reemplazo del hábitat) y b) el déficit hídrico.

Por lo tanto, la hipótesis general de trabajo es:

"El patrón de ocupación que presentan los ensambles de anfibios en el Chaco Semiárido depende tanto de la fisonomía del paisaje como del comportamiento de las variables ambientales"

Como hipótesis alternativa se plantea que:

"Los ensambles de anfibios en sectores modificados por la implementación de nuevos modelos económico-productivos presentan un patrón de ocupación modificado que depende de estas alteraciones ambientales"

Objetivos específicos

En función de lo mencionado y considerando que en el Chaco Semiárido de Argentina está ocurriendo un proceso creciente de cambio en el uso del suelo, con la consecuente modificación de sus hábitats, se proponen los siguientes objetivos de trabajo:

- I. Evaluar la riqueza de anuros en el Chaco Semiárido comparando complejos ecosistémicos
- II. Analizar la variación en la composición específica de los ensambles de anuros del área de estudio y mecanismos que intervienen para su mantenimiento
- III. Identificar variables regionales que promueven la diversidad de especies, dentro y entre los complejos ecosistémicos del área de estudio
- IV. Identificar especies indicadoras dentro de los ensambles del área de estudio (fidelidad de hábitat y ecológica)
- V. Identificar especies con distintos rasgos funcionales para poner a prueba los modelos de ocupación.
- VI. Explorar las variables que influyen en la detección de las especies objetivo.
- VII. Reconocer las variables del paisaje, hábitat y climáticas que promueven la ocupación de sitios por las especies de anfibios del Chaco Semiárido argentino.
- VIII. Calcular la tasa de ocupación de las especies.
- IX. Establecer si la pérdida de variables por deterioro del ecosistema chaqueño afecta la ocupación de los sitios.

Metodología general

En la compleja trama de relaciones entre los factores bióticos y abióticos, predecir cómo se comportarán las especies, o posibles impactos que puedan sufrir en el futuro, requiere de una visión integradora a diferentes escalas (Hanski, 1999; Leibold y Miller, 2004). En una escala local, de sitio o unidad muestral, podemos incluir las interacciones entre especies y factores abióticos a pequeña escala que excluyen o limitan la presencia de especies. Mientras que, a una escala regional, por ejemplo, los factores históricos de uso del suelo pueden afectar la riqueza y diversidad de especies y sus patrones de dispersión, entre otros. Por lo tanto, para evaluar la diversidad y tasa de ocupación de las especies se siguió el modelo que propone el estudio de sistemas de reconocimiento integrado de recursos naturales; ya que, desde un punto de vista ecológico, este modelo enfoca al estudio de pautas repetitivas del paisaje a varios niveles de escala o detalle y nos permite identificar un nivel superior de análisis compuesto por los complejos de ecosistemas (ver apartado: área de estudio).

Diseño de muestreo

Para la estimación de la riqueza de especies en general se emplean relevamientos en sitios reproductivos y resulta una técnica útil para monitorear cambios en las poblaciones y en la composición de sus agrupaciones (Scott y Woodward, 1994). Además, es un método eficiente para estudiar especies que se agregan y concentran en dichos sitios (Halliday, 2006).

El Chaco Semiárido es un área caracterizada por un marcado déficit hídrico con precipitaciones concentradas durante pocos meses del año (septiembre/octubre a marzo/abril), y los cuerpos de agua que se forman de tales precipitaciones resultan en sitios que congregan a las especies de anfibios durante las épocas reproductivas, favoreciendo su registro; ya que, por las características de dichos ambientes, estos organismos pasan el resto del año ocultos debido a las rigurosas condiciones ambientales.

Teniendo en cuenta este contexto, y sobre la base de 425 potenciales sitios reproductivos detectados a partir de imágenes satelitales desde la plataforma Google Earth (Google. Inc.), para el presente estudio se seleccionaron al azar 165 sitios reproductivos (unidad muestral) de los cuales, 108 fueron visitados durante el período 2015, 2016 y 2017. Los muestreos se realizaron durante los meses de primavera, verano y otoño; coincidentemente con la temporada de lluvias de la región (estacional) y la época de actividad de los anuros.

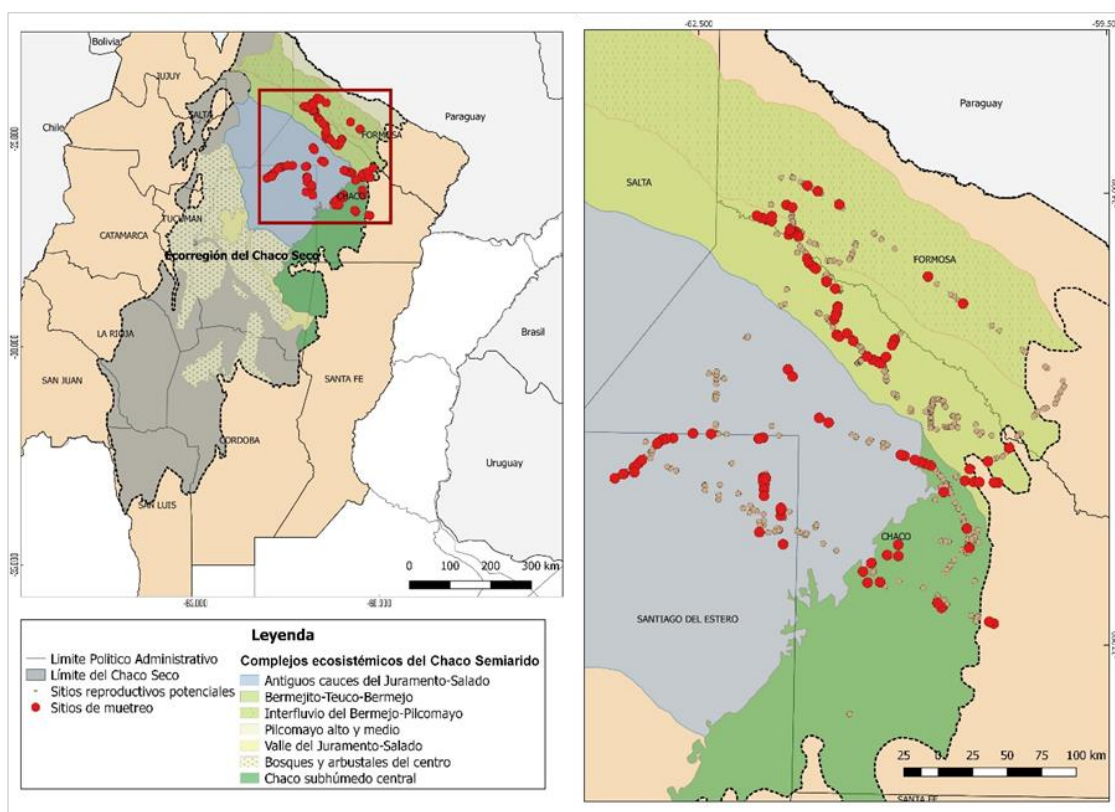


Figura 12: Área de estudio, mostrando sitios potenciales de muestreo y en rojo los sitios efectivamente visitados.

Cada unidad de muestreo fue caracterizada a nivel de "sitio", entendiéndose a esto como variables de mayor constancia. Siguiendo la propuesta metodológica LCCS- *Land Cover Classification System*- (FAO, 2005) se definieron las variables relacionadas al cuerpo de agua (*léntico-lótico, artificial-natural e hidroperíodo*) y a la matriz de vegetación que la rodea (*vegetación dominante, estructura, altura y*

cobertura). Se estableció una escala de distancia de la vegetación arbórea al cuerpo de agua y otra escala de perturbación o pérdida de estratos.

Por otro lado, se identificaron las variables al momento del registro de los individuos-*variables de muestra*- ya que las mismas pueden afectar la detectabilidad de adultos y larvas (Halliday, 2006). Dentro de este grupo de variables se incluyeron, fecha y hora del muestreo, datos climáticos (*temperatura del aire, humedad relativa, viento, grado de nubosidad, precipitaciones*), datos del cuerpo de agua (*pH, sólidos disueltos, conductividad eléctrica, temperatura en superficie, oxígeno disuelto (mg/l), profundidad, tamaño, presencia de vegetación acuática y tipo*).

Técnicas de muestreo

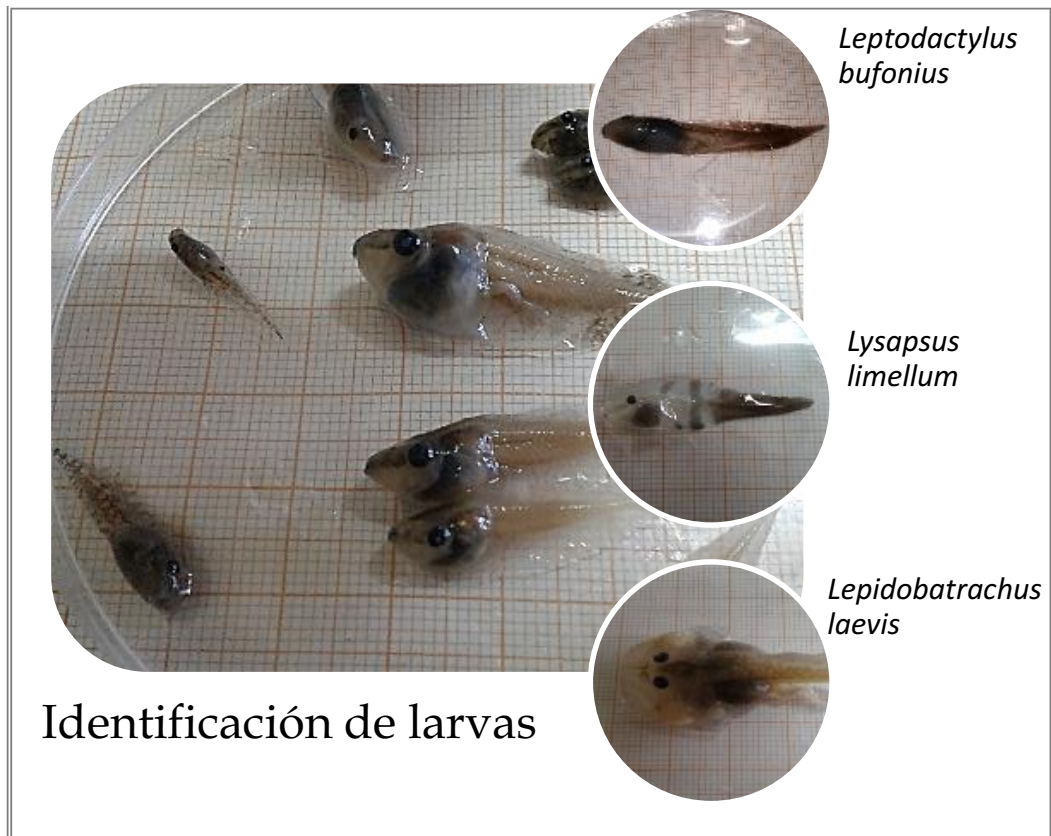
Ensamblajes de anfibios

Para estimar la composición de los ensamblajes de anfibios se realizó en cada sitio, registro auditivo y visual de los individuos adultos presentes en combinación con muestreos de larvas para aumentar la probabilidad de detección de las especies, debido a la relación entre detección y método empleado (Scott y Woodward, 1994).

Los relevamientos por encuentros visuales y auditivos, se realizaron limitados en el tiempo dependiendo del área y con un diseño aleatorizado por caminatas al azar (Crump y Scott, 1994). La cantidad de animales detectados por unidad de tiempo/hombre provee una estimación de la abundancia relativa de las especies (Angulo *et al.*, 2006; Sutherland, 2006).

El reconocimiento de los individuos adultos a nivel de especie se realizó consultando guías de identificación y bibliografía general de los anfibios citados en el área de estudio (Gallardo, 1966; Cei, 1980; Perotti, 1994, 1997^a; Lavilla, 2001; Kacoliris *et al.*, 2006; Fabrezi *et al.*, 2012; Pereyra *et al.*, 2013; Pérez-Iglesias y Natale, 2013; Brusquetti *et al.*, 2018).

El muestreo de larvas, se realizó por medio de barridos de copo circular (diámetro 28 cm.), estratificado por profundidad. Las larvas capturadas se fijaron en formol al 10 % y posteriormente fueron identificadas hasta nivel de especie a través de caracteres de la morfología externa y cavidad bucal (formula dentaria) mediante el uso de lupa binocular (LEICA Modelo EZ), la ayuda de guías de identificación y descripciones puntuales de las especies (Kehr y Basso, 1990; Kehr y Williams, 1990; Faivovich y Carrizo, 1992; Mercolli *et al.*, 1994; Williams y Echeverría, 1995; Perotti, 1997^b; Fabrezi y Vera, 1997; Lavilla *et al.*, 2000; Sandoval, 2004; Kehr y Schaefer, 2005; Langone y De Sá, 2005; Vera Candiotti, 2005; Prado y Heursel, 2006; Rossa-Feres y Nomura, 2006; Machado y Maltchik, 2007; Vera Candiotti *et al.*, 2007; Kolenc *et al.*, 2008; Fabrezi *et al.*, 2009, 2012; Fabrezi, 2011; Carezzano y Cabrera, 2011; Lynch y Suarez-Mayorga, 2011; Do Nascimento *et al.*, 2013; Schulze *et al.*, 2015). Posteriormente, fueron comparadas con ejemplares de referencia depositados en la colección del Laboratorio de Genética Evolutiva-Instituto de Biología Subtropical de la Facultad de Ciencias Exactas, Químicas y Naturales de la Universidad Nacional de Misiones (Fig. 13).



*Figura 13: Larvas colectadas en el área de estudio e identificadas a nivel de especies utilizando lupa binocular Leica Modelo EZ. En detalle se muestra las larvas de *Leptodactylus bufonius* (colectada en los 3 complejos ecosistémicos de estudio), *Lysapsus limellum* (colectada en el complejo Bermejito-Teuco-Bermejo) y *Lepidobatrachus laevis* (colectada en el complejo Antiguos cauces del Juramento-Salado).*

Variables de análisis: Relación de los anuros con el momento del muestreo, el hábitat y el paisaje.

Para este estudio, se evaluaron 13 variables, que fueron agrupadas en 4 clases: i) **variables ambientales**, ii) **variables de los cuerpos de agua**, iii) **variables fisonómicas del entorno del cuerpo de agua** y iv) **variables del paisaje**.

Para los análisis de diversidad (Cap. II) se utilizaron 2 clases de variables (fisonómicas y del paisaje) y para los análisis de modelos de ocupación (Cap. III) se integraron 3 clases de variables (ambientales, del cuerpo de agua y del paisaje).

A continuación, se hace una descripción detallada de las mismas.

Variables ambientales

1) Fecha y hora: Se obtuvo registro de la fecha y hora de los muestreos y fue importante debido al uso variable de tiempo y espacio de las especies de anuros, condicionado por las variables ambientales (temperatura, lluvias). Por lo tanto, se registraron tanto los horarios crepusculares, como nocturnos y diurnos en cada ocasión de muestreo de anuros.

2) Temperatura ambiental y humedad relativa: Ambas variables tienen impacto y condicionan el comportamiento de muchos anfibios de la región, afectando sus ciclos reproductivos y por lo tanto su

detectabilidad en los sitios de muestreo. Para el registro de estas variables se empleó Termohigrometro con sonda externa Marca TFA rangos: temperaturas -50 °C a + 70 °C ($\pm 1^\circ\text{C}$), humedad 10 a 99 % ($\pm 5\%$).

3) Precipitación: Las precipitaciones concentradas durante el verano en el Chaco Seco argentino determinan el inicio y fin de la actividad para muchas especies de anuros (Lescano *et al.*, 2015). Además, se caracterizan por ser muy copiosas, de corta duración y muy localizadas por lo que el uso de pluviómetros no resulto ser eficiente para su determinación. Por lo tanto, esta variable se consideró como categórica e incluyendo dos valores definidos de la siguiente manera: **0 (cero)**= al momento del muestreo no ha llovido (el sitio se presenta accesible, no hay empantanamientos, ni suelos encharcados) y **1 (uno)**= al momento del muestreo está lloviendo y/o el sitio evidencia precipitaciones recientes (acceso intransitable, suelos encharcados; características que no se conservan en periodos estivales más allá de las 48 horas).

Variables del cuerpo de agua

Esta categorización incluye variables físico-químicas del agua (*Temperatura, pH, Conductividad Eléctrica, Oxígeno y Sólidos disueltos*), vegetación acuática y variables morfométricas (*Área y Profundidad*).

4) Temperatura del agua: Se consideró esta variable teniendo en cuenta que regula la velocidad metabólica, procesos fisiológicos y comportamentales de las larvas (Duarte *et al.*, 2012). Se registró utilizando un pHmetro-Conductímetro portátil HANNA (modelo HI9813-5) con sensor a 5 cm de profundidad.

5) Oxígeno disuelto: esta variable y su fluctuación en el ambiente puede tener diferentes implicancias sobre la biología de los anfibios. Por ejemplo, la disminución de su concentración (hipoxia) y su alteración por interacción con otras variables ambientales naturales (temperatura, salinidad) y antrópicas (contaminación orgánica y la eutrofización) son determinantes para los organismos acuáticos y los anfibios en particular (Jones *et al.*, 2006). Para su medición se empleó un Oxímetro Lutron (modelo PDO-519; rango de operación de 0 a 20.0 mg/l y resolución de 0.1 mg/l).

6) pH: Los efectos del pH sobre los anfibios varían en cuanto al estadio, la sensibilidad de la población y las especies. Esta variable puede verse afectada por las características edáficas de las charcas (presencia/ausencia de carbonatos), la presencia de ácidos orgánicos (*l.e.* Taninos) y fuentes de acidificación humana como el drenaje de ácidos minerales. Valores de pH cercanos a 4,5 y 5,0 puede detener el desarrollo larval y reducir la eclosión (Sparling, 2009). La agricultura produce también cambios en la acidificación de los suelos y hay registros sobre efectos en los anuros tanto en las larvas como en los adultos (Peltzer y Lajmanovich, 2007). Para su medición se empleó un pHmetro-Conductímetro portátil HANNA (modelo HI9813-5).

7) Conductividad (CE) y Sólidos disueltos (TDS): Su unidad de medida son los micro-siemens por cm ($\mu\text{S}/\text{cm}$), considerando valores adecuados para la vida de organismos acuáticos entre 150 y 500 $\mu\text{S}/\text{cm}$

(Sparling, 2009). La conductividad del agua es importante para la osmoregulación y desarrollo de los anfibios (Klaver *et al.*, 2013). Varias actividades antropogénicas causan un exceso de contenido de sólidos totales disueltos (TDS) y su correlación con la conductividad específica en aguas superficiales debido a aumentos en los principales iones geoquímicos (p. Ej., Na, Ca, Cl, SO₄) (Nietch *et al.*, 2016). La cantidad de sedimentos disueltos en el agua pueden dañar a los anfibios debido a su piel semipermeable que los absorbe (Dodd, 2009). Para su medición se empleó un pHmetro-Conductímetro portátil HANNA (modelo HI9813-5).

8) Vegetación acuática: Esta variable se consideró ya que provee heterogeneidad espacial a los anfibios, como sitios para la fijación de las masas de huevos, protección y disponibilidad de alimento principalmente para las larvas (Peltzer y Lajmanovich, 2007). Se describió la presencia-ausencia de los principales tipos vegetales presentes en los cuerpos de agua (vegetación flotante, arraigada y palustre) y sus combinaciones.

9) Área y profundidad: Estas variables morfométricas se registraron para caracterizar los cuerpos de agua. El área de los mismos fue estimada mediante el uso de GPS garmin CS10 (en el caso de los cuerpos de agua pequeños fueron medidos utilizando una cinta métrica); la profundidad se midió utilizando una cinta graduada. Las larvas de distintas especies de anfibios pueden ocupar diferentes profundidades en la columna de agua (Sparling, 2009) y el área que ocupan los cuerpos de agua, constituye uno de los principales factores reguladores de la dinámica poblacional, actuando tanto en estadios larvales como adultos (Peltzer *et al.*, 2006).

Variables fisonómicas del entorno del cuerpo de agua

Se ha descrito que la presencia de bosques brinda hábitat a las especies de anfibios, promoviendo la conectividad, proveyendo nichos para hibernación, alimentación y migración. Las perturbaciones por actividades antrópicas como las urbanizaciones, las rutas, el ganado y la deforestación impactan en la composición de los anfibios (Peltzer y Lajmanovich, 2007).

10) Descripción del medio terrestre circundante: Se clasificó en esta variable la cobertura de la tierra en una zona de 100 metros alrededor de los cuerpos de agua (sitios reproductivos), siguiendo la propuesta elaborada por la FAO, 2005. Se identificaron 4 clases generales para el área de estudio:

a. *Bosque abierto con arbustos y herbáceas*: Incluye como estrato dominante a los árboles, en nuestro caso principalmente quebrachos (*Schinopsis sp.* y *Aspidosperma quebracho-blanco*), algarrobos (*Prosopis sp.*), guayacán (*Caesalpinia paraguariensis*), Palo santo (*Bulnesia sarmientoii*) con una cobertura que va del 20 a 60 % y un estrato de arbustos, por lo general abierto, que permite el desarrollo de herbáceas y gramíneas (sorgo del monte- *Setaria lachnea*, Sorguillo -*Gouinia latifolia*, Pastos – *Digitaria sp.*, *Sacha-alfa Justicia squarrosa*, Quellusisa- *Verbesina encelioides*).

b. *Arbustal, con herbáceas y arboles emergentes*: El estrato dominante es el arbustal alto que cubre un 40 a 70 %, representado por especies como el vinal (*Prosopis ruscifolia*), la brea (*Cercidium*

praecox), el mistol (*Zizyphus mistol Griceb*), el garabato (*Acacia praecox Gris.*), la tusca (*Acacia aroma*), el espinillo (*Acacia caven*) y otras especies ramificadas que alcanzan hasta los 4-5 metros de altura. Existen herbáceas bajas e intermedias (pasto -*Neobouteloua lophostachya*-, pasto salitre-*Sporobolus pyramidatus*; Bouteloua- *Bouteloua aristoides*, *Chloris ciliata*; Grama- *Chloris gayana*, Pasto crespo- *Trichloris crinita*) y árboles de mayor porte que emergen de este estrato continuo de arbustos o sotobosque, como los quebrachos.

c. *Bosque con arbustos sin herbáceas*: Estrato dominado por arboles como el quebracho (*Schinopsis sp.* y *Aspidosperma quebracho-blanco*), algarrobos (*Prosopis sp.*), guayacán (*Caesalpinia paraguariensis*) y otros con una cobertura del 20 al 60 %; con estrato arbustivo (*Brea-Cercidium praecox*, tusca-*Acacia aroma*, el espinillo- *Acacia caven*, vinal-*Prosopis ruscifolia*) generalmente cerrado, sin desarrollo de herbáceas.

d. *Cultivo*: El entorno del sitio reproductivo se compone de cultivos, que incluyen soja, algodón, sorgo y maíz. Pueden existir asociados a estos árboles y arbustos dispersos con coberturas entre el 1 y 10%.

11) Distancia de la vegetación circundante al cuerpo de agua: La ausencia de vegetación en proximidad al cuerpo de agua condiciona la presencia de ciertas especies que utilizan este recurso para reproducirse. Las áreas despejadas de vegetación alrededor de los cuerpos de agua experimentan una mayor temperatura que las áreas con vegetación nativa y consecuentemente pueden magnificarse los efectos sobre las especies (Hazell *et al.*, 2001).

Para la determinación de esta variable se midió la distancia desde el cuerpo de agua al estrato de vegetación leñosa más próximo (pudiendo ser bosque o arbustal, según la clasificación anterior).

Variables del paisaje

12) Temperatura y precipitación media anual: Estas variables se extrajeron de la base de datos del INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria) para la República Argentina (Bianchi y Cravero, 2010), obteniendo un valor para cada sitio.

13) Cobertura del suelo: La cobertura del suelo fue medida considerando el estrato edáfico (formado por el suelo y todos los organismos que en él se encuentran) y otros componentes como agua, asfalto, etc. (Fisher y Unwin, 2005). Para obtener esta variable se realizó una clasificación supervisada de las áreas alrededor de los cuerpos de agua, mediante la utilización de imágenes del satélite Landsat 8 y empleando como puntos de control en el terreno las observaciones realizadas sobre los 108 sitios de muestreo repartidos en la región de estudio.

Dependiendo de la resolución del sensor, el número y tipo de clases de cobertura del suelo, la identificación en una imagen puede variar significativamente (Congedo, 2019). La clasificación semiautomática (o supervisada) es una técnica de procesamiento de imágenes que permite la identificación de materiales en una imagen de acuerdo con sus firmas espectrales, donde existen varios

algoritmos cuyo propósito es producir un mapa temático de la superficie terrestre (Jiang *et al.*, 2012; Dos Santos, 2013).

La firma espectral es la reflectancia en función de la longitud de onda, cada material tiene una firma única, por lo tanto, puede ser usada para la clasificación de materiales (NASA, 2013) (ejemplo en Figura 14).

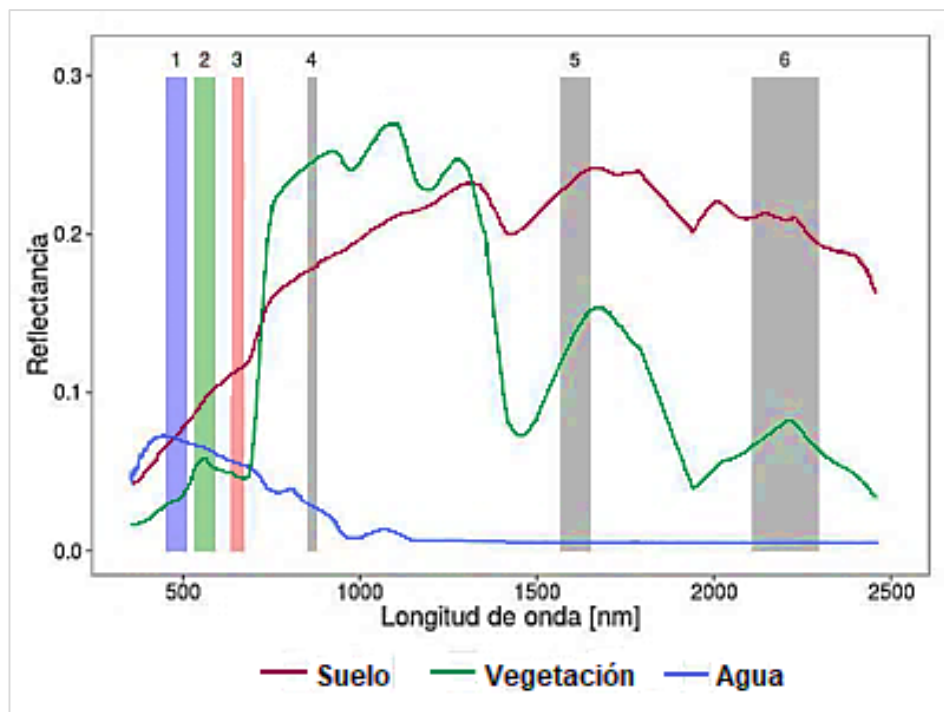


Figura 14: Firmas espectrales del suelo, vegetación y agua en relación con las bandas del satélite (barras con numeración del 1 al 6) Landsat 8

Utilizando el programa Qgis (versión: 2.18.19) (sus complementos; *Estadística por Zonas, Group Stats, Semi-Automatic Classification Plugin (SCP)*) y siguiendo la propuesta de Congedo (2019) se clasificó el uso de la tierra en un área buffer de 5 km alrededor de los cuerpos de agua seleccionados. Se eligió esta distancia como una medida prudencial del espacio estimable de uso (900 has aproximadamente) por individuos adultos de anfibios de mayor tamaño del área en estudio, tomando como referencia la base de información de telemetría de otras especies de anfibios en el mundo (Smith y Green, 2005).

Las imágenes fueron descargadas desde la plataforma <https://earthexplorer.usgs.gov/> del Departamento de Geología de Estados Unidos (US. Geological Survey) y corresponden a las fechas en las que se realizó el estudio, procurando obtener escenas con menos del 20 % de nubosidad para evitar distorsiones en la clasificación.

Debajo se muestra la cadena lógica que se siguió para la obtención de esta variable (sus principales pasos):



Breve descripción del procedimiento:

Imágenes descargadas

LC08_L1TP_228077_20160112_20170405_01_T1

LC08_L1TP_228078_20160213_20170330_01_T1

LC08_L1TP_229078_20160119_20170405_01_T1

LC08_L1TP_229077_20150201_20170413_01_T1

Las escenas Landsat 8, son imágenes comprimidas compuestas por 11 bandas espectrales, 9 tomadas con el sensor *OLI* con una resolución espacial de 30 metros (Bandas 1 a 7 y Banda 9), la Banda 8 pancromática de resolución 15 metros y 2 bandas tomadas con el sensor *TIRS* (banda 10 y 11) con resolución de 100 metros. Cada banda posee una longitud de onda precisa que le confiere utilidades distintas a la hora de clasificar imágenes. En este estudio utilizamos la banda 4 del Infrarrojo cercano y del espectro visible, la banda 3 y 2, roja y verde respectivamente.

Combinación de bandas RGB para la clasificación

- **Banda 4 del Infrarrojo cercano (longitud de onda 0.845 a 0.885 μm):** Enfatiza el contenido de biomasa (estructura foliar). Permite identificar cosechas, contraste entre suelo y cosecha y el límite entre tierra y agua.
- **Banda 3 del Rojo (Longitud de onda 0.630 a 0.680 μm):** Enfatiza la separación entre vegetación y no vegetación.
- **Banda 2 del Verde (Longitud de onda 0.525 a 0.600 μm):** Asociado al vigor fotosintético.

Set de entrenamiento

Se construye seleccionando un píxel de cobertura conocida ("píxel semilla") y el algoritmo desarrollado en el complemento *SCP* de Qgis, considera la similitud espectral de los píxeles adyacentes. Pudiendo seleccionar el área de píxeles a evaluar y la distancia espectral a la cual el programa considera que 2 píxeles corresponden a la misma clase. De esta manera se pueden identificar Macroclases y clases dentro de esta.

Las firmas espectrales (características espectrales) de las clases de cobertura de referencia son calculadas considerando los valores de los píxeles de cada área de entrenamiento o ROI que tenga la misma Clase ID (o Macroclase ID). Por lo tanto, el algoritmo de clasificación, clasifica la imagen completa comparando las características de cada píxel con las características espectrales de las clases de referencia que hemos seleccionado.

En nuestro caso utilizamos el algoritmo Mínima Distancia, para calcular la distancia Euclídeana $d(x, y)$ entre las firmas espectrales de los píxeles de la imagen y las firmas espectrales de las áreas de entrenamiento, de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$d(x, y) = \sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - y_i)^2}$$

Donde:

x = vector de firma espectral de un píxel de la imagen;

y = vector de firma espectral del área de entrenamiento;

n = número de bandas de la imagen.

Por lo tanto, la distancia es calculada para cada píxel en la imagen, asignando la clase de la firma espectral más cercana de acuerdo a la siguiente función discriminante (adaptado de Richards y Jia, 2006):

$$x \in C_k \iff d(x, y_k) < d(x, y_j) \forall k \neq j$$

Donde:

C_k = clase de cobertura k;

y_k = firma espectral de la clase k;

y_j = firma espectral de la clase j.

Producto obtenido

La finalidad, como se ha mencionado anteriormente, es la obtención de un mapa temático alrededor de los cuerpos de agua (sitios reproductivos), o sea las variables del paisaje más allá del sitio, que permita tener una idea general sobre el contexto que rodea ese hábitat y la posible influencia sobre las especies, debido a que se ha comprobado que muchas especies tienen áreas que abarcan varios kilómetros (Smith y Green, 2005), (Fig. 15).

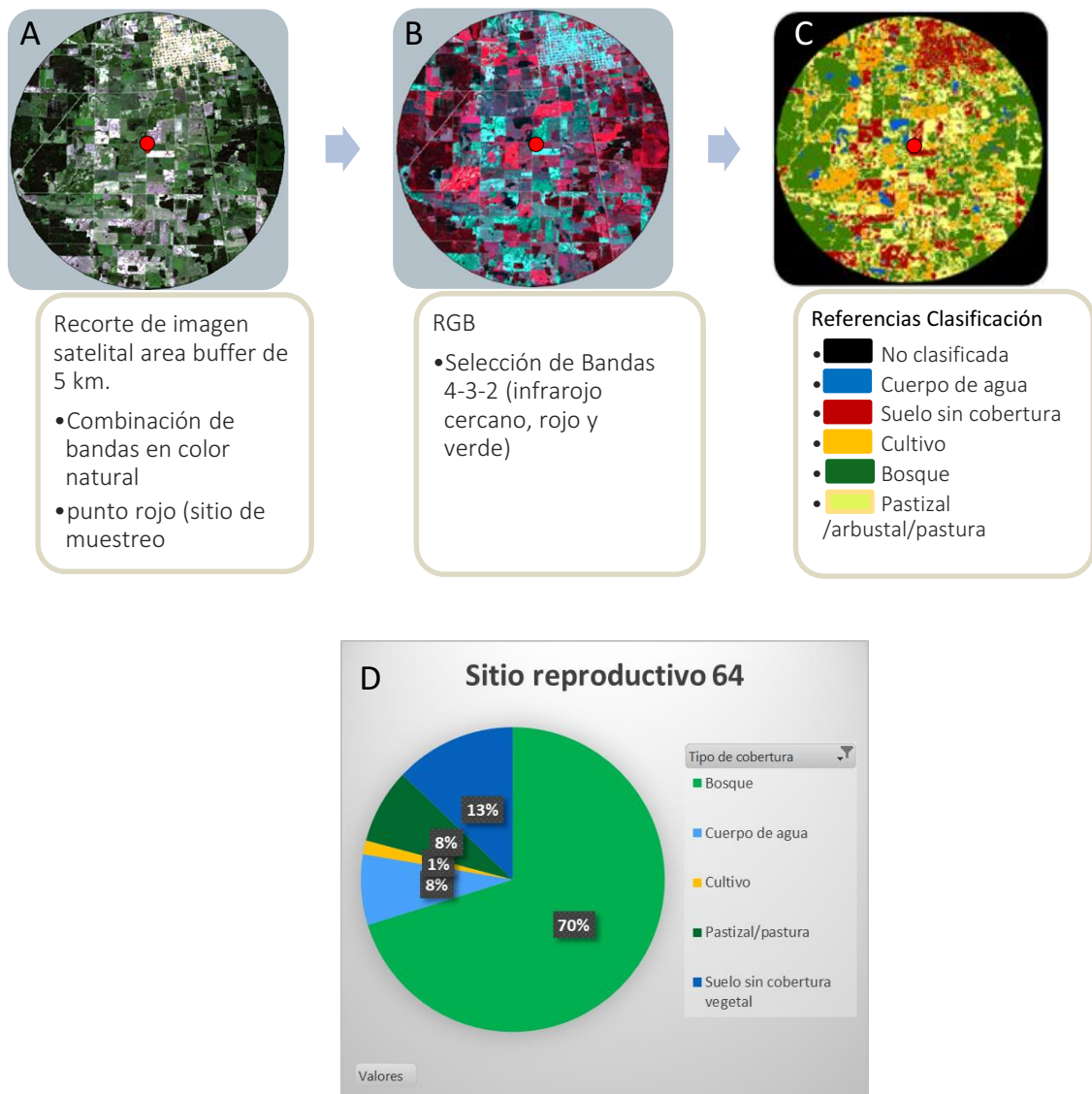


Figura 15: Figuras exhibiendo las secuencias de análisis para la obtención de la clasificación de cobertura del suelo en el área buffer de los sitios reproductivos. A) Recorte de imagen satelital. B) Selección de bandas RGB. C) Imagen clasificada según cobertura del suelo. D) Porcentajes obtenidos para cada categoría.

Bibliografía

1. Álvarez, B. B., Aguirre, E. H., Céspedes, J. A., Hernando, A. B. y Tedesco, M. E. 2002. Atlas de anfibios y reptiles de las provincias de Corrientes, Chaco y Formosa (Argentina). *EUDENE*. Corrientes.
2. Álvarez, D. y Nicieza, A. G. 2002. Effects of temperature and food quality on anuran larval growth and metamorphosis. *Functional Ecology* 16:640–648.
3. Amburgey, S. M., Murphy, M. y Funk, W. C. 2016. Phenotypic plasticity in developmental rate is insufficient to offset high tadpole mortality in rapidly drying ponds. *Ecosphere* 7(7): e01386. [10.1002/ecs2.1386](https://doi.org/10.1002/ecs2.1386)
4. Angulo, A., Rueda-Almonacid, J. V., Rodríguez-Mahecha, J. V y La Marca, E. (Eds) 2006. Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina. Conservación Internacional. Serie Manuales de Campo N°2. Panamericana Formas e Impresos. S.A., Bogotá D.C. 298 pp.
5. Baker, N. J., Bancroft, B. A. y Garcia, T. S. 2013. A Meta-Analysis of the Effects of Pesticides and Fertilizers on Survival and Growth of Amphibians. *Sci. Total Environ.*, 454: 639-64
6. Bianchi, A. R y Cravero, S. A. C. 2010. Atlas climático digital de la República Argentina. Salta: Ediciones Instituto Nacional de Tecnología agropecuaria. 84 p. ISBN 978- 987-1623-95-2, 2010. <http://inta.gob.ar/documentos/atlas-climatico-digital-de-la-republica-argentina-1/>
7. Brönmark, C. y Hansson, L. A. 2002. Environmental issues in lakes and ponds: current state and perspectives *Environmental Conservation* 29 (3): 290–306. DOI:10.1017/S0376892902000218
8. Bruniard, E. y Colaboradores, 1978. El Gran Chaco Argentino (ensayo de interpretación geográfica). Geográfica, Revista del Instituto de Geografía. Instituto de Geografía- Facultad de Humanidades-UNNE, Chaco. 259p.
9. Brusquetti, F., Netto, Flavia., Baldo, D. y Haddad C. F. B. 2018. What happened in the South American Gran Chaco? Diversification of the endemic frog genus *Lepidobatrachus* Budgett, 1899 (Anura: Ceratophryidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.02.010>
10. Budzik, K. A., Budzik, K. M., Kukielka, P., Laptas, A. y Bres, E. E. 2014. Water quality of urban water bodies – a threat for amphibians? *Ecological Questions* 19: 57 – 65. <http://dx.doi.org/10.12775/EQ.2014.006>
11. Burkart, R., Bárbaro, N., Sánchez, R. y Gómez, D. 1999. Eco-regiones de la Argentina. Administración de Parques Nacionales. Presidencia de la Nación. 43p.
12. Cardozo G. y Chiaraviglio M. 2008. Landscape changes influence the reproductive behaviour of a key ‘capital breeder’ snake (*Boa constrictor occidentalis*) in the Gran Chaco region, Argentina. *Biol. Conserv.*, 141(12), 3050 – 3058.
13. Carezzano, F. J. y Cabrera, M. R. 2011. Variación en la fórmula dentaria larval de *Physalaemus biligonigerus* (Amphibia, Leptodactylidae) de humedales en agroecosistemas del sur de Córdoba, Argentina. *Bol. Soc. Zool. Uruguay*, 20:28-33.
14. Carreño L. V; Pereyra, H y Viglizzo, E. F. 2009. Los servicios ecosistémicos en áreas de transformación agropecuaria intensiva. 229-246 p. *En: El Chaco sin bosques: La Pampa o el desierto del futuro*. Morello y Rodríguez (ed.) 1ª ed. Orientación Gráfica Editora. 432p.
15. Casas, R.R. y Michelena, R.O. 1988. La degradación de los suelos y la expansión de la frontera agropecuaria en el parque chaqueño occidental.233-242. *En: El deterioro del ambiente en la Argentina*. FECIC. 497 p.
16. Casas, R. R. y Puentes, M. I. 2009. Expansión de la frontera agrícola en la región chaqueña. Impacto sobre la salud de los suelos 240-270 p. *En: El Chaco sin bosques: La Pampa o el desierto del futuro*. Morello y Rodríguez (ed.) 1ª ed. Orientación Gráfica Editora. 432p.
17. Cayuela, H., Besnard, A., Bonnaire, E., Perret, H., Rivoalen, J., Miaud, C. y Joly, P. 2014. To breed or not to breed: past reproductive status and environmental cues drive current breeding decisions in a long-lived amphibian. *Oecologia* 176:107–116.
18. Cej, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano (N.S.)*, Monografía 2: xii + 1–609.
19. Congedo, L. 2019. Semi-Automatic Classification Plugin Documentation. Versión 6.2.0.1

- Available online DOI: <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.2.29474.02242/1>
20. Coria, R. D., Coria, O. R. y Kunst, C. R. 2015. Influencia del rolado selectivo de baja intensidad (RBI) sobre las comunidades de aves de bosque del Chaco Occidental. *Ecología Austral* 25: 158-171.
 21. Cortés-Gómez, A. M., Castro-Herrera, F. y Urbina-Cardona, J. N. 2013. Small changes in vegetation structure create great changes in amphibian ensembles in the Colombian Pacific rainforest. *Tropical Conservation Science* Vol.6 (6):749-769.
Available online: www.tropicalconservationscience.org
 22. Crump, M. L y Scott, N. J. Jr., 1994. Relevamientos por encuentros visuales: 80-87. En: Medición y monitoreo de la diversidad biológica: Métodos estandarizados para anfibios. Heyer, W.R.; Donnelly, M.A.; McDiarmid, R.W.; Hayek, L.C. & Foster, M.S. (eds.). Smithsonian Institution Press & Editorial Universitaria de la Patagonia, Washington.
 23. Daam, M. A., Moutinho, M. F., Espíndola, E. L. G.y Schiesari, L. 2019. Lethal toxicity of the herbicides acetochlor, ametryn, glyphosate and metribuzin to tropical frog larvae. *Ecotoxicology* 28, 707–715. doi:10.1007/s10646-019-02067-5
 24. Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villeger, S. y Mouquet, N. 2010. Defining and measuring ecological specialization. *J. Appl. Entomol.* 47, 15–25.
 25. Do Nascimento, F. A. C., Mott, T., Langone, J. A., Davis, C. A. y De Sá, R. O. 2013. The genus *Odontophrynus* (Anura: Odontophrynidae): a larval perspective. *Zootaxa* 3700 (1): 140–158
 26. Dodd, C. K. Jr. 2009. Amphibian Ecology & Conservation. A Handbook of Techniques- New York: Oxford University Press.556pp.
 27. Dos Santos, J. A.2013. Semi-automatic Classification of Remote Sensing Images. Université de Cergy Pontoise. English. <NNT : 2013CERG0626>. <tel-00878612> <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00878612>
 28. Duarte, H., Tejedo, M., Katzenberger, M., Marangoni, F., Baldo, D., Beltran, J. F., Martí, D. A., Richter-Boix, A. y Gonzalez-Voyer, A. 2012. Can amphibians take the heat? Vulnerability to climate warming in subtropical and temperate larval amphibian communities. *Glob. Chang. Biol.* 18, 412e421. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02518.x>
 29. Fabrezi, M. 2011. Heterochrony in Growth and Development in Anurans from the Chaco of South America. *Evol Biol.* DOI 10.1007/s11692-011-9128-5
 30. Fabrezi, M y Vera R. 1997. Caracterización morfológica de larvas de anuros del noroeste argentino. *Cuad. Herp.*, 11 (1-2): 37-49.
 31. Fabrezi, M; Quinzio, S.I. y Goldberg, J. 2009. Giant Tadpole and Delayed Metamorphosis of *Pseudis platensis* Gallardo, 1961 (Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology*, 43 (2) 228–243
 32. Fabrezi, M., Quinzio, S., Goldberg, J., y de Sá, R. O. 2012. The development of *Dermatonotus muelleri* (Anura: Microhylidae: Gastrophryninae). *Journal of Herpetology* 46 (3): 363-380.
 33. Fahrig, L. 2002. Effect of hábitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecol. Appl.* 12:346–53.
 34. Faivovich, J. y Carrizo, G.R. 1992. Descripción de la larva de *Chacophrys pierotti* (Vellard, 1948) (Leptodactylidae, Ceratophryinae). *Alytes*, 10 (3): 81-89.
 35. Faivovich, J., Nicoli, L., Blotto, B.L., Pereyra, M.O., Baldo, D., Barrionuevo, J.S., Fabrezi, M., Wild, E.R., y Haddad, C.F.B. 2014. Big, Bad, and Beautiful: Phylogenetic Relationships of the Horned Frogs (Anura: Ceratophryidae) *South American Journal of Herpetology*, 9(3): 207–227.
 36. FAO, 2005. Land Cover Classification System (LCCS), version 2: Classification Concepts and User Manual (Di Gregorio, A). Environment and Natural Resources Service Series, No. 8 - FAO, Rome.
 37. Fisher, P., y Unwin, D. 2005. “Re-presenting geographical information systems.” En: Re-presenting GIS, edited by Peter Fisher and David Unwin, 1-17. London: John Wiley & Sons.
 38. Frost, D. R. 2020. Amphibian Species of the World: an online reference. Version 6 (DATE OF ACCESS).
Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
 39. Gallardo, J. M. 1966. Zoogeografía de los anfibios chaqueños. *Physis* 26: 67-81.
 40. Gasparri, N.I. y Grau, H.R. 2009. Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest inNWArgentina (1972–2007). *Forest Ecol. Manage.*, doi: 10.1016/j.foreco.2009.02.024. Gráfica Editora, Buenos Aires. 752 pp.

41. Girartello, M., Griggio, M., Whittingham, M.J. y Rushton, S. P. 2010. Models of climate associations and distributions of amphibians in Italy. *Ecol Res* 25: 103–111. DOI 10.1007/s11284-009-0636-z.
42. Giraudó, A. R. 2009. Defaunación como consecuencia de las actividades humanas en la llanura del Chaco argentino. Cap. 4 Deforestación, defaunación y protección de la riqueza biótica. En: El Chaco sin bosques: la Pampa o el desierto del futuro (Morello y Rodríguez. Ed.) 1a ed. - Buenos Aires: *Orientación Gráfica Editora*.
43. Halliday, T. 2006. Cap. 7: Amphibians. En: *Ecological Census Techniques a handbook 2ª Edition*. Sutherland, W. J. *Cambridge University Press*.
44. Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V., Goetz, S. J., Loveland, T. R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C.O. y Townshend, J. R. G. 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *SCIENCE* 342: 850-853.
45. Hanski, I. 1999. Hábitat connectivity, hábitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *OIKOS* 87: 209-219.
46. Hazell, D., Cunnungham, R., Lindenmayer, D., Mackey, B. y Osborne, W. 2001. Use of farm dams as frog hábitat in an Australian agricultural landscape: factors affecting species richness and distribution. *Biol Conserv* 102:155–169.
47. Heard, G. W.; Scroggie, M. P. y Malone, B. S. 2012. Classical metapopulation theory as a useful paradigm for the conservation of an endangered amphibian. *Biol. Conserv.* In press, doi: 10.1016/j.biocon.2012.01.018
48. Heredia, J. 2008. Anfibios del centro de Argentina. LOLA. Buenos Aires.
49. Hoekstra, J. M., Boucher, T. M., Ricketts, T. H. y Roberts, C. 2005. Confronting a biome crisis: global disparities of hábitat loss and protection. *Ecology Letters* 8: 23-29.
50. Hof, C. Araujo, M. B., Jetz, W. y Rahbek, C. 2011. Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. *Nature* 480:516–519
51. Jiang, D., Huang, Y., Zhuang, D., Zhu, Y., Xu, X. y Ren, H. 2012. A Simple Semi-Automatic Approach for Land Cover Classification from Multispectral Remote Sensing Imagery. *PLoS ONE* 7 (9): e45889. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045889>
52. Jones, J. C., Reynoldsm J. D. y Raffaelli, D. 2006. Cap.11: Enviromental variables. En: *Ecological Census Techniques a handbook 2ª Edition*. Sutherland, W. J. *Cambridge University Press*.
53. Kacoliris, F. P.; Berkunsky, I. y Williams, J. 2006. Herpetofauna of the Argentinean Impenetrable Great Chaco. *Phyllomedusa* 5(2):149-157.
54. Kehr, A. I. y Basso, N. G. 1990. Description of the tadpole of *Lysapsus limellus* (Anura: Pseudidae) and some considerations on its biology. *COPEIA* (2): 573-575
55. Kehr, A. I y Schaefer, E. F. 2005. Description of the Tadpole of *Pseudopaludicola boliviana* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetological Review*, 36 (3): 250-252.
56. Kehr, A. y Williams, J. D. 1990. Larvas de anuros de la República Argentina. *Cuad. Herp.* (serie monografías) 2: 44 pp. La Plata.
57. Klaver, R. W.; Peterson, C. R. y Patla, D. A. 2013. Influence of water conductivity on amphibian occupancy in the Greater Yellowstone Ecosystem, *Western North American Naturalist*: 73 (2): 184-197.
58. Kolenc, F., Borteiro, C., Alcalde, L., Baldo, D., Cardozo, D. y Faivovich, J. 2008. Comparative larval morphology of eight species of Hysiboas Wagler (Amphibia, Anura, Hylidae) from Argentina and Uruguay, with a review of the larvae of this genus. *Zootaxa* 1927: 1–66.
59. Kopp, K. y Eterovick, P. C. 2006 Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *Journal of Natural History* 40 (29-31): 1813–1830.
60. Lajmanovich, R. C., Peltzer, P. M., Martinuzzi, C. S., Attademo, A. M., Basso, A. y Colussi, C. L. 2019. Insecticide pyriproxyfen (Dragón®) damage biotransformation, thyroid hormones, heart rate, and swimming performance of *Odontophrynus americanus* tadpoles. *Chemosphere* 220:714–722
61. Langone, J. A. y De Sá, R. O. 2005. Redescripción de la morfología larval externa de dos especies del grupo de *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae). *Phyllomedusa* 4(1): 49-59
62. Lavilla, E. O. 2001. Amenazas, declinaciones poblacionales y extinciones en anfibios argentinos. *Cuad. Herpetol.* 15 (1):59-82.

63. Lavilla, E. O., Ponssa, M. L. y Saleme, S. 2000. Caracterización de las larvas de *Bufo fernandezae* Gallardo, 1957 y *Bufo granulosus major* Müller & Hellmich, 1936 (Anura: Bufonidae) y clave para la identificación de las larvas de *Bufo* que habitan el Chaco Argentino. *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Tornino* 17 (2): 333-344.
64. Leibold, M. A. y Miller, T. E. 2004. Cap.6: From metapopulations to metacommunities. *En: Ecology, Genetics, and Evolution of metapopulations. Elsevier, Inc.*
65. Lescano, J. N., Bellis, L. M., Hoyos, L. E. y Leynaud, G. C. 2015. Amphibian assemblages in dry forests: multi-scale variables explain variations in species richness. *Acta Oecologica* 65–66, 41–50.
66. Lynch, J. D. y Suarez-Mayorga, A. M. 2011. Clave ilustrada de los renacuajos en las tierras bajas al oriente de los andes, con énfasis en Hylidae. *Caldasia* 33(1):235-270.
67. Macchi, L., Grau, H. R., Zelaya, P. V. y Marinaro, S. 2013 Trade-offs between land use intensity and avian biodiversity in the dry Chaco of Argentina: A tale of two gradients. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 174: 11– 20.
68. Machado, I. F. y Maltchik, L. 2007. Check-list da diversidade de anuros no Rio Grande do Sul (Brasil) e proposta de classificação para as formas larvais. *Neotropical Biology and Conservation* 2(2):101-116.
69. Mastrangelo, M. E. y Littera, P. 2015. From biophysical to social-ecological trade-offs: integrating biodiversity conservation and agricultural production in the Argentine Dry Chaco. *Ecology and Society* 20(1): 20. <http://dx.doi.org/10.5751/ES-07186-200120>
70. Matteucci, S. D. 2014. Chaco sin bosques, Chaco sin campesinos, Chaco sin diversidad cultural. *FRONTERAS* 13:19-28.
71. Matthews, J. H. 2010. Anthropogenic climate change impacts on ponds: a thermal mass perspective. *BioRisk* 5: 193-209. <https://doi.org/10.3897/biorisk.5.849>
72. Mercolli, C., Dixon, J. R. y Yanosky, A. 1994. Spawning and Larval Development of *Scinax acuminata* Cope, 1862 (Anura: Hylidae). *Bull. Chicago Herp. Soc.* 29 (12): 271-274.
73. Morello, J. H. 2012. Cap.4: Ecorregión del Chaco Seco. *En: Morello, J.H.; S.D. Matteucci; A.F. Rodríguez & M.E. Silva. Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos. 1ª ed. - Buenos Aires: Orientación Gráfica Editora.*
74. Morello, J. H., Rodríguez, A. y Silva, M. 2009. Cap. 1: Clasificación de ambientes en áreas protegidas de las ecorregiones del Chaco Húmedo y Chaco Seco. *En: El Chaco sin bosques: la Pampa o el desierto del futuro (Morello y Rodríguez. Ed.) 1a ed. - Buenos Aires: Orientación Gráfica Editora.*
75. Morello, J. H., Matteucci, S.D., Rodríguez, A.F. y Silva, M.E. 2012. Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos. 1ª ed. - Buenos Aires: *Orientación Gráfica Editora*
76. Morello, J., Pengue, W. y Rodríguez, A. 2006. Etapas de uso de los recursos y desmantelamiento de la biota del chaco. Ecorregión Chaco Seco: 83-90. *En: Brown, A.; Martínez Ortíz, U.; Acerbi, M. & Corcuera, J. (Eds); La situación ambiental argentina 2005. Fundación Vida Silvestre, Buenos Aires.*
77. NASA, 2013. Landsat 7 Science Data User's Handbook. Available at <http://landsathandbook.gsfc.nasa.gov>
78. Newbold, T., Hudson, L., Hill, S., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R., Boeger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Diaz, S., Echeverria-Londono, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhousseini, T., Ingram, D. J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Pinto Correia, D., Martin, C. D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H. R. P., Purves, D. W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S. L., Weiher, E., White, H. J., Ewers, R. M., Mace, G. M., Scharlemann, J. P. W. y Purvis, A. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520, 45–50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>
79. Nicieza, A. G., Choda, M. y Álvarez, D. 2010. Estructura genética de poblaciones subdivididas: identificación de unidades de conservación de anfibios en la Cordillera Cantábrica. *En: Anfibios y Reptiles del Parque Nacional de Picos de Europa. Colección Naturaleza y Parques Nacionales. Serie Técnica (F.J. Diego, J. Bosch, E. Ayllón, P.L. Hernández, L. Sevilla & A. Mora eds), pp. 189–202. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, Madrid.*

80. Nietch, C., Lazorchak, J., Mount, D. y Clements, W. 2016. Individual and community responses in stream mesocosms with different ionic compositions of conductivity and compared to a field-based benchmark. To be Presented at 7th SETAC World Congress/SETAC North America 37th Annual Meeting, Orlando, FL, November 06 - 10, 2016.
81. Ovaskainen, O y Hanski, I. 2003. How much does an individual hábitat fragment contribute to metapopulation dynamics and persistence? *Theoretical Population Biology* 64: 481–495.
82. Paruelo, J. M., Verón, S. R., Volante, J. N., Seghezzo, L., Vallejos, M., Aguiar, S., Amdan, L., Baldassini, P., Ciuffolif, L., Huykman, N., Davanzo, B., González, E., Landesman, J. y Picardi, D. 2011. Elementos conceptuales y metodológicos para la evaluación de impactos ambientales acumulativos en bosques subtropicales. El caso del este de Salta, Argentina.
83. Peltzer, P. M., Lajmanovich, R. C., Attademo, A.M. y Beltzer, A.H. 2006. Diversity of anurans across agricultural ponds in Argentina. *Biodiversity and Conservation* 15: 3499–3513
84. Peltzer, P. M. y Lajmanovich, R. C. 2007 Amphibians. En: M.H. Iriondo, J.C. Paggi, and M.J. Parma (Eds.) *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland* © Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
85. Pengue, W. A. 2009. El Desarrollo rural sostenible y los procesos de agriculturización, ganaderización y pampeanización en la llanura Chaco-Pampeana. Cap. 2 Los Procesos productivos. En: *El Chaco sin bosques: la Pampa o el desierto del futuro* (Morello y Rodríguez. Ed.) 1a ed. - Buenos Aires: *Orientación Gráfica Editora*.
86. Pereyra, L. C., Akmentins, M. S., Vaira, M. y Moreno, C. E. 2018. Disentangling the multiple components of anuran diversity associated to different land-uses in Yungas forests, Argentina. *Animal Conservation*. doi:10.1111/acv.12406
87. Pereyra, L. C., Akmentins, M. S., Laufer, G. y Vaira, M. 2013. A new species of *Elachistocleis* (Anura: Microhylidae) from north-western Argentina. *Zootaxa* 3694 (6): 525–544.
88. Pérez Iglesias, J. M. y Natale, G. S. 2013. *Physalaemus cuqui* Lobo, 1993. Ampliación de su distribución y confirmación del registro para la provincia de Santiago del Estero, Argentina *Cuad. herpetol.* 27 (2): 173-176
89. Perotti, M. G. 1994. Aportes preliminares sobre la reproducción en una comunidad de anuros chaqueños en Argentina. *Cuad. herpetol.* 8 (1): 39-50.
90. Perotti, M. G. 1997a. Modos reproductivos y variables reproductivas cuantitativas de un ensamble de anuros del Chaco Semiárido, Salta, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 277-288.
91. Perotti, M. G. 1997b. The tapole of *Physalaemus cuqui* Lobo, 1993 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia* 18: 427-432.
92. Perotti, M. G., Diéguez, M. C. y Jara, F. G. 2005. Estado del conocimiento de humedales del norte patagónico (Argentina): aspectos relevantes e importancia para la conservación de la biodiversidad regional. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 723-737.
93. Pimm, S. L., Jenkins, C. N., Abell, R., Brooks, T. M., Gittleman, J. L., Joppa, L. N., Raven, P. H., Roberts, C. M. y Sexton, J. O. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* 344, 1246752. DOI: 10.1126/science.1246752
94. Piquer-Rodríguez, M., Torella, S., Gavier-Pizarro, G., Volante, J., Somma, D., Ginzburg, R. y Kuemmerle, T. 2015. Effects of past and future land conversions on forest connectivity in the Argentine Chaco. *Landscape Ecol.* 30: 817-833.
95. Prado, C. P. A. y Heursel, A. D. 2006. THE TADPOLE OF *LEPTODACTYLUS ELENAE* (ANURA: LEPTODACTYLIDAE), WITH THE DESCRIPTION OF THE INTERNAL BUCCAL ANATOMY. *South American Journal of Herpetology*, 1(1): 79-86.
96. Pueta, M y Perotti, M. G. 2013. Feeding habits of juvenile *Chacophrys pierottii* (Ceratophryidae-Ceratophryinae) from northwestern Córdoba Province, Argentina. *Herpetological Conservation and Biology* 8(2):376–384.
97. Ray, A. M., Gould, W. R., Hossack, B.R., Sepulveda, A. J., Thoma, D. P., Patla, D. A., Daley, R. y Al-Chokhachy, R. 2016. Influence of climate drivers on colonization and extinction dynamics of wetland-dependent species. *Ecosphere* 7(7): e 01409. 10.1002/ecs2.1409
98. Reading, C. J. 2007. Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship. *Oecologia* 151:125-131.

99. Richards, J. A. y Jia, X. 2006. Remote Sensing Digital Image Analysis: An Introduction. Berlin, Germany: Springer.
100. Rosenberg, D. K.; Noon, B. R. y Meslow, E. C. 1997. Biological corridors: from, function, and efficacy. *BioScience* 47(10): 677-687
101. Rossa-Feres, D.C y Nomura, F. 2006. Characterization and taxonomic key for tadpoles (Amphibia: Anura) from the northwestern region of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotrop.*, vol. 5, no. 2 <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n1/pt/abstract?identification-key+bn00706012006> ISSN 1676-0611
102. Rowe, C. L. y William, A. D. 1995. Impacts of hydroperiod on growth and survival of larval amphibians in temporary ponds of Central Pennsylvania, USA. *Oecologia* 102:397-403.
103. SAGyP (Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca) y Consejo Federal Agropecuario, 1995. El deterioro de las tierras en la República Argentina. Alerta amarillo. 285 p.
104. Sandoval, M. T. 2004. Microanatomía oral y bucal de las larvas de tres especies de *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae). *Rev. Esp. Herp.* 18: 79-87.
105. Schilling, E. G., Lawrenz, R. y Kundel, H. 2019. A review of the reproductive habitat preferences and conservation challenges of a rare, transient, and ecologically restricted darner dragonfly: *Rhionaeschna mutata*. *International Journal of Odonatology*. <https://doi.org/10.1080/13887890.2018.1554513>
106. Schulze, A., Jansen, M. y Köhler, G. 2015. Tadpole diversity of Bolivia's lowland anuran communities: molecular identification, morphological characterisation, and ecological assignment. *Zootaxa* 4016 (1): 001–111.
107. Scott, N. J. Jr. y Woodward, B. D. 1994. Relevamientos de Lugares de Reproducción: 113-120. *En: Medición y monitoreo de la diversidad biológica: Métodos estandarizados para anfibios*. Heyer, W.R.; Donnelly, M.A.; McDiarmid, R.W.; Hayek, L.C. & Foster, M.S. (eds.). Smithsonian Institution Press & Editorial Universitaria de la Patagonia, Washington.
108. Semper-Pascual, A., Macchi, L., Sabatini, F.M., Decarre, J., Bauman, M., Blendinger, P.G., Gómez-Valencia, B., Mastrangelo, M.E. Y Kummerle, T. 2018. Mapping extinction debt highlights conservation opportunities for birds and mammals in the South American Chaco. *Journal of Applied Ecology*. 55: 1218-1229. DOI: 10.1111/1365-2664.13074
109. Sievers, M., Hale, R., Parris, K. M., Melvin, S. D., Lanctôt, C. M. y Swearer, S. E. 2019. Contaminant-induced behavioural changes in amphibians: A meta-analysis. *Science of The Total Environment*. 693 (25). <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.07.376>
110. Skidds, D. E. y Golet, F. C. 2005. Estimating hydroperiod suitability for breeding amphibians in southern Rhode Island seasonal forest ponds. *Wetlands Ecology and Management* 13: 349–366.
111. Smith, M. A. y Green, D. M. 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography* 28:110-128.
112. Soto, G. 2006. Situación socio-económica del Chaco Argentino. Ecorregión Chaco Seco: 91-100. *En: Brown, A.; Martínez Ortíz, U.; Acerbi, M. & Corcuera, J. (Eds); La situación ambiental argentina 2005. Fundación Vida Silvestre, Buenos Aires*
113. Sparling, D. W. 2009. Water-quality criteria for amphibians. 105-120 p. *En: Dodd, CK. Jr. (ed.) Amphibian Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques. Oxford University Press, Oxford, UK.*
114. Sutherland, W. J. 2006. Ecological Census Techniques a handbook 2ª Edition. *Cambridge University Press.*
115. Swartz, L. K., Lowe, W. H., Muths, E. L. y Hossack, B. R. 2019. Species-specific responses to wetland mitigation among amphibians in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Restoration Ecology* 1- 9p.
116. TNC-NS - FVSA. 2005. The Nature Conservancy (TNC), Fundación Vida Silvestre Argentina (FVSA), Fundación para el Desarrollo Sustentable del Chaco (DeSdel Chaco) y Wildlife Conservation Society Bolivia (WCS). 2005. Evaluación Ecorregional del Gran Chaco Americano / Gran Chaco Americano Ecoregional Assessment. Buenos Aires. Fundación Vida Silvestre Argentina.
117. Torella, S. A. y Adámoli, J. 2006. Situación ambiental de la ecorregión del Chaco Seco. *En Situación ambiental argentina. Ecorregión Chaco Seco: 75-82. En: Brown, A.; Martínez Ortíz, U.;*

- Acerbi, M. & Corcuera, J. (Eds); La situación ambiental argentina 2005. *Fundación Vida Silvestre*, Buenos Aires
118. Torrella, S.; Ginzburg, R. y Adamoli, J. 2007. Expansión agropecuaria en el Chaco Argentino: Amenazas para la conservación de la biodiversidad: 53-63. *En: Matteucci, S.D. (ed), Panorama de la Ecología de Paisajes en Argentina y Países Sudamericanos*. Mayo 2007, Ediciones INTA, Buenos Aires.
 119. Torres, R., Gasparri, N. I., Blendinger, P. G. y Grau, H. R. 2014. Land-use and land-cover effects on regional biodiversity distribution in a subtropical dry forest: a hierarchical integrative multi-taxa study. *Reg Environ Change* 14:1549–1561. DOI 10.1007/s10113-014-0604-1
 120. UMSEF (Unidad de Manejo del Sistema de Evaluación Forestal). 2017 Monitoreo de la superficie de Bosque Nativo de la República Argentina. Período 2016. Regiones Forestales Parque Chaqueño, Yungas, Selva Paranaense y Espinal. Dirección de Bosques, Secretaría de Política Ambiental, Cambio Climático y Desarrollo Sustentable, Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación. 84 pp.
 121. Vaira, M., Akmentis, M., Attademo, M., Baldo, D., Barraso, D., Barrionuevo, S., Basso, N., Blotto, B., Cairo, S., Cajade, R., Céspedes, J., Corbalán, V., Chilote, P., Duré, M., Falcione, C., Ferraro, D., Gutierrez, F.R., Ingaramo, MR., Junges, C., Lajmanovich, R., Lescano, J.N., Marangoni, F., Martinazzo, L., Marti, R., Moreno, L., Natale, G.S., Pérez Iglesias, J.M., Peltzer, P., Quiroga, L., Rosset, S., Sanabria, E., Sanchez; L., Schaefer, E., Úbeda, C. y Zaracho, V. 2012. Categorización del estado de conservación de los anfibios de la República Argentina. *Cuad. Herpetol* 26 (Supl.1):131-159.
 122. Vallejos, M., Volante, J. N., Mosciaro, M. J., Vale, L. M., Bustamante, M. L. y Paruelo, J. M. 2015. Transformation dynamics of the natural cover in the Dry Chaco ecoregion: a plot level geodatabase from 1976 to 2012. *Journal of Arid Environments*, 123, 3-11. doi: 10.1016/j.jaridenv.2014.11.009.
 123. Vera Candiotti, M. F. 2005. Morphology and feeding in tadpoles of *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Leptodactylidae). *Acta Zoologica* (Stockholm) 86: 1–11.
 124. Vera Candiotti, M. F., Brusquetti, F. y Netto, F. 2007 Morphological characterization of *Leptodactylus elenae* tadpoles (Anura: Leptodactylidae: *L. fuscus* group), from central Paraguay. *Zootaxa* 1435: 1–17
 125. Vinke, T y Vinke, S. 2019. Decline in the population of the red tegu, *Salvator rufescens* (Günther, 1871): preliminary results of a threats analysis. *Russian Journal of Herpetology* 26 (3): 123-134.
 126. Vitt, L.J. y Caldwell, J. P. 2009. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 3rd Ed. *Elsevier*.
 127. Volante, J.N., Alcaraz-Segura, D., Mosciaro, M. J., Viglizzo, E. F. y Paruelo, J. M. 2012. Ecosystem functional changes associated with land clearing in NW Argentina. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 154: 12– 22.
 128. Volante, J. N., Mosciaro, M. J., Alcaraz-Segura, D., Vale, L. M., Viglizzo, E. F. y Paruelo, J. M. 2014. Dinámica del avance de la frontera agropecuaria y cambios funcionales en ecosistemas del Noroeste de Argentina. Eje temático 3, secc. 3.1, Cap. 27 *En: SUELOS, PRODUCCIÓN AGROPECUARIA Y CAMBIO CLIMÁTICO: Avances en la Argentina* (Medina, Zubillaga y Taboada-ed.) 1a ed. - Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación.
 129. Wild, E. 2001. *Ceratophrys cranwelli* (Cranwell's Horned Frog). Natural history Notes. Predation. *Herpetological Review* 32(2): 102
 130. Williams, J. D. y Echeverría, D. D. 1995. *AMPHIBIA*. *En: Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio*. Estela C. Lopretto y Guillermo Tell (comps.). Ediciones Sur, La Plata. pp: 1369-1401.

CAPITULO II. DIVERSIDAD DE ESPECIES

Objetivos Específicos

- I. Evaluar la riqueza de anuros en el Chaco Semiárido comparando complejos ecosistémicos
- II. Analizar la variación en la composición específica de los ensambles de anuros del área de estudio y mecanismos que intervienen para su mantenimiento
- III. Identificar variables regionales que promueven la diversidad de especies, dentro y entre los complejos ecosistémicos del área de estudio
- IV. Identificar especies indicadoras dentro de los ensambles del área de estudio (fidelidad de hábitat y ecológica)

Introducción

La diversidad ecológica es un concepto que vincula la riqueza de especies y la distribución de sus abundancias (Magurran, 2004). Puede ser medida a través de sus tres componentes, la diversidad alfa (α), la diversidad beta (β) y la diversidad gamma (γ). La primera (diversidad alfa α), corresponde a la diversidad dentro de una unidad definida según la especie y el objetivo de estudio, pudiendo ser dividida en α puntual, α promedio y α acumulada (Halffter y Moreno, 2005). La diversidad beta (β) es una medida de cambio en la composición de especies entre unidades y la diversidad gamma (γ) expresa la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje o región, la cual es la resultante de las diversidades alfa (α) y beta (β). Estas definiciones tienen su relación con las escalas de análisis, partiendo de una escala local hasta una escala regional (Whittaker *et al.*, 2001). La escala local (diversidad alfa α), incluye la riqueza de especies dentro de comunidades locales o parches y como variables explicatorias se incluyen las interacciones bióticas y microambientales. La escala de paisaje, conformada por la diversidad beta (β) y gamma (γ), incluye fenómenos como el recambio de especies entre comunidades (beta β) o el inventario de todo el paisaje (gamma γ) y sus variables explicatorias incluyen la topografía, el suelo, el disturbio, entre otros (Whittaker *et al.*, 2001).

En los estudios de diversidad, la diversidad beta (β) resulta un concepto clave para entender el funcionamiento de los ecosistemas, para la conservación de la biodiversidad y para el manejo de los recursos (Legendre *et al.*, 2005., Socolar *et al.*, 2016). Sin embargo, su análisis ha llevado a múltiples definiciones, criterios asociados y medidas, entre los que podemos mencionar, la variación, la similitud/disimilitud, el recambio, la complementariedad o el anidamiento (Anderson, 2011; Socolar *et al.*, 2016).

La diversidad beta es influenciada principalmente por la habilidad de dispersión de los organismos, la escala espacial de análisis, la historia biogeográfica y las limitaciones de nicho (Calderón *et al.*, 2013)

Según Baselga y colaboradores (2010), la diversidad beta (β) puede entenderse como el resultado de dos fenómenos, el recambio de especies o “*turnover*” y el anidamiento o pérdida de especies (Fig. 16). El recambio implica la sustitución de unas especies por otras como consecuencia del arreglo espacial o de restricciones espaciales y/o históricas. Por otro lado, en un sistema anidado la composición de especies en ensamblajes pequeños es una submuestra de la composición de especies de ensamblajes grandes (Ulrich *et al.*, 2009). El anidamiento se ve restringido por la heterogeneidad del sistema en estudio. Heterogeneidad que puede deberse a endemismos, variación geográfica en las fuentes de especies, la historia y la heterogeneidad espacial (Fig. 16).

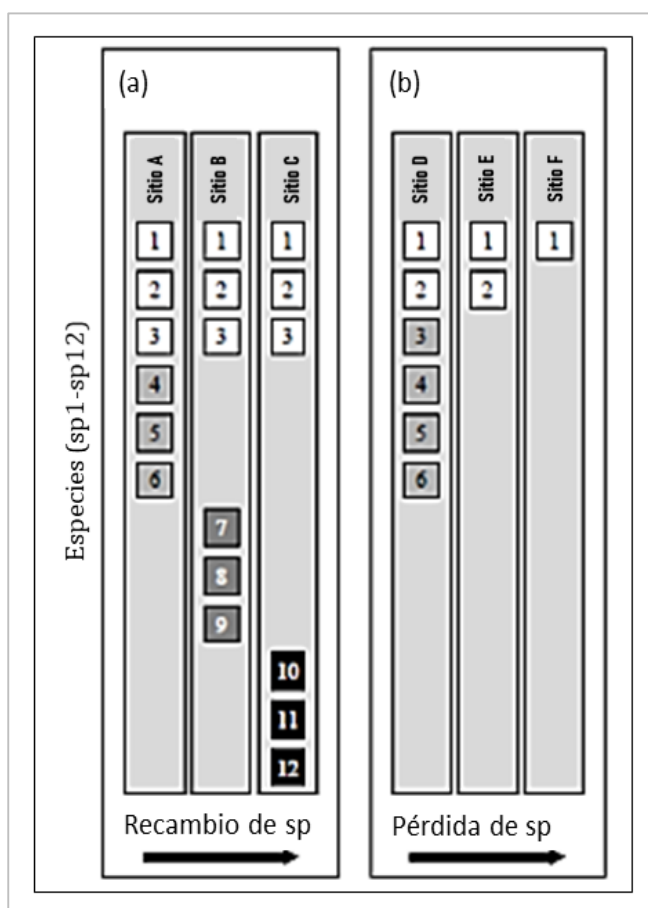


Figura 16: Ejemplo hipotético de dos áreas (a y b) con tres sitios de muestreo. Sitios A-C tienen la misma riqueza (seis especies cada uno), con tres especies en común y tres exclusivas de cada sitio. Sitios D-F conforma un gradiente de riqueza, donde las especies se van perdiendo (sistema completamente anidado).

La diversidad gamma (γ) se compone de una partición multiplicativa de la diversidad alfa (α) y beta (β), siendo estas independientes y el valor de la primera no determina el valor de la segunda (Halffter y Rös, 2013). La diversidad gamma (γ) es el número de especies del conjunto de sitios o comunidades que integran un paisaje. Entendiendo a este último como un área heterogénea pero distinguible, integrada por un conjunto de ecosistemas interactuantes que se repiten de forma similar (Forman y Godron 1986). A nivel de paisaje se encuentra la mayor homeostasis de las especies, ya que existe un flujo entre comunidades, entre fuentes y sumideros y es donde la extinción de especies representa una pérdida importante (Halffter y Moreno, 2005).

Las actividades humanas tienen gran influencia en la estructura del paisaje, debido al tipo e intensidad de la modificación, el grado de heterogeneidad ambiental, la fragmentación, y la conectividad. Esta estructura afecta a la conservación y distribución de la biodiversidad, por ello resulta una escala apropiada para la evaluación y monitoreo (Halffter y Rös, 2013).

Una forma de conocer la diversidad biológica es a través de inventarios que incluyen el muestreo, la catalogación y cartografiado de entidades como individuos, especies, paisajes; sintetizando la información resultante para el análisis (Stork, 1996).

Por lo tanto, si podemos cuantificar la diversidad alfa (α) y la diversidad beta (β) de un paisaje, y descubrimos los factores o variables a los que está asociada cada una, podremos aproximarnos a una

explicación de los patrones de diversidad de la región en su totalidad (diversidad gamma γ) (Halffter y Moreno, 2005).

Como es imposible trabajar con todas las especies de organismos que se encuentran en un lugar o en un paisaje, recurrimos al uso de grupos indicadores. Los grupos indicadores son conjuntos de organismos taxonómicos y funcionalmente afines que reúnen una serie de características; taxonomía estable, historia natural conocida, poblaciones de fácil observación, sensibles a cambios de hábitat, entre otros (Tejeda-Cruz *et al.*, 2008). Es pertinente trabajar con varios grupos indicadores que respondan de manera distinta a las condiciones del paisaje y muy especialmente a los cambios antrópicos. Esto último, porque uno de los propósitos principales de este trabajo de tesis, es determinar los efectos de distintas actividades humanas sobre la biodiversidad (Halffter y Moreno, 2005). Mucho de los cambios producidos de forma natural o por el hombre pueden ser monitoreados a través del estudio de estos grupos indicadores dada la especificidad (exclusividad a un hábitat en particular) y fidelidad (frecuencia de ocurrencia dentro del mismo hábitat) de las especies (McGeoch *et al.*, 2002).

Existen varias hipótesis que han sido utilizadas para explicar la biodiversidad a diferentes escalas de análisis. A escala regional la *hipótesis del tiempo-estabilidad* (Sanders, 1968) plantea que la diversidad es mayor en áreas más antiguas que no han sido disturbadas por largos períodos de tiempo en comparación con áreas jóvenes y recientemente disturbadas. La *hipótesis de diversidad de hábitat* (Williams, 1964) por su parte, establece que la diversidad de especies se incrementa con el número de tipos de hábitat dentro de una región.

Por otro lado, a escala local varias hipótesis fundamentan la diversidad de especies. La *hipótesis de partición de nichos y diversidad de recursos* (Pianka, 1974; Schoener, 1974), establece una mayor diversidad de especies cuando los recursos son diversos, ya que pueden ser particionados reduciendo la competencia y exclusión competitiva. La *hipótesis del disturbio intermedio* (Connell, 1978), que describe una mayor diversidad a niveles intermedios de disturbio. La *hipótesis de complejidad del hábitat* (MacArthur y MacArthur, 1961) donde la diversidad de especies se incrementa en hábitats complejos con heterogeneidad de microhábitats. Además, otras hipótesis han sido utilizadas para explicar fenómenos locales y regionales como la *hipótesis de relación especie-área* (Preston, 1962; Connor y McCoy, 1979) o la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967).

De acuerdo con Legendre y colaboradores (2005), las principales hipótesis que explican la diversidad beta (β) incluyen: 1) la composición de especies es uniforme sobre áreas grandes (beta es pequeña), 2) la composición de especies fluctúa aleatoriamente (dispersión histórica) y 3) la distribución de las especies está relacionada con las condiciones ambientales (control ambiental) donde los paisajes son mosaicos y la composición de especies es controlada por las características ambientales del sitio.

Anderson y colaboradores (2011), establecen un marco conceptual para abordar estas y otras cuestiones relacionadas a la diversidad beta, dividiendo a la misma bajo dos conceptos fundamentales de

análisis, el de variabilidad y el de recambio (“turnover”). Su propuesta o marco lógico, establece conceptos claves y propiedades ecológicas de las medidas más utilizadas. Más allá de la variedad de definiciones, conceptos a veces confusos y múltiples métodos que se han utilizado para el análisis de la diversidad beta (β), los autores consideran que es una oportunidad el uso de esa pluralidad de medidas para producir un análisis holístico informativo de la diversidad de una comunidad en estudio.

Bajo este marco holístico de análisis proponemos considerar una serie de medidas de diversidad que respondan los objetivos del trabajo planteados. Para lo cual, se propone una partición de la variación en la composición de especies con respecto a las variables ambientales y espaciales, comparando la similitud (disimilitud) entre sitios, en función de los gradientes ambientales y los complejos de ecosistemas.

Metodología

Se realizaron muestreos de anuros adultos y larvas en 84 cuerpos de agua (sitios reproductivos) durante 205 visitas (muestreos) que abarcaron el periodo de mayor actividad de los anuros (de septiembre a abril) durante los años 2015, 2016 y 2017

Los sitios reproductivos se ubicaron teniendo en cuenta el gradiente conocido *a priori* de precipitaciones. En el área de estudio el rango de precipitaciones va desde los 580 mm anuales (longitud -62, 996768^o - limite oeste del área de estudio) a los 1090 mm anuales (longitud -60, 253093^o - limite este del área de estudio).

Utilizando técnicas estandarizadas de muestreo se registraron los individuos adultos de las especies por medio de encuentros visuales y registros auditivos en los sitios reproductivos (Crump y Scott, 1994; Scott y Woodward, 1994; Dorcas *et al.*, 2009). Los relevamientos se realizaron limitados en el tiempo dependiendo del área del sitio reproductivo y con un diseño aleatorizado por caminatas al azar (Crump y Scott, 1994). El tiempo de muestreo fue de 15 a 45 minutos dependiendo del tamaño del sitio. Todos los sitios incluidos en este análisis fueron recorridos en su totalidad ya que fueron relativamente pequeños, abarcando un área promedio de 5900 m².

El registro de individuos adultos se llevó adelante en su mayoría (más del 70 % de los casos) durante horas de la tarde y noche, coincidiendo con el momento de actividad de la mayoría de las especies del área de estudio. Sin embargo, un porcentaje menor se concentró en horarios completamente diurnos debido a la presencia en el área de estudio de generos como *Melanophryniscus*, cuya actividad se desarrolla en horas de día, aunque la especie no se registró durante el presente estudio.

Conjuntamente con los muestreos de individuos adultos, se realizaron muestreos de larvas, los cuales se estandarizaron de la siguiente forma: seis pasadas (utilizando redes de mano o copos) por sitio reproductivo; mismos niveles de profundidad en todos los sitios. En general se realizaron, 2 pasadas sobre la vegetación del borde (< a 10 cm de profundidad), 2 a profundidades de hasta 40 cm y 2 a profundidades mayores de 40 cm; esta última, por lo general, asociada a zonas del cuerpo de agua sin presencia de

vegetación. Debido a la variación observada en profundidad y tamaño de los cuerpos de agua, los datos obtenidos del muestreo de larvas de las distintas especies fueron considerados como datos de incidencia (presencia/ausencia).

Para el reconocimiento de las especies (adultos y larvas) se siguió bibliografía general (Gallardo, 1966, Cei, 1980; Kehr y Williams, 1990; Fabrezi y Vera Candiotti, 1997; Lavilla y Cei, 2001; Rossa-Feres y Nomura, 2006; Kolenc *et al.*, 2008; Do Nascimento *et al.*, 2013; Schulze *et al.*, 2015) y específica de los anfibios del área de interés (Kehr y Basso, 1990; Faivovich y Carrizo, 1992; Perotti, 1994, 1997^{a b}; Mercolli *et al.*, 1994; Lavilla *et al.*, 2000; Lavilla, 2005; Sandoval, 2004; Kehr y Schaefer, 2005; Langone y De Sá, 2005; Vera Candiotti, 2005; Prado y Heursel, 2006; Kacoliris *et al.*, 2006; Vera Candiotti *et al.*, 2007; Fabrezi *et al.*, 2009; Carezzano y Cabrera, 2011; Fabrezi, 2011; Fabrezi *et al.*, 2012; Pereyra *et al.*, 2013; Pérez-Iglesias y Natale, 2013; Brusquetti *et al.*, 2018).

Las variables ambientales consideradas fueron: precipitación, tipos de vegetación dominantes del sitio reproductivo y heterogeneidad espacial (cobertura). Consideramos *a priori* estas variables como promotoras de heterogeneidad ambiental, a fin de explorar la hipótesis de su relación con la diversidad beta (β).

Para cada sitio reproductivo se obtuvo:

i) La precipitación media anual a partir Atlas Climático Digital de la República Argentina (Bianchi y Cravero, 2010) publicado por el INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria).

ii) El tipo de vegetación, se determinó a partir de su reconocimiento a través de los muestreos realizados en cada sitio y se tipificó en una categoría de disturbio teniendo en cuenta la vegetación clímax reconocida para cada complejo ecosistémico (Morello *et al.*, 2012).

Dichas categorías estuvieron basadas en la estructura general de la vegetación a escala regional, identificada como bosque xerófilo estacional abierto de tres estratos, dominado por quebrachos y algarrobos, un estrato arbustivo alto dominado por leguminosas y un estrato herbáceo donde predominan las gramíneas megatérmicas. En este sentido, Morello y colaboradores (2012) establecen las siguientes variaciones y actividades humanas vinculadas a cada complejo ecosistémico (Tabla 1).

Complejo Ecosistémico

Antiguos Cauces del Juramento-Salado	<i>Vegetación clímax</i>
	Bosques xéricos (bosques bajos con dosel denso de 5 a 7 metros de altura, con árboles emergentes de 15 a 20 metros)
	Bosques bajos y arbustales (en suelos mal drenados). Con dosel denso, de 3 a 6 metros de altura y emergentes de 10 a 16 metros.
	<i>Variaciones naturales en la vegetación del complejo</i>
	Sabanas mixtas, pastizales en caños.
	<i>Efectos antrópicos</i>
	Incendios, tala, pastoreo. Reducción de cobertura/eliminación de estratos.
	<i>Vegetación resultante de las acciones humanas</i>

Bermejito- Teuco-Bermejo	Bosques secundarios xéricos. Integrados por especies poco palatables, tóxicas y tolerantes al fuego.
	Arbustales secundarios (vinal- <i>Prosopis ruscifolia</i>) En suelos mal drenados
	<i>Vegetación clímax</i>
	Bosques alto abierto semiperennifolio a perennifolio
	Bosques bajos y arbustales (en suelos mal drenados). Con dosel denso, de 3 a 6 metros de altura y emergentes de 10 a 16 metros (especies diagnósticas Palo Santo- <i>Bulnesia sarmentoi</i> , entre otros).
	<i>Variaciones naturales en la vegetación del complejo</i>
Chaco Subhúmedo Central	Sabanas arboladas con palmares abiertos de <i>Copernicia alba</i>.
	<i>Efectos antrópicos</i>
	Inundaciones, incendios, tala y pastoreo. Reducción de cobertura/eliminación de estratos.
	<i>Vegetación resultante de las acciones humanas</i>
	Arbustales secundarios (vinal- <i>Prosopis ruscifolia</i>) en suelos mal drenados. Son bosques o arbustales de baja cobertura sometidos a tala pastoreo o fuego
	<i>Vegetación clímax</i>
Chaco Subhúmedo Central	Bosques alto, abierto con abras incluyendo sabanas con parches de arbustos caducifolios.
	<i>Variaciones naturales en la vegetación del complejo</i>
	Sabanas abiertas y pajonales
	<i>Efectos antrópicos</i>
	Incendios, agricultura. Reducción de cobertura/eliminación de estratos/sustitución.
	<i>Vegetación resultante de las acciones humanas</i>
	Arbustales secundarios, Cultivos

Tabla 1. Descripción breve de la vegetación clímax de cada complejo ecosistémico, sus variaciones naturales y antrópicas.

Información adaptada de Morello et al.,2012

iii) La heterogeneidad espacial, fue calculada para cada unidad muestral sobre un radio de 5 km. A partir de imágenes satelitales, se identificaron 5 clases de cobertura (suelo desnudo, agua superficial, vegetación arbórea, pastizales y cultivo), posteriormente se calculó el área cubierta por las mismas.

Análisis estadístico

a) Se analizó la respuesta de las especies (diversidad beta β) a la variable regional precipitación media anual y a los complejos ecosistémicos.

b) Se midió la relación entre la variación en la diversidad beta (β) regional y matrices de distancia geográfica (correlacionada con las precipitaciones), de disturbio y de heterogeneidad espacial.

c) Se identificaron las especies indicadoras, que permitirían reconocer posibles impactos generados en la región y se determinó su contribución en los sitios y complejos a nivel de la diversidad regional gamma (γ).

A continuación, se detallan los estadísticos empleados.

Composición de la comunidad, gradientes ambientales e impacto.

De un total de 84 sitios reproductivos se realizó una selección de 63 sitios o unidades muestrales (UM's); la selección se basó en los siguientes filtros: hora de realización del muestreo (datos tomados entre las 5 pm y las 2 am) y sitios con al menos un registro de especie (eliminando los sitios con cero registros); cubriendo la región de Oeste a Este y cumpliendo con una de las predicciones relacionadas al cambio natural de las especies de una región semiárida a subhúmeda.

Durante el período de estudio, para cada sitio reproductivo se obtuvo un valor único de riqueza de especies y un valor único de abundancia (abundancia máxima detectada) siguiendo a Lescano y colaboradores (2015^b).

Para el cálculo del valor de disimilitud en diversidad beta (β) entre pares de sitios se utilizó el dato de incidencia de las especies (presencia/ausencia). A partir de esta matriz de datos se calculó la disimilitud en la composición de especies de cada sitio a través del recambio o "turnover" y el anidamiento, siguiendo un gradiente de precipitaciones Oeste - Este, desde sitios más áridos (Oeste) a sitios más húmedos (Este).

Aquí nos referimos al concepto de recambio ("turnover") y anidamiento definido por Anderson y colaboradores (2011), como la medida de cambio en la estructura de una comunidad desde una unidad de muestreo a otra, a lo largo de un gradiente espacial, temporal o ambiental (Fig. 17).

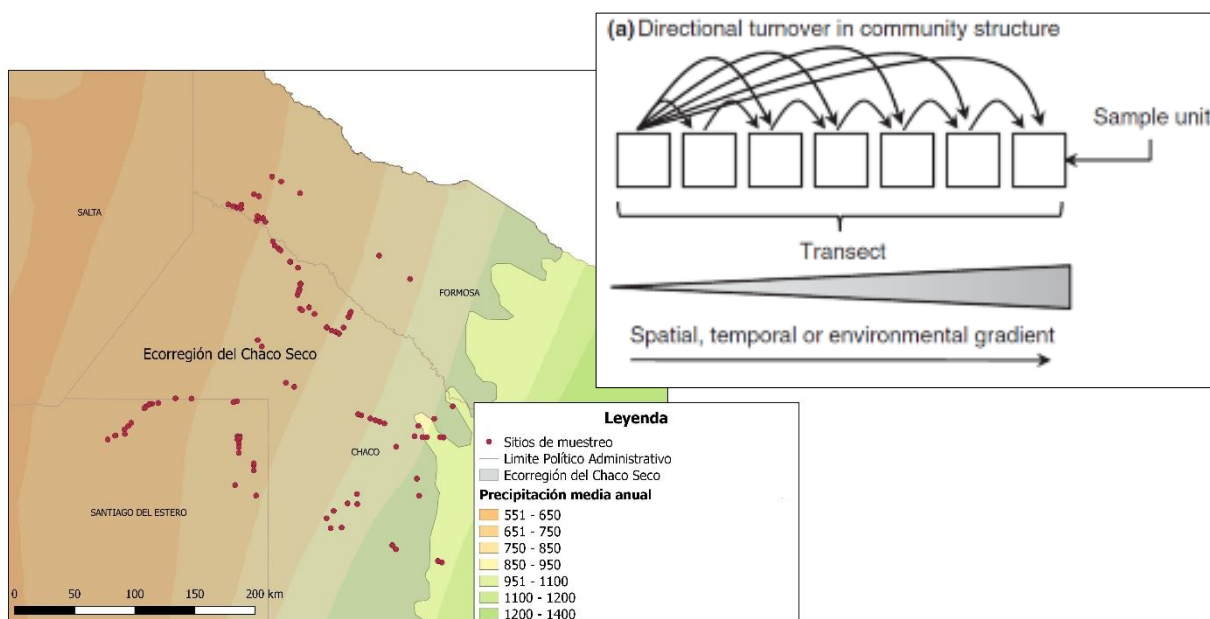


Figura 17: Mapa ilustrando el gradiente ambiental de precipitaciones de ascenso O-E en nuestra área de estudio y el esquema conceptual propuesto por Anderson et al., (2011)

El efecto del gradiente de variación ambiental *per se* fue definido en base a la ubicación espacial de las unidades de muestreo y utilizando como variable predictora la precipitación media anual para cada sitio.

Los análisis se realizaron con el programa R versión 3.5.2 (R Core Team, 2013) y el paquete *betapart* (Baselga, 2010; Baselga et al., 2018). Con la función *beta.pair* se evaluó la diferencia entre pares

de sitios utilizando el índice de disimilitud de Sørensen propuesto por Baselga (2010). Descomponiendo así la diversidad beta (β) en sus valores totales (índice de disimilitud de Sørensen- β Sor), su valor de recambio medido con el índice de Simpson (β Sim) y su valor de anidamiento entre los pares (β Snes).

Similar procedimiento se siguió para analizar la influencia de la escala en los resultados de diversidad beta (β) obtenidos. Se dividió el gradiente de precipitaciones en tres rangos, sitios reproductivos ubicados hasta los 700 mm (23 UMs), entre los 700 y 800 mm (18 UMs), y sitios con precipitaciones mayores de 800 mm (22 UMs). Se calculó la diversidad beta (β) en sus componentes de recambio y anidamiento, dentro de cada rango de precipitación y entre rango, utilizando la función beta.multi, propuesta por Baselga *et al.*, (2018) (Fig. 18).

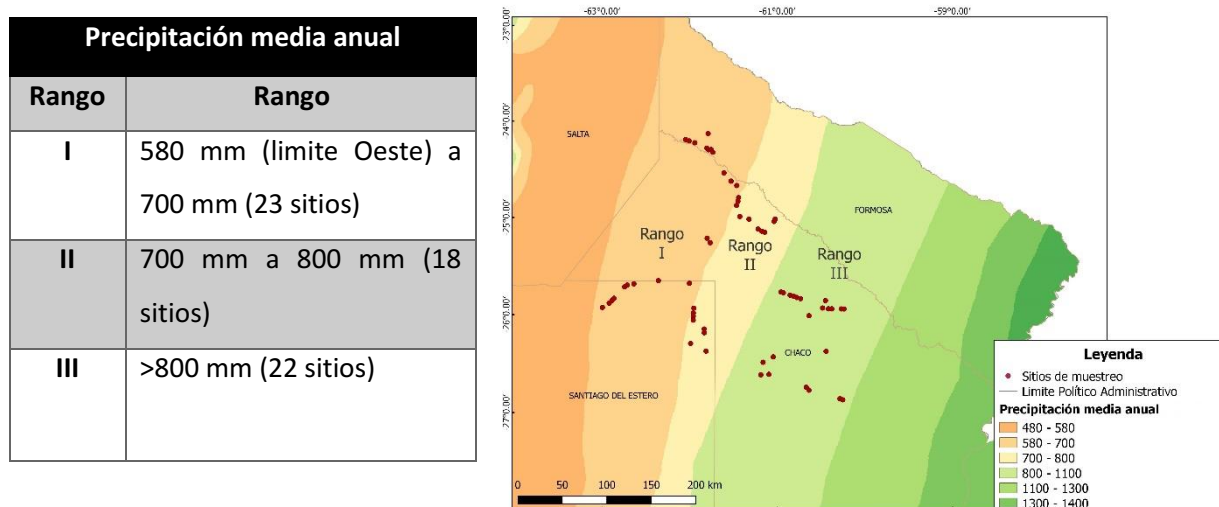


Figura 18: División del gradiente de precipitaciones. Se muestran rangos y sitios de muestreo (círculos rojos).

Elaboramos tres matrices de distancia (geográfica, de disturbio y de heterogeneidad) y calculamos su relación con los valores de similitud/disimilitud (β Sor, β Sim y β Snes) por medio de correlaciones de Mantel. Los test de mantel fueron realizados con el programa Past (Hammer *et al.*, 2009).

La matriz de distancia geográfica entre sitios de muestreo se calculó tomando el eje de longitud Oeste-Este (correlacionado con las precipitaciones). Se tomó como punto inicial el sitio ubicado a mayor longitud (-62, 996768º limite Oeste del área de estudio) coincidente con el menor valor de precipitación y calculamos las distancias gráficas (unidades de mapa establecidas en grados decimales) desde ese punto al resto. Evaluamos la correlación entre la distancia geográfica y la disimilitud (diversidad beta total (β Sor), por recambio (β Sim) y por anidamiento (β Snes)).

La matriz de disturbio se construyó sobre una escala de 0 a 1, donde valores inferiores corresponden a situaciones de menor impacto, determinado sobre dos procesos que ocurren en los tres complejos ecosistémicos derivados de las actividades humanas: a) la reducción en cobertura vegetal y b) la pérdida de estratos como resultado del impacto antrópico (uso del fuego, la tala, el pastoreo y el arado). La matriz de disturbio indicaría la modificación de la situación clímax en cada complejo ecosistémico.

La matriz de heterogeneidad se calculó a partir del área ocupada por cada clase de cobertura estimada a partir de una franja de 5 km alrededor de los sitios reproductivos (entorno). Con estos resultados obtuvimos un Índice de Shannon-Wiener (H) para cada sitio, donde valores próximos a cero indican una baja heterogeneidad (un tipo de vegetación domina el entorno) y valores más altos indican que los tipos de vegetación están distribuidos de manera equitativa en el entorno y por consiguiente hay mayor heterogeneidad (Rodríguez *et al.*, 2019).

$$H' = \sum_{i=0}^n p_i \ln p_i$$

p_i : Proporción del área ocupada por cada clase (i) dentro del radio de 5km.

Composición de la comunidad y complejos ecosistémicos.

Se estableció la complementariedad o diferencia en la composición de especies entre los complejos ecosistémicos siguiendo la propuesta de Colwell y Coddington (1994), que de manera sencilla establece como complementariedad (C) la razón entre las especies exclusivas de un sitio y la riqueza total para los sitios combinados:

$$C = \frac{S_A + S_B - 2V_{AB}}{S_A + S_B - V_{AB}} 100$$

Donde S_A y S_B corresponden a la riqueza de especies de las comunidades A y B, y V_{AB} corresponde al número de especies en común entre las dos comunidades. Los valores igual a 0 indican ensamblajes completamente similares y por el contrario valores iguales a 1 indican ensamblajes completamente diferentes.

Se calculó el cambio en la estructura de las comunidades de anuros que se encuentran en los complejos ecosistémicos (diversidad beta β) utilizando el método propuesto por Baselga (2010) de partición de la disimilitud (índice de Sørensen) en sus dos componentes separados, uno teniendo en cuenta la disimilitud derivada del recambio de especies y otro derivado del anidamiento. Esta descomposición de la diversidad beta (β) permite conocer los mecanismos (pérdida, ganancia y/o recambio de especies) dentro de cada complejo y entre complejos.

En nuestra área de estudio el complejo “Antiguos cauces del Juramento Salado”, contó con 19 unidades muestrales (UM’s); el complejo “Bermejito-Teuco-Bermejo” contó con 22 UM’s o sitios reproductivos y el complejo “Chaco Subhúmedo Central” contó con 22 UM’s.

Para estos análisis se utilizó el paquete *Betapart* (Baselga, 2010; Baselga *et al.*, 2018) desarrollado para R (R Development Core Team, 2013). Con la función *beta.multi* se evaluó la diversidad beta (β) dentro y entre complejos (Fig. 19).

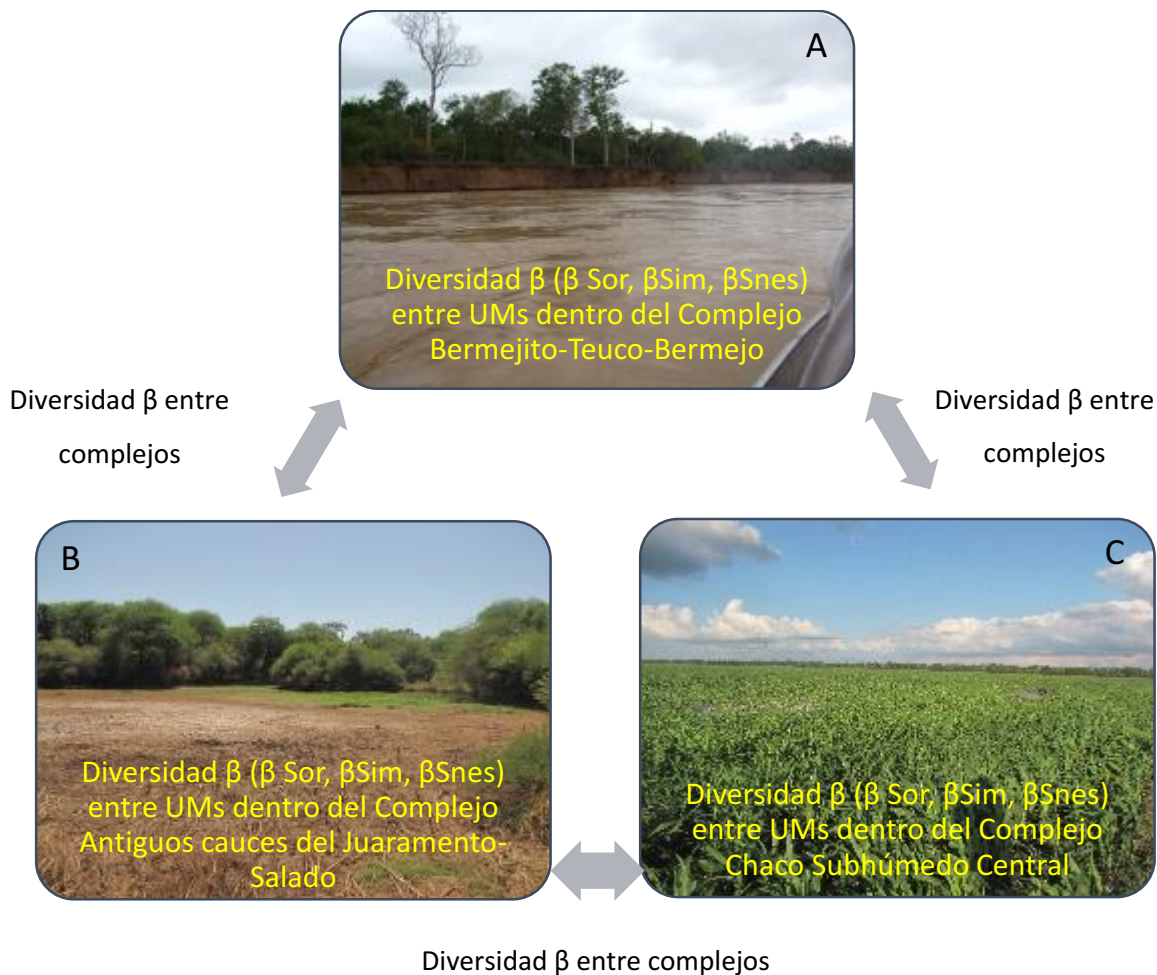


Figura 19: Esquema conceptual de la diversidad beta (β) dentro y entre complejos. A) Complejo Bermejito-Teuco –Bermejo, B) Antiguos cauces del Juaramento-Salado, C) Chaco Subhúmedo Central. Abreviaturas: β Sor (Diversidad beta total), β Sim (recambio de especies), β Snes (anidamiento de especies), UMs (unidades muestrales).

La diversidad beta (β) es máxima cuando la complementariedad entre sitios es máxima, la similitud nula y el anidamiento nulo; mientras que la diversidad beta (β) es nula cuando la complementariedad es nula, la similitud máxima y el anidamiento máximo.

Partición la diversidad regional gamma

Particionar la diversidad gamma (γ) nos permite analizar los patrones de diversidad a diferentes escalas jerarquizadas. A través de esa partición jerarquizada o de niveles, la diversidad gamma (γ) se descompone en sus componentes de diversidad media dentro de las muestras tomadas (diversidad alfa α) y la diversidad entre muestras, sitios y complejos según los niveles de análisis (diversidad beta β) (Fig. 20). Para este análisis se realizó una partición multiplicativa con tres niveles (muestreo, sitio reproductivo y complejo ecosistémico) utilizando el programa Partition 3.0 (Veech y Crist, 2009). Este análisis permite conocer la contribución de cada componente de la diversidad a una escala regional, comparando lo observado con valores esperados por azar.

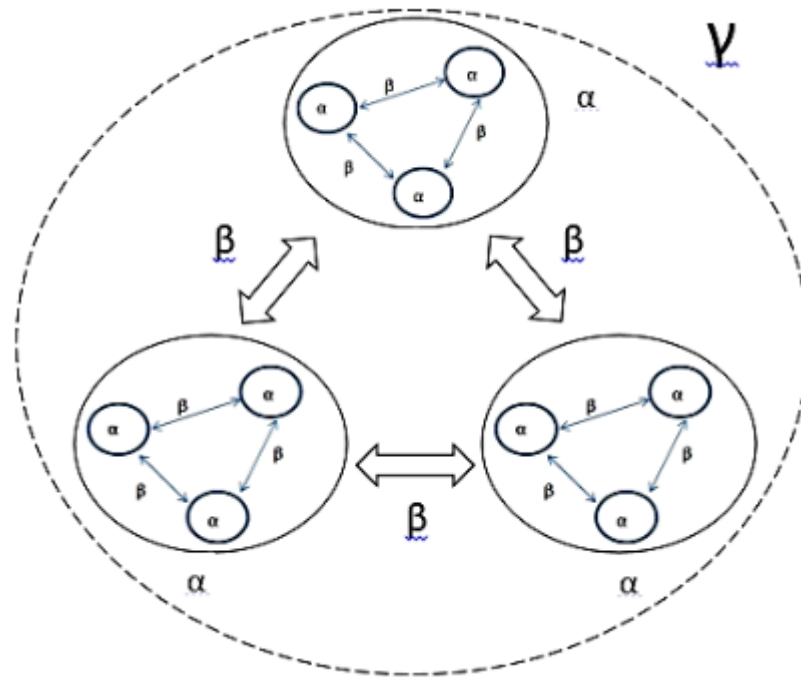


Figura 20: Esquema conceptual de la diversidad gamma (γ) y sus niveles

Especies indicadoras (IndVal)

Como se presentó en la introducción de este capítulo, los grupos indicadores deben cumplir ciertos requisitos (taxonomía estable, historia natural conocida, grupos funcionales, entre otras). Los anfibios, además de cumplir con estos requisitos, presentan características fisiológicas que los convierte en buenos indicadores del grado de perturbación de los ecosistemas (Urbina-Cardona *et al.*, 2014).

Dufrêne y Legendre (1997) desarrollaron un método en el cual combinan la especificidad y la fidelidad de las especies a un tipo de hábitat, remarcando que una alta especificidad y una alta fidelidad se traducen en un alto valor indicador.

Se analizaron las especies de anuros características o indicadoras de cada complejo utilizando un valor indicador 'IndVal', que se calculó de la siguiente manera:

Medida de especificidad (Abundancia relativa): $A_{ij} = N \text{ individuos } ij / N \text{ individuos } i$

Donde: $N \text{ individuos } ij$: número promedio de individuos de la especie i a través de los sitios del hábitat (grupo) j . $N \text{ individuos } i$: suma de los promedios de individuos de la especie i de todos los sitios.

Medida de fidelidad (Frecuencia relativa): $B_{ij} = N \text{ sitios } ij / N \text{ sitios } j$

Donde: $N \text{ sitios } ij$: Número de sitios en el hábitat (grupo) j donde la especie i está presente. $N \text{ sitios } j$: Número total de sitios en cada hábitat (grupo).

Porcentaje de valor indicador (IndVal): $A_{ij} \times B_{ij} \times 100$

El valor indicador **IndVal** es calculado independientemente para cada especie por medio de un Test de Monte Carlo (4999 permutaciones). Las especies con valores IndVal entre 70-100 % pueden clasificarse como “características o indicadoras”. Estas son especies que ante un cambio en el hábitat pueden volverse vulnerables y hasta desaparecer. Por otro lado, especies con valores IndVal entre 40 y 70 % suelen considerarse “especies detectoras”, es decir especies que cambian su abundancia o frecuencia cuando se produce un cambio en las condiciones evaluadas pero que no desaparecerán ante un cambio como lo haría una especie característica o indicadora.

Resultados

Diversidad

Se detectaron 28 especies de anuros pertenecientes a 7 familias en las 63 UMs ubicadas sobre los 3 complejos ecosistémicos estudiados (Tabla 2), con un promedio de 18,5 individuos por sitio.

Tabla 2: Especies detectadas en los complejos ecosistémicos BTB (Bermejito-Teuco-Bermejo), ACSJ (Antiguos Cauces del Juramento-Salado) y CSC (Chaco Subhúmedo Central). Se indica con X la presencia en el complejo. ^a Actualización de *Rhinella schneideri*, ^b actualización de *Leptodactylus latrans*; ^c Actualización de *Leptodactylus chaquensis*.

Especies	Complejos BTB	Complejo ACJS	Complejo CSC
Familia Bufonidae			
<i>Rhinella major</i> (Müller and Hellmich, 1936)	X	X	X
<i>Rhinella diptycha</i> (Cope, 1862) ^a	X	X	
Familia Ceratophryidae			
<i>Ceratophrys cranwelli</i> Barrio, 1980	X		X
<i>Lepidobatrachus laevis</i> Budgett, 1899	X		
<i>Lepidobatrachus llanensis</i> Reig and Cei, 1963	X	X	
Familia Hylidae			
<i>Dendropsophus nanus</i> (Boulenger, 1889)	X		X
<i>Boana raniceps</i> (Cope, 1862)	X		X
<i>Pseudis platensis</i> Gallardo, 1961	X	X	X
<i>Scinax acuminatus</i> (Cope, 1862)	X		X
<i>Scinax nasicus</i> (Cope, 1862)	X	X	X
<i>Trachycephalus typhonius</i> (Linnaeus, 1758)		X	
Familia Microhylidae			
<i>Dermatonotus muelleri</i> (Boettger, 1885)	X	X	X
<i>Elachistocleis bicolor</i> (Guérin-Méneville, 1838)	X	X	X
Familia Odontophrynidae			
<i>Odontophrynus lavillai</i> Cei, 1985	X		X

Familia Phyllomedusidae			
<i>Pithecopus azureus</i> (Cope, 1862)	X		X
<i>Phyllomedusa sauvagii</i> Boulenger, 1882	X	X	X
Familia Leptodactylidae			
<i>Leptodactylus bufonius</i> Boulenger, 1894	X	X	X
<i>Leptodactylus elenae</i> Heyer, 1978	X	X	X
<i>Leptodactylus fuscus</i> (Schneider, 1799)	X	X	X
<i>Leptodactylus gracilis</i> (Duméril and Bibron, 1840)	X		
<i>Leptodactylus laticeps</i> Boulenger, 1918	X		
<i>Leptodactylus latinasus</i> Jiménez de la Espada, 1875	X	X	X
<i>Leptodactylus luctator</i> (Hudson, 1892) ^b			X
<i>Leptodactylus macrosternum</i> Miranda-Ribeiro, 1926 ^c	X	X	X
<i>Leptodactylus mystacinus</i> (Burmeister, 1861)	X	X	X
<i>Leptodactylus podicipinus</i> (Cope, 1862)			X
<i>Physalaemus albonotatus</i> (Steindachner, 1864)	X	X	X
<i>Physalaemus biligonigerus</i> (Cope, 1861)	X	X	X
<i>Physalaemus cuqui</i> Lobo, 1993	X	X	X
Riqueza de especies por complejo	26	18	22

El análisis de disimilitud entre pares de sitios (diversidad beta β), mostró un fuerte componente de recambio de especies a través del gradiente ambiental de precipitaciones. En promedio el 86,16 % de la diversidad beta (β) corresponde al recambio (β Sim) entre pares y solo un 13,84 % al anidamiento (β Snes).

Al ampliar la escala de análisis y agrupar los sitios de acuerdo a los 3 rangos de precipitaciones establecidos, la tendencia se mantiene. El recambio (β Sim) o “turnover” aparece como la principal fuerza motora del cambio en la diversidad beta (β) dentro y entre grupos (Tablas 3 y 4).

Dentro de cada agrupamiento o rango, podemos observar que el recambio (β Sim) representa aproximadamente el 90 % de la variación en la diversidad beta (91,6 % en el caso de las unidades incluidas por debajo de la isohieta de 700 mm; 90,5 % para los sitios dentro del rango de 700 a 800 mm; y 87,4 % para los sitios por encima de la isohieta de 800 mm), (Tabla 3).

Índices de Diversidad Beta (dentro de cada rango)	UM's < a 700 mm (grupo 1)	UM's entre 700 y 800 mm (grupo 2)	UM's > a 800 mm (grupo 3)
beta.SIM (recambio)	0,8174475	0,7866972	0,7796976

	(91,6%)	(90,5%)	(87,4%)
beta.SNES (anidamiento)	0,07534188 (8,4%)	0,08259298 (9,5%)	0,11248 (12,6%)
Beta. SOR (total)	0,8927894	0,8692902	0,8921776

Tabla 3: Diversidad beta (β) dentro de los rangos de precipitación. Abreviaturas: β Sim (recambio de especies), β Snes (anidamiento de especies), β Sor (diversidad beta total). Se detalla entre paréntesis y negrita la contribución en porcentaje que realiza el recambio de especies y el anidamiento a la diversidad beta total dentro de cada rango de precipitaciones

El análisis entre grupos, muestra igualmente dentro de estos al recambio (β Sim) como principal responsable del cambio en la diversidad beta, con valores de recambio que oscilan entre el 87 al 78 % (Tabla 4).

Índices de Diversidad Beta (entre rangos)	Grupo 1 y 2	Grupo 2 y 3	Grupo 1 y 3
beta.SIM (recambio)	0,08695652 (81,7%)	0,1363636 (87,7%)	0,1363636 (78,4%)
beta.SNES (anidamiento)	0,01942646 (18,3 %)	0,01919192 (12,3 %)	0,03754941 (21,6%)
Beta. SOR (total)	0,106383	0,1555556	0,173913

Tabla 4: Diversidad beta (β) entre grupos. Grupo 1: precipitaciones < a 700mm. Grupo 2: Precipitaciones entre 700 y 800 mm. Grupo 3: precipitaciones > a 800 mm. Abreviaturas: β Sim (recambio de especies), β Snes (anidamiento de especies), β Sor (diversidad beta total). Se detalla entre paréntesis y negrita la contribución en porcentaje que realiza el recambio de especies y el anidamiento a la diversidad beta total entre grupos.

Analizado el aporte del recambio (β Sim) y anidamiento (β Snes) dentro y entre los diferentes complejos ecosistémicos, vemos que dentro de los complejos el recambio (β Sim) sigue mostrando el mayor porcentaje en la variación de la diversidad beta (β). Sin embargo, entre grupos el anidamiento (β Snes) muestra valores por encima del recambio (β Sim) (Tablas 5 y 6).

Índices de Diversidad Beta	Complejo Bermejito-Teuco-Bermejo	Complejo Juramento-Salado	Complejo Chaco Subhúmedo
beta.SIM (recambio)	0,8178138 (93,3%)	0,7081712 (82,3%)	0,8185941 (91,6%)
beta.SNES (anidamiento)	0,05838981 (6,7%)	0,1526822 (17,3%)	0,07544563 (8,4%)
Beta. SOR (total)	0,8762036	0,8608534	0,8940397

Tabla 5: Diversidad beta (β) dentro de cada complejo ecosistémico. Abreviaturas: β Sim (recambio de especies), β Snes (anidamiento de especies), β Sor (diversidad beta total). Se detalla entre paréntesis y negrita la contribución en porcentaje que realiza el recambio de especies y el anidamiento a la diversidad beta total dentro de cada complejo.

Índices de Diversidad Beta	Bermejito-Teuco-Bermejo/ Juramento Salado	Bermejito-Teuco-Bermejo/ Subhúmedo	Juramento-Salado/ Subhúmedo
beta.SIM (recambio)	0,0 (0%)	0,04545455 (36,3%)	0,1176471 (51%)
beta.SNES (anidamiento)	0,2093023 (100 %)	0,07954545 (63,6 %)	0,1131222 (49%)
Beta. SOR (total)	0,2093023	0,125	0,2307692

Tabla 6. Diversidad beta (β) entre complejos ecosistémicos. Abreviaturas: β Sim (recambio de especies), β Snes (anidamiento de especies), β Sor (diversidad beta total). Se detalla entre paréntesis y negrita la contribución en porcentaje que realiza el recambio de especies y el anidamiento a la diversidad beta total entre complejos.

La complementariedad (C) o diferencia en la composición de especies entre los complejos ecosistémicos muestra valores relativamente bajos, observándose los mayores valores entre los complejos Antiguos Cauces del Juramento-Salado y Chaco Subhúmedo Central (Tabla 7).

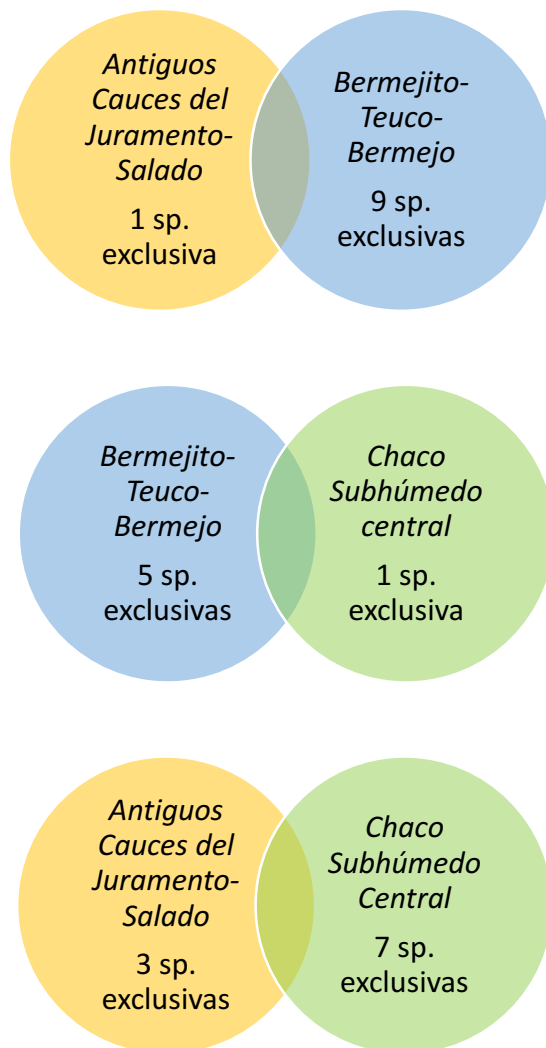


Tabla 7: Complementariedad entre complejos. Valores de 0% indican ensambles similares y valores de complementariedad del 100% indican ensambles completamente distintos

Relación- Complejos ecosistémicos	% C	Especies compartidas
Bermejito-Teuco-Bermejo/Juramento Salado	37,04%	17
Bermejito-Teuco-Bermejo/ Chaco Subhúmedo	22,22%	21
Juramento Salado/Chaco Subhúmedo	40%	15

La búsqueda de relaciones entre la diversidad beta con diferencias ambientales o geográficas (Test de Mantel) muestra que existe una correlación significativa entre el recambio de especies (β Sim) y la diversidad beta total (β Sor) en relación a la heterogeneidad ambiental producida por las precipitaciones medias anuales. Así mismo, existe una correlación que vincula el anidamiento (β Snes) al disturbio ambiental. No se halló correlación alguna entre la heterogeneidad espacial y la diversidad beta (Tabla 8).

	Diversidad β Sim	Diversidad β Snes	Diversidad β Sor
Matriz de distancia (gradiente de precipitación O-E)	0,1613***	-0,04678	0,2729***
Matriz de disturbio	0,03314	0,0835*	-0,0008114
Matriz de heterogeneidad	0,01132	0,02272	-0,0207

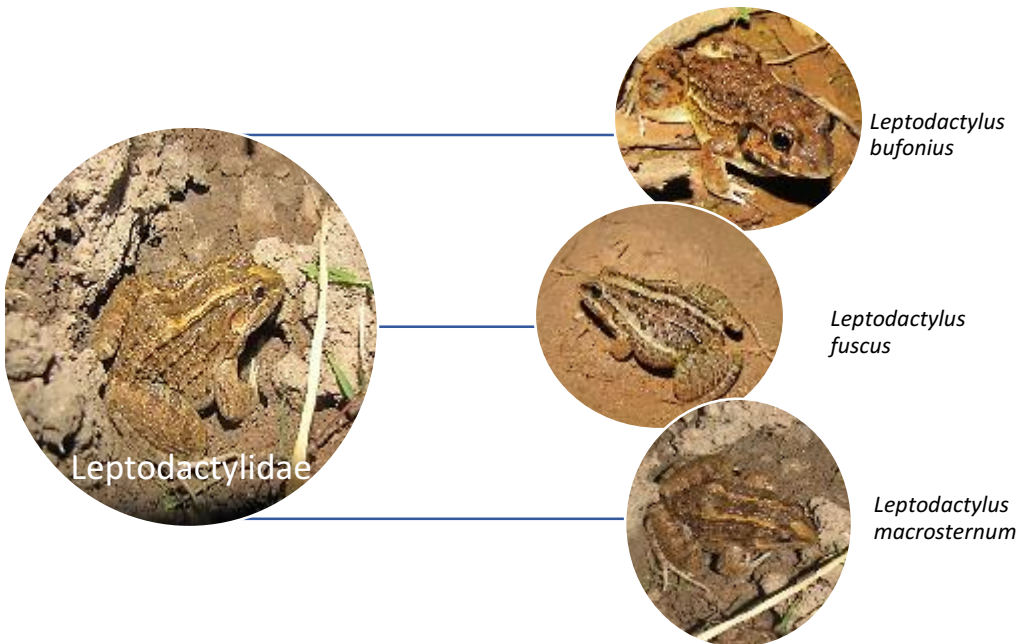
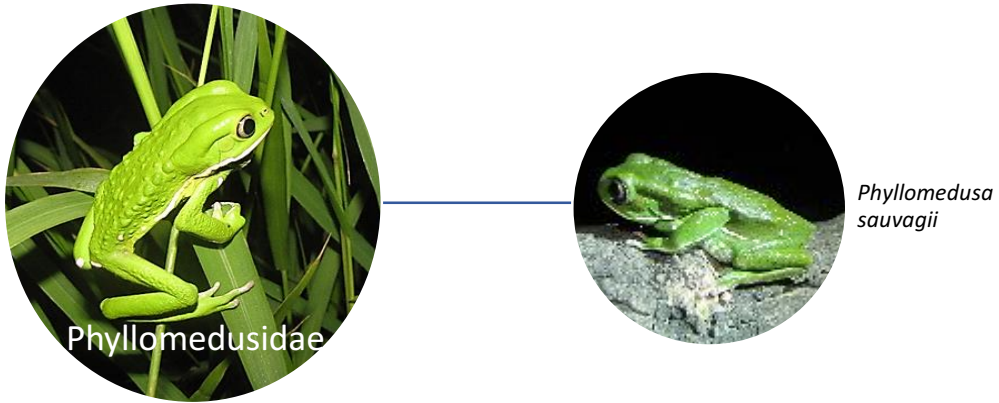
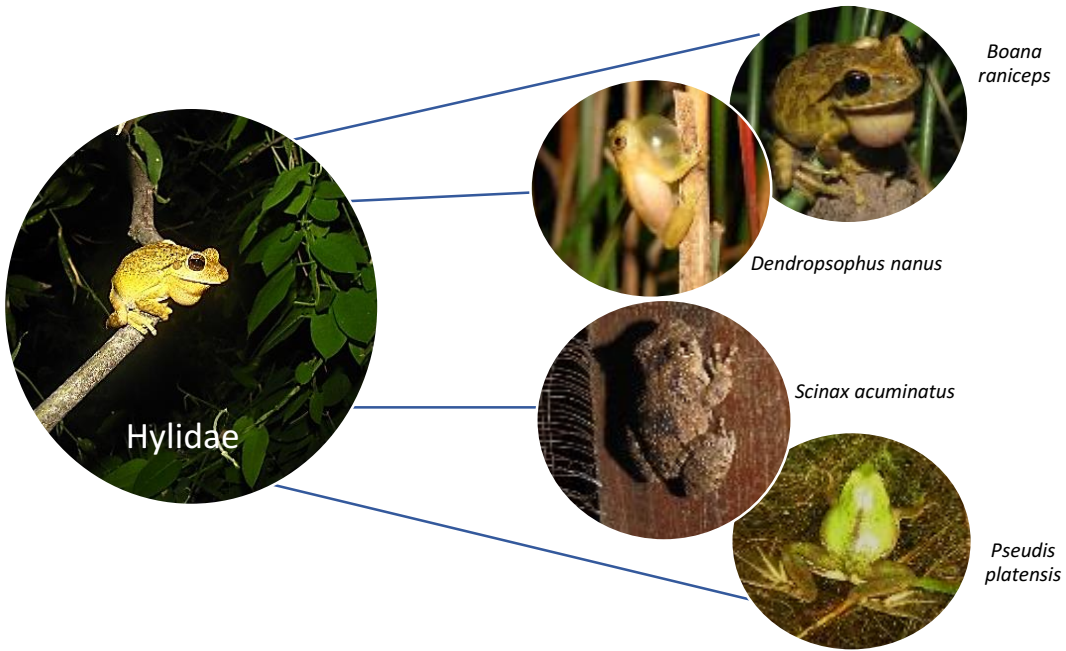
Tabla 8: Coeficientes de correlación de Mantel entre la disimilitud por recambio (β sim), la disimilitud por anidamiento (β snes) y la disimilitud total (β sor) y la distancia geográfica entre sitios sobre el eje O-E de precipitaciones, la matriz de distancia ambiental en relación al disturbio y matriz de heterogeneidad. En negrita se indican los valores del estadístico Test de Mantel y con asterisco valor de p ($p < 0,10^*$; $p < 0,05^{**}$; $p < 0,01^{***}$).

Especies Indicadoras (especificidad y fidelidad de hábitat)

El análisis de especies indicadoras muestra 8 especies con p -valores significativos y porcentajes del estimador IndVal con valores próximos al 40 - 50 %, correspondiendo a especies detectoras (Tabla 9).

Complejo	Familia	Especie	Valor (Ind Val)	p-valor
CSC	Hylidae	<i>Dendropsophus nanus</i>	44,5	0,0014
BTB		<i>Pseudis platensis</i>	43,7	0,0022
BTB		<i>Scinax acuminatus</i>	44,7	0,0006
BTB		<i>Boana raniceps</i>	40,1	0,0014
ACJS	Phyllomedusidae	<i>Phyllomedusa sauvagii</i>	47,1	0,0004
ACJS	Leptodactylidae	<i>Leptodactylus bufonius</i>	39,1	0,0442
ACJS		<i>Leptodactylus fuscus</i>	40,2	0,0012
BTB		<i>Leptodactylus macrosternum</i>	40,0	0,0038

Tabla 9: Resultados mostrando valor IndVal para las especies halladas en los complejos ecositemicos de estudio y valor de significancia. Complejos: CSC: Chaco Subhúmedo Central, BTB: Bermejito-Teuco-Bermejo, ACJS: Antiguos cauces del Juramento Salado



La especificidad (dada por la abundancia relativa) y la fidelidad (dada por la frecuencia relativa) muestran los siguientes valores para estas especies detectoras (Tabla 10).

		Especificidad			Fidelidad		
		Complejos ecosistémicos					
Familia	Especie	BTB	ACJS	CSC	BTB	ACJS	CSC
Hylidae	<i>Dendropsophus nanus</i>	41%	0%	59%	41%	0%	75%
	<i>Pseudis platensis</i>	57%	4%	39%	77%	5%	40%
	<i>Scinax acuminatus</i>	82%	0%	18%	55%	0%	25%
	<i>Boana raniceps</i>	74%	0%	26%	55%	0%	25%
Phyllomedusidae	<i>Phyllomedusa sauvagii</i>	19%	75%	6%	27%	63%	10%
Leptodactylidae	<i>Leptodactylus bufonius</i>	45%	46%	9%	77%	84%	35%
	<i>Leptodactylus fuscus</i>	24%	69%	7%	27%	58%	10%
	<i>Leptodactylus macrosternum</i>	73%	17%	10%	55%	26%	15%

Tabla 10: Porcentajes de especificidad y fidelidad de las especies determinadas como detectoras en relación a los complejos ecosistémicos (CSC: Chaco Subhúmedo Central, BTB: Bermejito-Teuco-Bermejo, ACJS: Antiguos cauces del Juramento Salado)

Diversidad Gamma. Partición.

Analizando el aporte de cada nivel a la diversidad de la región (diversidad gamma γ) por medio de la partición multiplicativa, observamos la contribución que realizan los muestreos, sitios reproductivos y complejos. Siendo la diversidad gamma (γ) regional el producto o multiplicación de la diversidad alfa (α) del nivel 1 (entre muestras), la diversidad beta (β) de ese nivel (entre muestras), la diversidad beta (β) del nivel 2 (entre sitios reproductivos) y la diversidad beta (β) del nivel 3 (entre complejos ecosistémicos).

La contribución que realiza la diversidad beta (β) en todos los niveles analizados, muestra *p-valores* pequeños igual a cero o próximos a cero, basados en las 1000 aleatorizaciones realizadas. Esto indica que la diversidad observada es significativamente mayor a la partición esperada (Veech y Crist, 2009). Por otro lado, se observa que la mayor contribución a esta alta diversidad es aportada por la diversidad beta (β) de segundo nivel (entre sitios reproductivos) con un valor de 3,85 (Tabla 11, Fig. 21).

		Partición Multiplicativa	Valor de significancia
Nivel 1	Alfa (α)	3,61	1
	Beta (β)	1,58	0,036
Nivel 2	Alfa (α)	5,71	1
	Beta (β)	3,85	0
Nivel 3	Alfa (α)	22	1
	Beta (β)	1,27	0

Tabla 11: Partición multiplicativa de la diversidad gamma. En negrita se muestra el nivel que difiere de lo esperado por azar.

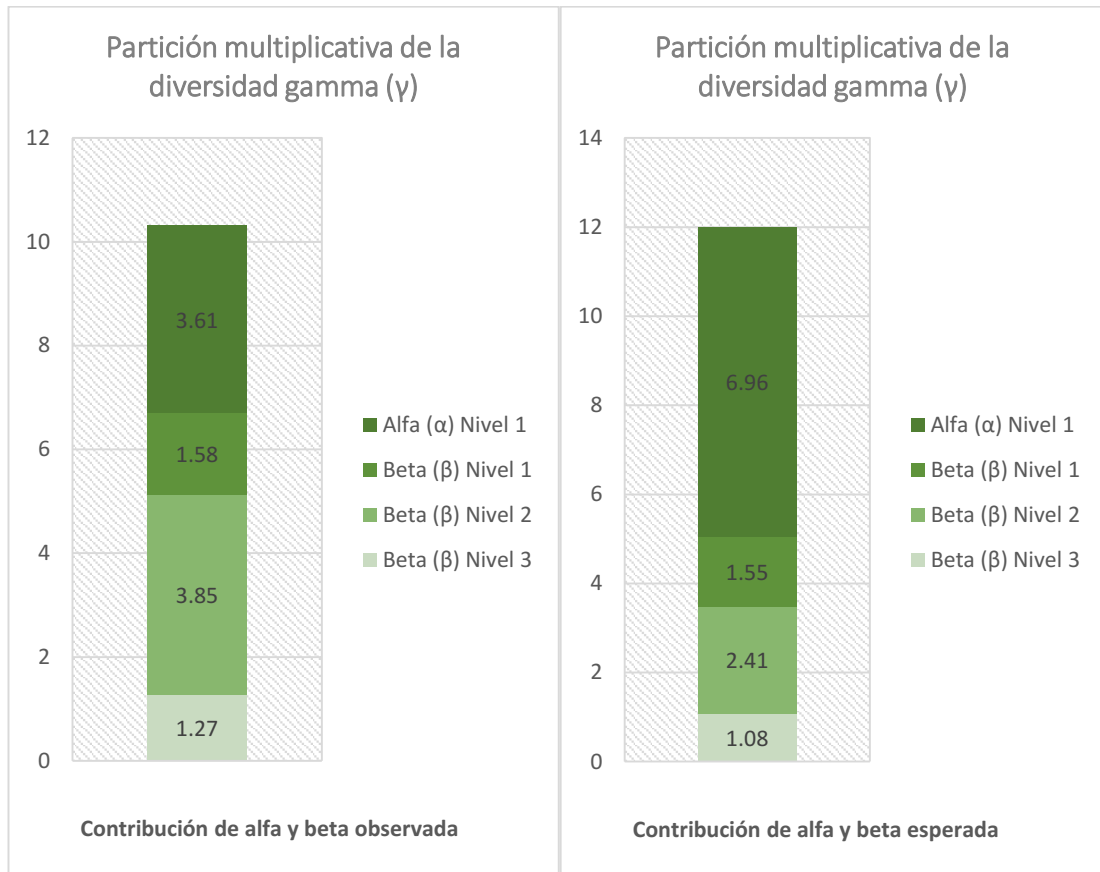


Figura 21: Partición multiplicativa- Izquierda: datos observados. Derecha: datos esperados.

Discusión

Bajo sistemas neoliberales, donde los ecosistemas son vistos como meros recursos para la industria, el manejo adecuado de los mismos requiere que entendamos los procesos por los cuales se crea y mantiene la diversidad beta (Legendre *et al.*, 2005). Varios autores han puesto en relieve la necesidad de identificar las escalas de análisis como un factor a tener en cuenta en los estudios de diversidad beta (Karp *et al.*, 2012; Calderón *et al.*, 2013; Socolar *et al.*, 2016; Coccia y Fariña, 2018; Rodríguez *et al.*, 2019).

A escala de paisaje, cuando la diversidad alfa (α) explica el valor de gamma, en cierta manera indica que se está llegando a un modelo de saturación por razones ecológicas (denominados sistemas Tipo II según Lawton, 1999 y literatura allí citada). Cuando el valor de la diversidad gamma (γ) depende principalmente de la diversidad beta (β), tenemos sistemas de Tipo I. En este caso, la riqueza de cada ensamble depende del pool regional de especies, dentro de cuyos límites ocurrirán los procesos de recambio. La mayor parte de las comunidades se encuentran entre los dos extremos antes señalados. Para Lawton (1999) la proporción entre sistemas de Tipo I y de Tipo II es de 4 a 1, por lo que debemos esperar que la diversidad beta (β) sea un componente muy importante de la diversidad global (Halfter y Moreno, 2005). Nuestros resultados concuerdan con lo expuesto por Halfter y Moreno (2005), de acuerdo a los valores significativamente distintos de los esperados por azar que obtuvimos para la diversidad beta (β) en su contribución a la diversidad gamma (γ) del área de estudio, en todos los niveles analizados, incluyendo los complejos ecosistémicos.

A diferencia de la baja diversidad beta (β) reportada por Calderón y colaboradores (2013), para los anfibios de un área de México, nuestros resultados muestran a la diversidad beta (β) como principal responsable de la diversidad regional. De acuerdo a los autores, altos valores de diversidad beta (β) estarían relacionados con la limitada capacidad de dispersión del grupo de los anfibios. Si bien los resultados del trabajo mencionado no acompañaron esta predicción, concuerda con lo observado en nuestro estudio.

Según Socolar y colaboradores (2016), la diversidad beta de recambio (β_{sim}) es una medida especialmente adecuada para identificar gradientes espaciales y ambientales donde ocurre el recambio de especies raras. En este sentido, nuestros resultados nos permiten afirmar que existe un recambio natural de especies (β_{sim}) y cuyo principal impulsor es la heterogeneidad ambiental generada por el gradiente de precipitaciones en el área del estudio. Por lo tanto, la hipótesis de aumento de la diversidad con alta heterogeneidad ambiental, parece aplicarse a nuestros resultados. En coincidencia con lo reportado por Rodríguez y colaboradores (2019) para los anfibios de México, la heterogeneidad en las precipitaciones es uno de los principales conductores de la diversidad.

En nuestro caso, el régimen de precipitaciones produce un recambio de especies cuando analizamos la disimilitud entre pares de sitios, desde áreas de bajas precipitaciones a área de mayores precipitaciones (gradiente O-E). Este escenario se mantiene al ampliar el área analizada incluyendo rangos de precipitación en el análisis, evaluando posibles efectos de escala que pueden modificar estos valores. Resultados que concuerdan, en parte, con los obtenidos por Calderón y colaboradores (2013), quienes no encontraron diferencias significativas en los valores de recambio de especies de anfibios al tomar diferentes escalas espaciales.

Hemos comprobado la correlación positiva entre la distancia geográfica y el recambio de especies, a través de los Test de Mantel. En este sentido nuestros resultados concuerdan con lo expresado por Halffter y Moreno (2005) quienes vinculan diversidad beta con la distancia y heterogeneidad ambiental. Además, lo expuesto por Socolar y colaboradores (2016) quienes establecen que las diferencias de pares permiten identificar características ambientales o geográficas que estructuran la diversidad beta (β).

El análisis de la diversidad beta (β) de múltiples sitios dentro y entre los complejos ecosistémicos, muestran al factor de recambio como principal motor de la diversidad beta (β) dentro de los complejos y valores que se apartan del recambio hacia el anidamiento cuando analizamos entre complejos ecosistémicos. Esto último, concuerda con los datos de complementariedad obtenidos y podría estar relacionado a factores históricos y actuales (Halffter y Moreno, 2005; Araújo *et al.*, 2008; Dobrovolski *et al.*, 2012). En nuestro caso, los resultados del Test de Mantel revelan una correlación (con un *p* valor de 0.1) entre el anidamiento con el nivel de disturbio, por lo tanto, estos resultados deberán ser tomados con precaución. Esto concuerda en parte con lo observado para otros grupos de vertebrados (Karp *et al.*,

2012); sin embargo, en nuestro caso no se reportan diferencias con respecto a la heterogeneidad en la cobertura del suelo.

Para Socolar y colaboradores (2016), la intensidad de las actividades humanas (disturbio) y su duración pueden incrementar o disminuir la diversidad beta (β) a través de la heterogeneidad o homogeneidad de sus comunidades, en procesos que incluyen la adición o pérdida de especies. Esto coincide con nuestros resultados, mostrando en el caso de los complejos ACJS y BTB, una homogeneidad en sus comunidades por pérdida de especies; donde el complejo ACSJ comparte 17 de sus 18 especies, constituyendo una submuestra empobrecida del complejo BTB, conformado por 26 especies. La mayor riqueza de especies de este complejo podría fundamentarse en la heterogeneidad ambiental que posee, definido por un intrincado mosaico de bosques, arbustales espinosos y sabanas arboladas con palmares (Morello *et al.*, 2012), modelados por el río Teuco-Bermejo, sistema fluvial alóctono (Burkart *et al.*, 1999).

Está claro, en sistemas acuáticos, que la complejidad del hábitat es uno de los factores más importantes que estructuran los ensamblajes bióticos, con consecuencias en su diversidad y abundancia (Kovalenco *et al.*, 2012). En base a evidencias de la literatura y nuestros resultados, podríamos relacionar las diferencias en diversidad beta de recambio (β Sim) a factores actuales de precipitación, en coincidencia a lo reportado décadas pasadas por Gallardo (1966) quien sostenía que especies litoral-mesopotámicas hacían su ingreso en la región chaqueña en décadas climáticas favorables. Este autor, estableció una diferenciación en formas típicamente chaqueñas, de aquellas litoral-mesopotámicas como, *Leptodactylus podicipinus* o *Dendropsophus nanus*. Mientras que el factor de anidamiento (β Snes) entre complejos ecosistémicos podría estar vinculado a restricciones físicas o biológicas del subset de especies, como fuera señalado por Ulrich y colaboradores (2009). Los autores sostienen que subconjuntos anidados dentro de matrices geográficas pueden verse como variaciones de colonizaciones ordenadas o extinciones a lo largo de gradientes ambientales o biológicos (área, aislamiento, calidad y estructura del hábitat). Aunque la fragmentación del hábitat no es una causa directa de anidación, se espera que genere un patrón anidado porque los paisajes fragmentados se caracterizan por parches que difieren en tamaño y aislamiento relativo. Se ha señalado que anfibios en áreas boscosas presentan menores valores de deshidratación, menor predación y mayores distancias de dispersión en comparación con áreas abiertas (Rothermel y Semlitsch, 2002). Esto tiene implicancias a la hora de evaluar la resistencia del paisaje para estos organismos, destacando los parches de bosque como refugios importantes para los anfibios en paisajes agrícolas (Weyrauch y Grubb, 2004). Según Patterson y Atmar (2000), la anidación dentro de paisajes fragmentados es causada principalmente por secuencias de extinción ordenadas. Eso significa que los fragmentos más pequeños pierden selectivamente especies que son especialistas en hábitat con poca abundancia; estas mismas especies tienen una mayor probabilidad de persistencia en fragmentos más grandes y / o menos aislados. De manera similar, la perturbación también puede producir un patrón anidado si se producen secuencias ordenadas de ausencias a lo largo de gradientes de perturbación

debido a distintas susceptibilidades de las especies tanto en vertebrados como invertebrados (Fernández-Juricic 2002, Bloch *et al.*, 2007).

Otro factor a tener en cuenta es la historia evolutiva de las especies como reportaron Dobrovolski y colaboradores (2012). Conjuntos anidados podrían surgir de la complementariedad y la convergencia de los rasgos fenotípicos entre las especies que interactúan (Thompson, 2005). Rezende y colaboradores (2007) encontraron en interacciones planta-animal que las redes altamente anidadas pueden surgir de la complementariedad fenotípica. Este hallazgo vincula directamente la anidación a los procesos evolutivos.

Bartón y colaboradores (2020), destacan la función de los grupos indicadores para inferir el estado y la dinámica de las poblaciones de especies y los ecosistemas, así como para informar las acciones de conservación y gestión. En este sentido podemos indicar, a través de nuestros resultados, que el grupo de los anfibios anuros desempeña la función señalada por los autores para los complejos ecosistémicos del área de estudio, al incluir ocho especies detectoras. En coincidencia con lo reportado por Halffter y Moreno (2005), quienes señalan que el número de especies de un grupo indicador puede variar de un lugar a otro, aún dentro de una misma comunidad y un mismo paisaje. Encontramos grupos de especies detectoras con diferentes rasgos funcionales y requerimientos ecológicos, indicando altos valores de especificidad y fidelidad en diferentes complejos ecosistémicos.

Conclusiones

A menudo, el área cubierta por los paisajes antropizados suele ser mayor que el conjunto de áreas protegidas o de áreas que podrían estar protegidas, siendo que la supervivencia de la gran mayoría de las especies dependerá de su persistencia en función de la presencia de estos paisajes protegidos (Halffter y Rös, 2013). Evaluaciones a escala mundial identifican entre las principales amenazas a las áreas protegidas terrestres, la sobreexplotación de recursos alrededor de las áreas, las modificaciones de pulsos naturales como el fuego (su promoción o supresión) y las invasiones por especies exóticas (Schulze *et al.*, 2018).

En el ecosistema comprendido por el Gran Chaco, las áreas protegidas poseen una baja representatividad y vale la pena citar a Matteucci (2009) quien sugiere que la pregunta que debemos hacernos es, si las áreas protegidas de esta región verdaderamente representan las funciones de los complejos ecosistémicos que alberga. Esta autora destaca la falta de información respecto a estas áreas protegidas, tanto sobre su flora como de su fauna. Recientemente se han desarrollado estudios sobre el uso de los ecosistemas por parte de grandes mamíferos (Quiroga *et al.*, 2016), esto evidencia la falta de conocimiento de esta región que está siendo modificada por el hombre a través de diferentes tipos de usos, y de la cual desconocemos las consecuencias de dichas alteraciones tanto a nivel local, como regional.

Las implicancias de conocer los mecanismos que operan a nivel regional para el mantenimiento de la diversidad cobran aquí relevancia y nos llevan a considerar cuales serían las estrategias más adecuadas para la conservación del acervo genético que otorga un ecosistema único como el Gran Chaco. En este sentido, nuestros resultados indican que las comunidades de anuros sostienen su diversidad principalmente a través de procesos de recambio (“spatial species turnover”), por lo que una estrategia de conservación que solo considere la incorporación de grandes áreas protegidas no será suficiente para garantizar la protección de las especies de anuros (Socolar *et al.*, 2016). Además, de nuestros resultados se desprende evidencia que revela la necesidad de implementación de una red de áreas protegidas, o corredores de conservación, que permitan cubrir el gradiente de cambio al momento de proponer estrategias de protección de la diversidad de estos organismos en la región del Gran Chaco.

Por otro lado, la aproximación anterior podría modificarse cuando el anidamiento de ensamblajes es alto y de acuerdo a nuestros resultados esto ocurre principalmente entre los complejos ecológicos Antiguos cauces del Juramento Salado y Bermejito-Teuco-Bermejo. En estos casos, las acciones de conservación se podrían dirigir sobre el complejo más rico o diverso (Socolar *et al.*, 2016). Sin embargo, los datos obtenidos dentro de cada complejo muestran que existe un recambio que debería ser tenido en cuenta a la hora de diseñar una red de áreas o espacios protegidos.

Una mejor comprensión del papel de la complejidad del hábitat resulta de importancia crítica para la conservación de la biodiversidad y la función del ecosistema en una era de pérdidas de hábitat sin precedentes. Identificar explícitamente componentes de la complejidad del hábitat, debería proporcionar un terreno fértil para cuantificar su complejidad de una manera más consistente y hacer comparaciones entre diferentes hábitats y ecosistemas, así como aislar las facetas que pueden ser más (o menos) influyentes estructurando ensamblajes y afectando procesos ecológicos (Kovalenco *et al.*, 2012).

Un aporte en acciones de conservación y gestión lo constituyen las especies indicadoras (Barton *et al.*, 2020). Existe una fuerte demanda de uso para diseñar redes de reservas que protejan de forma eficiente la biodiversidad (Rodrigues y Brooks, 2007) y para rastrear las respuestas bióticas a las perturbaciones antropogénicas (Hunter *et al.*, 2016). Como hemos demostrado, los anfibios en este caso pueden ser grandes aliados.

Bibliografía

1. Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., Sanders, N. J., Cornell, H. V., Comita, L. S., Davies, K. F., Harrison, S. P., Kraft, N. J. B., Stegen, J. C y Swenson, N. G. 2011. Navigating the multiple meaning of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*. 14: 19-28.
2. Araújo, M. B., Nogués-Bravo, D., Diniz-Filho, J. A. F., Haywood, A. M., Valdes, P. J. y Rahbek, C. 2008. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography* 31 8-15 pp.
3. Barton, P. S., Westgate, M. J., Foster, C. N., Cuddington, K., Hastings, A., O'Loughlin, L. S., Sato, C. F., Willig, M. R. y Lindermyer, D. B. 2020. Using ecological niche theory to avoid uninformative biodiversity surrogates. *Ecological Indicators* 108-105692.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105692>
4. Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19:134-143
5. Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., De Bortoli, J. y Leprieur, F. 2018. Betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. R package "betapart" versión 1.5.0
<https://CRAN.R-project.org/package=betapart>
6. Bianchi, A. R y Cravero, S. A. C. 2010. Atlas climático digital de la República Argentina. Salta: Ediciones Instituto Nacional de Tecnología agropecuaria. 84 p. ISBN 978- 987-1623-95-2, 2010.
<http://inta.gob.ar/documentos/atlas-climatico-digital-de-la-republica-argentina-1/>
7. Bloch, C. P., Higgins, C. L. y Willig, M. R. 2007. Effects of large-scale disturbance on metacommunity structure of terrestrial gastropods: temporal trends in nestedness. *Oikos* 116 (3): 395-406.
8. Brusquetti, F., Netto, Flavia., Baldo, D. y Haddad C. F. B. 2018. What happened in the South American Gran Chaco? Diversification of the endemic frog genus *Lepidobatrachus* Budgett, 1899 (Anura: Ceratophryidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.02.010>
9. Burkart, R., Bárbaro, N., Sánchez, R. y Gómez, D. 1999. Eco-regiones de la Argentina. Administración de Parques Nacionales. Presidencia de la Nación. 43p.
10. Calderón-Patrón J. M., Moreno, C. E., Pineda-López R., Sánchez-Rojas, G y Zuria, I. 2013. Vertebrate Dissimilarity Due to Turnover and Richness Differences in a Highly Beta-Diverse Region: The Role of Spatial Grain Size, Dispersal Ability and Distance. *PLoS ONE* 8(12): e82905. doi:10.1371/journal.pone.0082905
11. Carezzano, F. J. y Cabrera, M. R. 2011. Variación en la fórmula dentaria larval de *Physalaemus biligonigerus* (Amphibia, Leptodactylidae) de humedales en agroecosistemas del sur de Córdoba, Argentina. *Bol. Soc. Zool. Uruguay*, 20:28-33.
12. Ceí, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano (N.S.)*, Monografia 2: xii + 1-609.
13. Coccia, C. y Fariña, J. M. 2018. Partitioning the effects of regional, spatial, and local variables on beta diversity of salt marsh arthropods in Chile. *Ecology and Evolution*. 2019 ;1-13. DOI: 10.1002/ece3.4922.
14. Colwell, R. K. y Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 345: 101-118.
15. Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
16. Connor, E. F. y McCoy, E. D. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist* 113:791-833.
17. Crump, M. L y Scott, N. J. Jr. 1994. Visual encounter survey. *En*: Heyer, W.R., Donnelly, M.A. McDiarmid, R.W., Donnelly, Heyek, L.C, y Foster, M.S.(Eds) *Measuring and monitoring Biological diversity, Standard Methods for Amphibians* Smithsonian Institution Press, Washington D.C: pp 84-91.

18. Dobrovolski, R., Melo, A. S., Cassemiro, F. A. S. y Felizona Diniz-Filho, J. A. 2012. Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity *Global Ecology and Biogeography*, 21, 191–197.
19. Do Nascimento, F. A. C., Mott, T., Langone, J. A., Davis, C. A. y De Sá, R. O. 2013. The genus *Odontophrynus* (Anura: Odontophrynidae): a larval perspective. *Zootaxa* 3700 (1): 140–158
20. Dorcas, M. E., Price, S. J., Walls, S. C. y Barichivich, W. J. 2009. Auditory monitoring of anuran populations. 281-298 p. *En*: Dodd, CK. Jr. (ed.) *Amphibian Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Oxford University Press, Oxford, UK.
21. Dufrière, M. y Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67, 345–366. <https://doi.org/10.2307/2963459>.
22. Fabrezi, M. 2011. Heterochrony in Growth and Development in Anurans from the Chaco of South America. *Evol Biol*. DOI 10.1007/s11692-011-9128-5.
23. Fabrezi, M y Vera R. 1997. Caracterización morfológica de larvas de anuros del noroeste argentino. *Cuad. Herp.*, 11 (1-2): 37-49.
24. Fabrezi, M; Quinzio, S.I. y Goldberg, J. 2009. Giant Tadpole and Delayed Metamorphosis of *Pseudis platensis* Gallardo, 1961 (Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology*, 43 (2) 228–243
25. Fabrezi, M., Quinzio, S., Goldberg, J., y de Sá, R. O. 2012. The development of *Dermatonotus muelleri* (Anura: Microhylidae: Gastrophryinae). *Journal of Herpetology* 46 (3): 363-380.
26. Faivovich, J. y Carrizo, G.R. 1992. Descripción de la larva de *Chacophrys pierotti* (Vellard, 1948) (Leptodactylidae, Ceratophryinae). *Alytes*, 10 (3): 81-89.
27. Fernández-Juricic, E. 2002. Can human disturbance promote nestedness? A case study with birds in an urban fragmented landscape. *Oecologia* 131:269-278.
28. Forman, R. T. y Godron, M. 1986. *Landscape Ecology*. New York, John Wiley & Sons.
29. Gallardo, J. M. 1966. Zoogeografía de los anfibios chaqueños. *PHYSIS*. Tomo XXVI, N°17, 67-81pp.
30. Halffter, G. y Rös, M. 2013. A strategy for measuring biodiversity. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 29(2):400 - 411.
31. Halffter, G y Moreno, C. E. 2005. Cap. 1: Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. *En*: Sobre Diversidad Biológica: Eñ significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. (Halffter, Soberón, Koleff y Melic. Eds.). *Monografías Tercer Milenio*. Zaragoza, España. Pp: 5-18.
32. Hammer, O., Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2009. Past: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. Available: <http://folk.uio.no/oham—mer/past.USA>. Accessed 2012 February 23
33. Hunter Jr., M., Westgate, M., Barton, P., Calhoun, A., Pierson, J., Tulloch, A., Beger, M., Branquinho, C., Caro, T., Gross, J., Heino, J., Lane, P., Longo, C., Martin, K., McDowell, W. H., Mellin, C., Salo, H. y Lindenmayer, D. 2016. Two roles for ecological surrogacy: indicator surrogates and management surrogates. *Ecol. Indic.* 63, 121–125.
34. Kacoliris, F. P.; Berkunsky, I. y Williams, J. 2006. Herpetofauna of the Argentinean Impenetrable Great Chaco. *Phyllomedusa* 5(2):149-157.
35. Karp, D. S., Rominger, A. J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P. R. y Daily, G. C. 2012. Intensive agriculture erodes β -diversity at large scales. *Ecology Letters*. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x
36. Kehr, A. I. y Basso, N. G. 1990. Description of the tadpole of *Lysapsus limellus* (Anura: Pseudidae) and some considerations on its biology. *COPEIA* (2): 573-575
37. Kehr, A. I y Schaefer, E. F. 2005. Description of the Tadpole of *Pseudopaludicola boliviana* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetological Review*, 36 (3): 250-252.
38. Kehr, A. y Williams, J. D. 1990. Larvas de anuros de la República Argentina. *Cuad. Herp. (serie monografías)* 2: 44 pp. La Plata.
39. Kolenc, F., Borteiro, C., Alcalde, L., Baldo, D., Cardozo, D. y Faivovich, J. 2008. Comparative larval morphology of eight species of *Hypsiboas* Wagler (Amphibia, Anura, Hylidae) from Argentina and Uruguay, with a review of the larvae of this genus. *Zootaxa* 1927: 1–66.
40. Kovalenco, K. E., Thomaz, S. M. y Warfe, D. M. 2012. Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685:1–17 DOI 10.1007/s10750-011-0974-z

41. Langone, J. A. y De Sá, R. O. 2005. Redescripción de la morfología larval externa de dos especies del grupo de *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae). *Phyllomedusa* 4(1): 49-59
42. Lavilla, E. O., Ponssa, M. L. y Saleme, S. 2000. Caracterización de las larvas de *Bufo fernandezae* Gallardo, 1957 y *Bufo granulosus major* Müller & Hellmich, 1936 (Anura: Bufonidae) y clave para la identificación de las larvas de *Bufo* que habitan el Chaco Argentino. *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Tornino* 17 (2): 333-344.
43. Lavilla, E. O. 2001. Amenazas, declinaciones poblacionales y extinciones en anfibios argentinos. *Cuad. Herpetol.* 15 (1):59-82.
44. Lavilla, E. O. y Cei, J. M. 2001, Amphibians of Argentina. A second Update., 1987-2000. Monografie XXVIII. Museo Regionale Di Scienze Naturali.Torino. 177 pp.
45. Lavilla, E. O. 2005. Anfibios de la Reserva El Bagual. *En: Temas de Nat. y Cons. 4: 119-153. Di Giacomo, A. G y S. F. Krapovickas, eds.*
46. Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84: 177-192.
47. Legendre, P. y Gallagher, E. D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271-280.
48. Legendre, P.; Borcard, D. y Peres-Neto, P. R. 2005. Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs.* 75 (4): pp435-450.
49. Lescano J. N., Bellis L. M., Hoyos L. E. y Leynaud G. C. 2015. Amphibian assemblages in dry forests: multi-scale variables explain variations in species richness. *Acta Oecologica* 65-66, 41-50.
50. MacArthur, R. H. y MacArthur, J. W. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
51. MacArthur, R. E. y Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, NJ.
52. Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
53. Mateucci, S. D. 2009. Cambios de uso de la tierra en el entorno de las áreas protegidas en la llanura chaqueña. Posibles consecuencias sobre la efectividad de las reservas naturales. *En: El Chaco sin bosques: La Pampa o el desierto del future (Morello y Rodríguez-Ed).*
54. McGeoch, M. A., Van Rensburg, B. J. y Botes, A. 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of duna beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, 39: 661-672.
55. Mercolli, C., Dixon, J. R. y Yanosky, A. 1994. Spawning and Larval Development of *Scinax acuminata* Cope, 1862 (Anura: Hylidae). *Bull. Chicago Herp. Soc.* 29 (12): 271-274.
56. Morello, J. H., Matteucci, S.D., Rodríguez, A.F. y Silva, M. E. 2012. Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos. 1ª ed. - Buenos Aires: *Orientación Gráfica Editora*.
57. Patterson, B. D. y Atmar, W. 2000. Analyzing species composition in fragments. *Bonner Zool. Monogr.* 46.
58. Pereyra, L. C., Akmentins, M. S., Laufer, G. y Vaira, M. 2013. A new species of *Elachistocleis* (Anura: Microhylidae) from north-western Argentina. *Zootaxa* 3694 (6): 525-544.
59. Pérez Iglesias, J. M. y Natale, G. S. 2013. *Physalaemus cuqui* Lobo, 1993. Ampliación de su distribución y confirmación del registro para la provincia de Santiago del Estero, Argentina *Cuad. herpetol.* 27 (2): 173-176
60. Perotti, M. G. 1994. Aportes preliminares sobre la reproducción en una comunidad de anuros chaqueños en Argentina. *Cuad. herpetol.* 8 (1): 39-50.
61. Perotti, M. G. 1997a. Modos reproductivos y variables reproductivas cuantitativas de un ensamble de anuros del Chaco Semiárido, Salta, Argentina. *Rev. Chilena de Historia Natural* 70: 277-288.
62. Perotti, M. G. 1997b. The tapole of *Physalaemus cuqui* Lobo, 1993 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia* 18: 427-432.
63. Pianka, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 71:2141-2145.
64. Prado, C. P. A. y Heursel, A. D. 2006. THE TADPOLE OF *LEPTODACTYLUS ELENAE* (ANURA: LEPTODACTYLIDAE), WITH THE DESCRIPTION OF THE INTERNAL BUCCAL ANATOMY. *South American Journal of Herpetology*, 1(1): 79-86.
65. Preston, F. W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity: part I. *Ecology* 43:185-215. [doi:10.2307/1931976]

66. Quiroga, V. A., Noss, A. J, Paviolo, A, Boaglio, G. I. y Di Bitetti, M. S. 2016. Puma density, hábitat use and conflict with humans in the Argentine Chaco. *Journal for Nature Conservation*. 31. pp 9-15.
67. R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL. <http://www.R-project.org/>
68. Rezende, E. L., Jordano, P. y Bascompte, J. 2007. Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos* 116:1919-1929. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.16029.x>
69. Rodrigues, A. S. L. y Brooks, T. M. 2007. Shortcuts for biodiversity conservation planning: the effectiveness of surrogates. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38, 713–737.
70. Rodriguez, P., Ochoa-Ochoa, L. M., Munguía, M., Sánchez-Cordero, V., Navarro-Sigüenza, A. G., Flores-Villela, O. A. y Nakamura, M. 2019. Environmental heterogeneity explains coarse-scale β -diversity of terrestrial vertebrates in Mexico. *PLoS ONE* 14(1): e0210890. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210890>
71. Rossa-Feres, D.C y Nomura, F. 2006. Characterization and taxonomic key for tadpoles (Amphibia: Anura) from the northwestern region of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotrop.*, vol. 5, no. 2 <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n1/pt/abstract?identification-key+bn00706012006> ISSN 1676-0611
72. Rothermel, B. y Semlitsch, R. D. 2002. An experimental investigation of landscape resistance of forest versus old-field habitats to emigrating juvenile amphibians. *Biological Conservation* 115 (16): 443–450
73. Sanders, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *Am. Nat.* 102: 253-282.
74. Sandoval, M. T. 2004. Microanatomía oral y bucal de las larvas de tres especies de *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae). *Rev. Esp. Herp.* 18: 79-87.
75. Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27–39.
76. Schulze, A., Jansen, M. y Köhler, G. 2015. Tadpole diversity of Bolivia's lowland anuran communities: molecular identification, morphological characterisation, and ecological assignment. *Zootaxa* 4016 (1): 001–111.
77. Schulze, K., Knights, K., Coad, L., Geldmann, J., Leverington, F., Eassom, A., Marr, M., Butchart, S. H. M., Hockings, M. y Burgess, N. D. 2018. An assessment of threats to terrestrial protected areas. *Conservation Letters*. 11: e12435. <https://doi.org/10.1111/conl.12435>
78. Scott, N. J. y Woodward, B. D. 1994. Standard techniques for inventory and monitoring surveys at breeding sites. *En: Heyer, W.R., Donnelly, M.A., McDiarmid, R.W., Hayek, L.C., Foster, M.S. (Eds.), Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians.* Smithsonian Institution Press, Washington.
79. Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E. y Edwards D. P. 2016. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends in Ecology and Evolution*, 31 (1). pp. 67-80.
80. Stork, N. E. 1996. Measuring global biodiversity and its decline. *En: Reaka-Kudla, M. L., Wilson, D. E. y Wilson, E. O. (eds). Biodiversiy II.* Joseph Henry Press. Washintang, DC. 41-68.
81. Tejada-Cruz, C., Mehlreter, K. y Sosa, V.J. 2008. Cap 20: Indicadores ecológicos multitaxonómicos. *En: Manson, R.H., Hernández-Ortiz, V., Gallina, S. y Mehlreter, K (Editores.). Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: Biodiversidad, manejo y conservación.* Instituto de Ecología e Instituto Nacional de Ecología. México.
82. Thompson, J. N. 2005. The geographic mosaic of coevolution. Chicago Univ. Press.
83. Ulrich, W., Almeida-Neto, M. y Gotelli, N. J. 2009 A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118, 3–17.
84. Urbina-Cardona, J. N.; Navas, C. A.; González, I.; Gómez-Martínez, M. J.; Llano-Mejía, J.; Medina-Rangel, G. F y Blanco-Torres, A. B. 2014. Cap 5: Determinantes de la distribución de los anfibios en el bosque seco tropical de Colombia: Herramientas para su conservación. *En: El Bosque Seco Tropical en Colombia.* Pizano, C y H. García (Editores). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia.
85. Veech, J. A. y Crist, T.O. 2009. PARTITION: software for hierarchical partitioning of species diversity, version 3.0. <http://www.users.miamioh.edu/cristto/partition>
86. Veech, J.A. y Crist, T.O. 2009. PARTITION 3.0 user's manual. (unpublished document)

87. Vera Candiotti, M. F. 2005. Morphology and feeding in tadpoles of *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Leptodactylidae). *Acta Zoologica* (Stockholm) 86: 1–11.
88. Vera Candiotti, M. F., Brusquetti, F. y Netto, F. 2007 Morphological characterization of *Leptodactylus elenae* tadpoles (Anura: Leptodactylidae: *L. fuscus* group), from central Paraguay. *Zootaxa* 1435: 1–17
89. Weyrauch, S. L. y Grubb, Jr. T. C. 2004. Patch and landscape characteristics associated with the distribution of woodland amphibians in an agricultural fragmented landscape: an information-theoretic approach. *Biological Conservation* 115: 443–450.
90. Whittaker, R. J., Willis, K.J. y Field, R. 2001. Scale and species richness: Toward a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453- 470.
91. Williams, C. B. 1964. Patterns in the balance of nature. Academic Press, London.

CAPÍTULO III. PRESENCIA - AUSENCIA DE ESPECIES. MODELOS DE OCUPACIÓN

Objetivos Específicos

- V. Identificar especies con distintos rasgos funcionales para poner a prueba los modelos de ocupación.
- VI. Explorar las variables que influyen en la detección de las especies objetivo.
- VII. Reconocer las variables del paisaje, hábitat y climáticas que promueven la ocupación de sitios por las especies de anfibios del Chaco Semiárido Argentino.
- VIII. Calcular la tasa de ocupación de las especies.
- IX. Establecer si la pérdida de variables por deterioro del ecosistema chaqueño afecta la ocupación de los sitios.

Introducción

Los modelos de ocupación son una aproximación útil para monitorear especies a escala de paisaje, debido a su bajo costo en la colecta de datos que permite abarcar un mayor rango de hábitats resultando en una mayor variación en la probabilidad de detección de las especies (Jones, 2011). Mackenzie y colaboradores (2002; 2006) proponen avances metodológicos importantes para calcular la probabilidad de detección, reduciendo los sesgos de la detectabilidad imperfecta; permitiendo además descubrir las características o atributos de los sitios que influyen en la ocupación por parte de las especies contrastando hipótesis de relación hábitat-especie.

El estudio y monitoreo de poblaciones y especies, enfrentan dos importantes fuentes de variación en la toma de datos: la variación espacial y la probabilidad de detección. Si bien la variación espacial ha sido considerada en los estudios de campo, es recién durante las dos últimas décadas cuando se ha comenzado a considerar a la probabilidad de detección como un aspecto relevante de los monitoreos (MacKenzie *et al.*, 2002; Bailey *et al.*, 2004), definiendo a la misma como la probabilidad de detectar al menos un individuo de la especie "X" durante un muestreo particular, considerando que la especie "X" está presente en el área (MacKenzie *et al.*, 2002).

Este enfoque, permite estimar la probabilidad de detección a partir de los tradicionales métodos de marcado y recaptura, utilizando la proporción de sitios ocupados por la especie como una variable para caracterizar el estado del ecosistema. A través de múltiples visitas a los sitios, donde se encuentran las especies de interés, se estima la proporción de los mismo que son ocupados (ψ) sabiendo que las especies no siempre son detectadas, incluso cuando están presentes. Partiendo de esta base, MacKenzie y colaboradores (2006), elaboraron un modelo conceptual como método de inferencia sobre procesos en las poblaciones basado en las siguientes premisas (Fig. 22):

- Un sitio puede estar ocupado por una especie con una probabilidad (Ψ) o no estar ocupado con una probabilidad ($1 - \Psi$).
- En el caso de que un sitio este ocupado puede ocurrir que: la especie sea detectada (p_i) o no sea detectada ($1 - p_i$).

Para establecer entonces la ocupación de sitios por parte de una especie objetivo, se deben realizar como mínimo dos visitas al sitio, donde se registra la detección o no de la especie (MacKenzie *et al.*, 2002). Así, Ψ_i incluye la probabilidad de que una especie esté presente en el sitio i y p_{it} la probabilidad condicional que la especie sea detectada en el sitio i en el tiempo de muestreo t . Ambos parámetros pueden ser expresados como una función de enlace (“logit function”) de co-variables específicas del sitio Ψ_i (tipo de hábitat, estructura, tipo de cuerpo de agua) y p_{it} puede incluir co-variables específicas de la muestra (*time-specific covariates*) (hora del muestreo, temperatura, condiciones meteorológicas, entre otras).

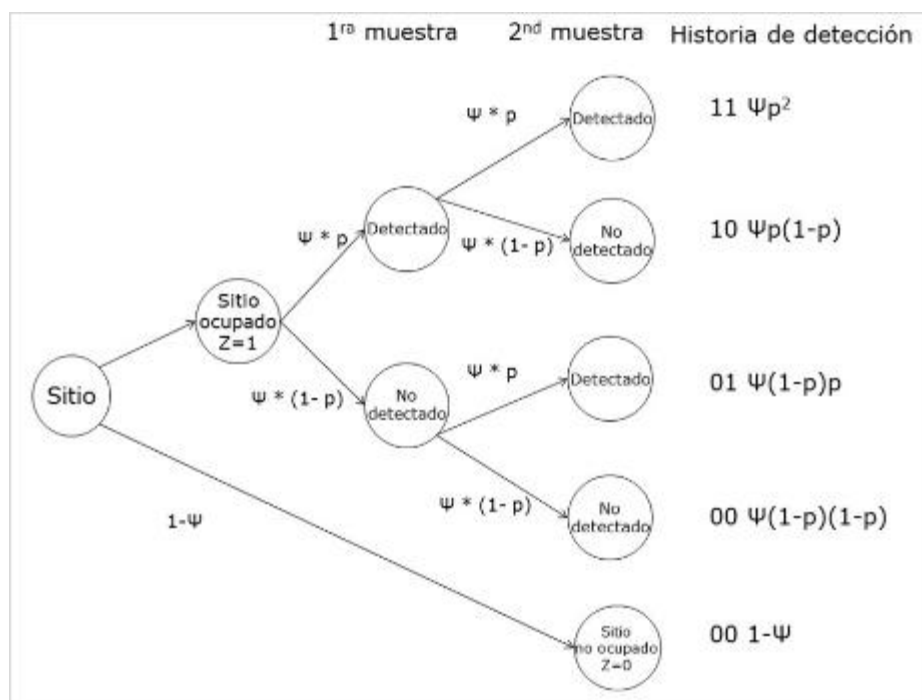


Figura 22: Esquema conceptual de un modelo hipotético de una temporada de muestreo (adaptado de Mackenzie *et al.*, 2006)

Las especies son analizadas por separado y la probabilidad de detección es estimada de manera especie-específica. La cantidad de visitas o repeticiones de muestreos depende de las especies objetivo, para el caso de especies raras es más eficiente muestrear más unidades, pero menos intensamente (menos visitas) y para el caso de especies comunes menos unidades, pero más intensamente. Además de ello, considerar el concepto de heterogeneidad en la probabilidad de detección de las especies e incorporar el mismo en los diseños de muestreo, mejora los resultados de las predicciones (MacKenzie y Royle, 2005).

Los modelos de ocupación se dividen en dos grandes grupos teniendo en cuenta la dinámica poblacional (colonizaciones, extinciones.): i) modelos de una temporada o, ii) modelos multitemporada; entendiendo a la temporada como un periodo de tiempo donde la población permanece cerrada (sin cambios en la dinámica poblacional) (Mackenzie *et al.*, 2006). Por lo tanto, la duración de este período de tiempo es relativo a la especie en estudio y este aspecto deberá ser definido y cumplir con los siguientes supuestos establecidos:

1.- La población es cerrada (el estado de ocupación no cambia durante el período de muestreo) no se adicionan individuos por inmigración o colonización y no hay pérdidas por emigración o extinción u otros cambios durante el estudio (durante las revisitas).

2.- Las especies son correctamente identificadas.

3.- La probabilidad de detección de una especie en un sitio es independiente de su detección en otro sitio.

La capacidad de incorporar co-variables y modelar las probabilidades de ocupación y detección en función de ellas, facilita evaluar una amplia gama de modelos posibles; además, combinados con la posibilidad de incluir datos faltantes y emplear procedimientos para la selección de modelos (*I.e.* criterio de Akaike (AIC)), dan un marco robusto para la utilización de este método, permitiendo así, comprender la relación co-variables / especies e interpretar como las modificaciones de unas pueden afectar a las otras.

Los anfibios han sido un grupo utilizado para describir estas relaciones complejas por medio de modelos de ocupación (Canessa *et al.*, 2012; Amburgey *et al.*, 2014; Ocock *et al.*, 2016). El reconocido aporte de los anuros (larvas y adultos) a los procesos ecosistémicos, mediante el ciclado de nutrientes, la bioturbación y el flujo de materia y energía a través de cadenas tróficas, los hace parte esencial de los ecosistemas (Crump, 2009; Cortés-Gomez *et al.*, 2015). Sumado a su rol ecológico, la diversidad funcional del grupo con formas de vida terrestres, acuáticas y arborícolas permiten detectar tendencias de cambio en los ecosistemas. Ernst y colaboradores (2006), han destacado a la diversidad funcional como una dimensión de la diversidad más sensible a gradientes de transformación de coberturas vegetales que las dimensiones taxonómica y filogenética.

Metodología

Construcción de modelos

Los modelos de ocupación proponen avances metodológicos importantes para calcular la probabilidad de detección de las especies, reduciendo los sesgos de la detectabilidad imperfecta y permitiendo, además, descubrir las características o atributos de los sitios que influyen en la ocupación por parte de las especies, contrastando hipótesis de relación hábitat-especie (Mackenzie *et al.*, 2002; 2006).

Para la construcción de los modelos de ocupación se siguieron los principios establecidos en Mackenzie y colaboradores (2006), donde un sitio puede estar ocupado por una especie con una probabilidad (ψ) o no estar ocupado con una probabilidad ($1-\psi$); la especie puede ser detectada en el sitio con una probabilidad (p_j) o no ser detectada con una probabilidad ($1-p_j$), asumiendo que la ocupación de los sitios no cambia entre muestreos/visitas.

De esta manera, dada una “historia de encuentros o detecciones” $h_i = 0101$, podría describirse al sitio como: ocupado por la especie objetivo donde la especie no ha sido detectada (0) en la primera visita ni en la tercera y si fue detectada (1) en la segunda y la cuarta. Esta observación puede trasladarse a una ecuación de probabilidad para cada sitio, donde:

$$\Pr(h_i = 0101) = \psi(1 - p_1)p_2(1 - p_3)p_4$$

Un caso particular sucede cuando la especie en análisis no es detectada en ninguno de los muestreos. En ese caso 2 situaciones son posibles: por un lado, que la especie no haya sido detectada en ninguna ocasión ($1-p_j$) y por otro lado que el sitio no esté ocupado ($1-\psi$) (Fig. 22). Volviendo al ejemplo de Mackenzie *et al.*, (2006); si la historia de detección es $h_i = 0000$ la probabilidad de ocupación estaría dada por la siguiente ecuación:

$$\Pr(h_i = 0000) = \psi \prod_{j=1}^4 (1 - p_j) + (1 - \psi).$$

O dicho de otra manera $\Pr(h_i = 0000) = \psi (1 - p_1) (1 - p_2) (1 - p_3) (1 - p_4) + (1 - \psi)$

Asumiendo la independencia de los sitios, el producto de esta ecuación crea modelos de probabilidad (para cada sitio) del set de datos observados para obtener estimaciones de máxima verosimilitud de los parámetros, a través del modelo:

$$L(\psi, p | h_1, h_2, \dots, h_s) = \prod_{i=1}^s \Pr(h_i),$$

que se reduce a,

$$L(\psi, p | h_1, h_2, \dots, h_s) = \left[\psi^{S_D} \prod_{j=1}^k p_j^{s_j} (1 - p_j)^{S_D - s_j} \right] \left[\psi \prod_{j=1}^k (1 - p_j) + (1 - \psi) \right]^{S - S_D}$$

Donde s_D es el número de sitios donde la especie fue detectada al menos una vez, s_j es el número de veces en que la especie fue detectada durante el relevamiento j .

Asumiendo que la probabilidad de detección es constante para todas las ocasiones, es equivalente a modelar el número de detecciones de cada sitio (Y_i) como una variable aleatoria binomial.

$$\begin{aligned}\Pr(Y = y_i) &= \psi \binom{K}{y_i} p^{y_i} (1-p)^{K-y_i}, \quad y_i > 0 \\ &= \psi (1-p)^K + (1-\psi), \quad y_i = 0\end{aligned}$$

Esto es válido, cumpliéndose con los siguientes supuestos:

1. El estado de ocupación de los sitios no cambia durante el período de estudio.
2. La probabilidad de ocupación es igual para todos los sitios.
3. La probabilidad de detectar la especie en un muestreo, dada su presencia, es igual entre todos los sitios muestreados.
4. La detección de las especies en cada visita o muestreo de un sitio es independiente de otras detecciones en otras visitas del sitio.
5. Las historias de detección observadas en cada sitio (ubicación) son independientes.

Estos supuestos consideran tanto a la ocupación como a la detección constantes entre sitios y visitas. Situación poco probable en la realidad, donde por lo general las probabilidades varían entre sitios. Mackenzie y colaboradores (2006), proponen entonces el uso de una función de enlace para modelar la ocupación de un sitio en función de sus co-variables. Para ello utilizan la ecuación logística o logit, donde la probabilidad de ocupación queda expresada por:

$$\text{logit}(\psi_i) = \beta_0 + \beta_1 x_{i1} + \beta_2 x_{i2} + \dots + \beta_U x_{iU},$$

Correspondiendo a una función de las U co-variables asociadas con el sitio i ($x_{i1}, x_{i2}, \dots, x_{iU}$) y los coeficientes $U+1$ que deben estimarse (el intercepto o termino constante, β_0) y los coeficientes de regresión para las U co-variables. Dado que se asume que la ocupación es constante durante una temporada de muestreo (la que incluye n visitas), el tipo de co-variables apropiadas para modelar ψ_i son aquellas que permanecen constantes durante ese mismo periodo de tiempo y que representan variables del sitio como, el tipo de hábitat, la cobertura del bosque, la distancia desde algún punto o las condiciones climáticas generalizadas.

Con igual principio, la probabilidad de detección de la/s especie/s objetivo puede ser modelada para incorporar la variación entre visitas. Al igual que para estimar ψ_i se utiliza la función logit de ligadura para calcular la probabilidad de detectar la especie en estudio, en un sitio i , durante un muestreo j :

$$\text{logit}(p_{ij}) = \beta_0 + \beta_1 x_{i1} + \dots + \beta_U x_{iU} + \beta_{U+1} y_{ij1} + \dots + \beta_{U+v} y_{ijv}$$

Donde X_{i1}, \dots, X_{iU} son las co-variables constantes en la estación o temporada asociadas con el sitio i ; mientras Y_{ij1}, \dots, Y_{ijv} son las co-variables específicas (v) de cada visita j del sitio i .

De esta manera, los supuestos 2 y 3 establecidos con anterioridad deberán modificarse por:

2) La probabilidad de ocupación es igual para todos los sitios, o las diferencias en la probabilidad de ocupación se modelan por medio de co-variables.

3) La probabilidad de detectar la especie objetivo en una visita, dada su presencia, es igual entre todos los sitios, o es función de co-variables específicas de cada sitio y cada visita.

Selección de las especies y sus atributos o rasgos funcionales

Dado que el componente funcional de la diversidad biológica puede ser clave para entender los mecanismos de ensamblaje de las comunidades y los procesos de los ecosistemas (Salgado-Negret y Paz, 2015; Cortéz–Gómez *et al.*, 2015) se seleccionaron las especies de anfibios que consideramos indicadoras (detectoras) y que fueron determinadas según se explica en el capítulo precedente (Cap. II). Tomando en cuenta, además, los criterios propuestos por Cogălniceanu y Miaud (2009), quienes sugieren para estudios donde existen varias especies, basarse en la historia de vida; es decir alimentación, uso del hábitat, reproducción y comportamiento; y la idoneidad de esas especies en responder las preguntas de interés, en nuestro caso vinculadas a modelar su ocupación. Se construyeron los modelos de ocupación teniendo en cuenta las diferentes especies y los atributos o rasgos funcionales que posee cada una, considerando los estadios de larvales y adultos.

Atributos funcionales considerados en los estadios larvales

En el caso de las larvas, Wells (2007) realiza un resumen de los ecomorfotipos presentes en las larvas de anfibios a partir de las definiciones de Altig y Johnston (1989). De lo mencionado por los autores, identificamos a las especies seleccionadas en los siguientes ecomorfotipos, dentro de los hábitats lénticos del área de estudio:

Larvas bentónicas: aquellas restringidas al fondo de los cuerpos de agua que por lo general raspan la comida de las superficies sumergidas. Incluye las especies de las familias Bufonidae y Leptodactylidae.

Larvas nectónicas: Utilizan la columna de agua, moviéndose frecuentemente a través de los parches de vegetación acuática. Se alimentan raspando algas y otros alimentos. Se incluye aquí varios representantes de la familia Hylidae.

Larvas macrófagas: Se ubican sobre el fondo de los cuerpos de agua o entre la vegetación de la columna de agua. Aquí incluimos a *Denropsophus nanus*

Larvas suspensívoras: Se alimentan por filtración de partículas pequeñas mientras se suspenden en la columna de agua. Familia Microhylidae.

Larvas suspensívoras/raspadoras: A menudo se alimentan de partículas suspendidas en el agua y además pueden raspar superficies. Especies de la familia Phyllomedusidae.

La dificultad en la identificación de las larvas de *Leptodactylus fuscus* a través de caracteres externos, debido a su semejanza con otras especies del grupo *fuscus* presentes en el área de estudio como *Leptodactylus mystacinus* y *Leptodactylus gracilis* (Fabrezi y Vera, 1997; Sandoval, 2004, Langone y De Sá, 2005; Vera Candiotti *et al.*, 2007) llevó a utilizar solo los individuos adultos de esta especie para la realización de los análisis; evitando así, incurrir en la violación del supuesto 4 de los modelos de ocupación, referido a la correcta identificación.

Atributos funcionales considerados en los individuos adultos

En cuanto a los adultos, se pueden mencionar 2 atributos o rasgos funcionales relevantes de las especies candidatas, el modo reproductivo y el uso de hábitat. Considerando que dichos atributos podrían resultar en una ventaja o desventaja frente a cambios en el uso del suelo.

Modo reproductivo

En los anfibios anuros el modo reproductivo está definido por un conjunto de características relacionadas que involucran los sitios de oviposición, la tasa y duración del desarrollo y el tamaño de la puesta (Duellman y Trueb, 1994; Crump 2009). La duración del desarrollo larval fue estimada a partir de bibliografía general y específica para cada especie (Ceï, 1949; Fabrezi, 2011; Fabrezi *et al.*, 2012; Philibosian *et al.*, 1974; Reading y Jofré, 2003; Solano, 1987; Stănescu *et al.*, 2016; Wells, 2007)

El modo reproductivo se consideró siguiendo las propuestas de Perotti (1994) y Haddad y Prado (2005), ya que siguen los lineamientos generales para definir el modo reproductivo de anfibios y consideran las peculiaridades de especies propias de la región chaqueña y bosque atlántico, estableciendo así dos grandes grupos:

I. Especies que depositan sus huevos en el cuerpo de agua

a) Especies que construyen nidos de espuma

Modo 11: Nido de espuma flotante sobre el cuerpo de agua y larvas exotróficas. (*I.e. Leptodactylus* Grupo *ocellatus*; genero *Physalaemus*).

b) Especies sin nidos de espuma

Modo 1: Con huevos y larva exotrófica en ambientes lénticos (*I.e. Dermatoneurus muelleri*, *Pseudis platensis*, *Scinax acuminatus*).

II. Especies que depositan sus huevos en árboles o el suelo.

c) Huevos depositados en árboles

Modo 24: Huevos que eclosionan y caen a cuerpos de agua lénticos. Larvas exotróficas (*I.e. Phyllomedusa sauvagii*).

d) Huevos depositados en nido de espuma en el suelo

Modo 30: Huevos y etapas tempranas del desarrollo en nidos de espuma ubicados en cuevas cavadas en el suelo; luego de una lluvia desbordan y sus larvas exotróficas continúan el desarrollo en ambientes acuáticos lénticos (*I.e. Leptodactylus fuscus*, *Leptodactylus bufonius*).

Dentro del ensamble de especies presentes en este estudio, 11 especies ponen sus huevos en nidos de espuma que, pueden o no, ser depositados en el agua (Modo 11 y 30); 16 especies dependen de la presencia de un cuerpo de agua para depositar sus huevos sueltos o en masas gelatinosas que adhieren a la vegetación acuática (Modo 1); 2 especies depositan sus huevos fuera del cuerpo de agua, en nidos contruidos con hojas (Modo 24); y 1 especie aún se desconoce su modo reproductivo (*Leptodactylus laticeps*).

Uso del hábitat

Las diferentes especies de anuros, según sus requerimientos, utilizan el hábitat de manera diferencial para desarrollar sus actividades vitales (como forrajeo o reproducción). Al ser organismos ectotermos, cuya temperatura corporal depende de la temperatura ambiente, esta variable resulta crucial para el desempeño de sus actividades, su eficacia fisiológica e incluso el estado de hidratación en ejemplares adultos.

Según Dodd (2009) y Neggret (2016) pueden definirse varias categorías de uso de hábitat en los anfibios teniendo en cuenta sus características morfológicas y la búsqueda de mayor efectividad fisiológica. Esto permitió el desarrollo de formas de vida notablemente diversas, desde formas puramente acuáticas donde se destacan sus patas traseras largas con pies palmeados y ojos dorsales, formas terrestres saltadoras con extremidades posteriores bien desarrolladas y ojos laterales, formas arbóreas con almohadillas en la extremidad de sus dedos, hasta formas fosoriales con cabezas pequeñas en punta y cuerpos deprimidos.

Siguiendo a estos autores fueron identificadas las siguientes categorías de uso de hábitat como atributos o rasgos funcionales de los adultos de las especies indicadoras.

Acuático léntico: Uso principalmente de lagunas o estanques (*P. platensis*).

Arbóreo: Uso principalmente de los árboles o arbustos resultando raro que bajen al suelo (*P. sauvagii*).

Arbóreo-terrestre: Uso del gradiente entre el suelo y los árboles (*S. acuminatus*, *D. nanus*).

Terrestre: Uso principalmente del suelo, suelo desnudo y hojarasca (*Leptodactylus sp.*)

Cavador/Fosorial: Uso de cavidades y/ capacidad de excavación en el suelo (*D. muelleri*).

Teniendo en cuenta estos atributos funcionales, se seleccionaron las especies indicadoras para estimar la probabilidad de detección y ocupación, debido a que las mismas representan espacios o dimensiones distintas del bosque chaqueño. La probabilidad de detección y ocupación permite medir de qué manera se ven afectadas funciones del ecosistema como consecuencia de la pérdida o disminución de especies dentro de estos grupos.

Descripción de las especies indicadoras

A continuación, se presenta al grupo de especies estudiadas de las cuales se estimó su probabilidad de detección y ocupación.

Familia Hylidae

Scinax acuminatus



- **Uso de hábitat:** Arboreo-terrestre de tamaño mediano (hasta 45 mm)
- **Modo reproductivo: 1.** Huevos depositados en el agua (sin nido de espuma).
- **Larva:** Nectónica. Duración desarrollo 43-46 días

Dendropsophus nanus



- **Uso de hábitat:** Arboreo-terrestre, de vegetación acuática, herbacea y arbustiva. Tamaño pequeño (hasta 24mm)
- **Modo reproductivo: 1.** Huevos depositados en el agua (sin nido de espuma).
- **Larva:** Macrofaga-bentónica

Pseudis platensis



- **Uso de hábitat:** Acuático léntico de tamaño mediano (hasta 60 mm)
- **Modo reproductivo: 1.** Huevos depositados en el agua (sin nido de espuma).
- **Larva:** Nectónica de gran tamaño (hasta 165 mm). Duración desarrollo mayor a 180 días

Familia Phyllomedusidae

Phyllomedusa sauvagii



- **Uso de hábitat:** Arborícola, sobre árboles y arbustos de tamaño mediano a grande (hasta 70 mm)
- **Modo reproductivo: 24** Huevos depositados en árboles.
- **Larva:** Suspensivora/raspadora. Duración desarrollo 57- 63 días.

Familia Microhylidae

Dermatonotus muelleri



- **Uso de hábitat:** Cavador/fosorial de tamaño mediano (hasta 67mm).
- **Modo reproductivo: 1** Huevos depositados sobre la superficie del agua (Reproductor explosivo).
- **Larva:** Suspensivora. Duración desarrollo 22-26 días.

Familia Leptodactylidae

Leptodactylus bufonius



- **Uso de hábitat:** Terrestre, en huecos. Tamaño medio (hasta 65mm)
- **Modo reproductivo: 30** Huevos depositados en nidos de espuma sobre la tierra recubiertos con barro
- **Larva:** Bentónica. Duración del desarrollo 45-60 días

Leptodactylus fuscus



- **Uso de hábitat:** Terrestre, tamaño medio (hasta 55 mm).
- **Modo reproductivo: 30** Huevos depositados en nidos de espuma sobre la tierra
- **Larva:** Bentónica. Duración desarrollo 65- 70 días

Leptodactylus macrosternum

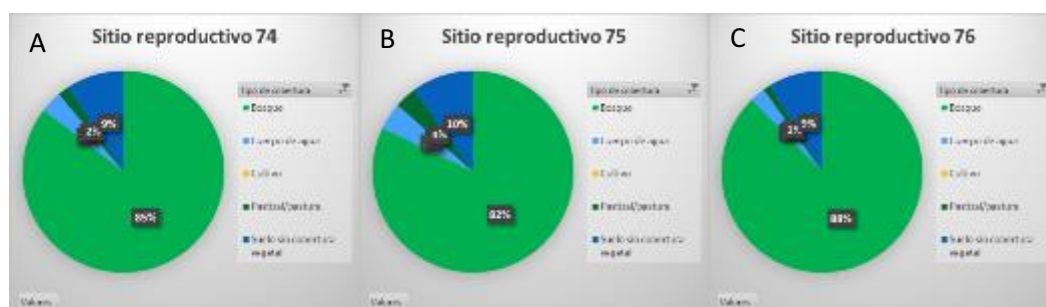


- **Uso de hábitat:** Terrestre, tamaño grande (hasta 95 mm)
- **Modo reproductivo: 11** Huevos depositados en nidos de espuma sobre la superficie del agua
- **Larva:** Bentónica (forman cardúmenes). Duración desarrollo 58-60 días

Diseño experimental

Fueron muestreados 84 sitios reproductivos de un total de 108, estableciendo 31 transectas lineales. Seis de las transectas fueron muestreadas en una oportunidad (N=6), once en dos oportunidades (N=22) y catorce en tres oportunidades (N=42). Consideramos estas visitas (N=70) como muestras independientes en los análisis, entendiendo que las poblaciones entre los sucesivos años de muestreo (2015/2016/2017) podían sufrir migraciones, emigraciones, colonizaciones y extinciones. El esfuerzo de muestreo desigual entre años fue ponderado incorporando al año como co-variable en los modelos de ocupación.

Cada transecta estuvo compuesta por 3 sitios reproductivos, utilizados como revisitas en la metodología de ocupación. Las transectas se seleccionaron sobre el total de los puntos de muestreo candidatos (sitios reproductivos). Utilizando como criterios rectores, 1) que la distancia entre puntos (sitios reproductivos) no exceda los 6 km a fin de evitar distorsiones en las variables regionales, 2) que se encuentren sobre un mismo complejo ecosistémico (ver Cap. 1) y que sean sitios similares en las características del paisaje (porcentaje de bosque, pastizales, áreas de cultivo y suelo desnudo), y en las características del entorno del cuerpo de agua (distancia al bosque, estructura del bosque circundante), así como en las características del cuerpo de agua (profundidad, pH, presencia de cobertura vegetal).



D	Tipo de cobertura	% Cobertura media de los 3 sitios	Desvío estándar
	Bosque	85,07%	2,79%
	Cuerpo de agua	3,44%	0,93%
	Cultivo	0,00%	0,00%
	Pastizal/pastura	2,17%	1,20%
	Suelo sin cobertura vegetal	9,31%	0,68%

Tabla 12: Análisis del paisaje para una transecta con sus réplicas estacionales. Gráficas A, B y C: indican el porcentaje de cobertura de los diferentes usos del suelo de cada réplica (verde claro: bosque, verde oscuro: pastizal, celeste: cuerpo de agua, azul: suelo sin cobertura vegetal). D: Tabla indicando media y desvioestandas de los tipos de coberura para la transecta.

Cada transecta, compuesta por tres sitios reproductivos, fue recorrida durante un mismo día a fin de cumplir con el supuesto establecido para la metodología de población cerrada. En cada sitio reproductivo se registró visual y auditivamente las especies presentes en combinación con muestreos de larvas para aumentar la probabilidad de detección.

Los relevamientos por encuentros visuales y registros auditivos se realizaron limitados en el tiempo dependiendo del área del sitio reproductivo y con un diseño aleatorizado por caminatas al azar (Crump y Scott, 1994; Scott y Woodward, 1994; Dorcas *et al.*, 2009). El tiempo de muestreo fue de 15 a 45 minutos dependiendo del tamaño del sitio. Empleando un tiempo de hasta 15 minutos para charcas con áreas promedio próximas a 300 m² (~ 280), entre 15 y 30 minutos para sitios de 1000 m² (~997) y tiempos superiores a 30 minutos para sitios con áreas promedio de 6000 m² (~5921).

El registro de individuos adultos se llevó adelante, en más del 70 % de los casos, durante horas del atardecer y noche; coincidiendo con el período de actividad de la mayoría de las especies del área de estudio. Sin embargo, un porcentaje menor se realizó durante horas de plena iluminación de día, debido a ciertas especies pueden presentar hábitos diurnos (*I.e. Melanophryniscus sp.*)

Para el reconocimiento de las especies (adultos y larvas) se siguió bibliografía general (Gallardo, 1966, Cei, 1980; Kehr y Williams, 1990; Fabrezi y Vera Candiotti, 1997; Lavilla y Cei, 2001; Rossa-Feres y Nomura, 2006; Kolenc *et al.*, 2008; Do Nascimento *et al.*, 2013; Schulze *et al.*, 2015) y específica de los anfibios del área de interés (Kehr y Basso, 1990; Faivovich y Carrizo, 1992; Perotti, 1994, 1997^{a b}; Mercolli *et al.*, 1994; Lavilla *et al.*, 2000; Sandoval, 2004; Kehr y Schaefer, 2005; Langone y De Sá, 2005; Vera Candiotti, 2005; Prado y Heursel, 2006; Kacoliris *et al.*, 2006; Vera Candiotti *et al.*, 2007; Fabrezi *et al.*, 2009; Carezzano y Cabrera, 2011; Fabrezi, 2011; Fabrezi *et al.*, 2012; Pereyra *et al.*, 2013; Pérez-Iglesias y Natale, 2013; Brusquetti *et al.*, 2018).

Para el muestreo de larvas, se sectorizó la charca por profundidad. Dividiéndola en: a) Borde del cuerpo de agua (vegetado o no), menor a 10 cm de profundidad b) Profundidad hasta 40 cm (vegetado o no) y C) Sector de aguas profundas mayor a 40 cm (por lo general sin vegetación).

Para el objetivo de este análisis de modelos de ocupación, los datos a utilizar son de presencia/ausencia; por lo tanto, se procuró muestrear todos los sitios posibles empleando 2 barridos de copo por sector identificado, realizando 6 barridos por charca. El muestreo de larvas y adultos por sitio se realizó de manera conjunta el mismo día; de manera general el muestreo de larvas se realizó durante horas del día mientras que el muestreo de individuos adultos se realizó por la tarde-noche.

Se empleó un tiempo adicional para registrar las variables de muestra (detección) y sitio detallados en el capítulo 1.

Análisis estadístico

Selección de Variables

El correcto funcionamiento de los modelos de ocupación depende del número de registros obtenidos para las especies y la complejidad de los mismos (número de variables incluidas), por lo tanto, estos aspectos se tomaron en cuenta para la construcción de los modelos de las especies aquí incluidas. Las variables descritas en el capítulo 1 fueron resumidas para los análisis de modelos de ocupación en dos tipos, variables de **detección o muestra** y variables de **ocupación o sitio**. Las primeras pueden afectar la capacidad de detectar a la especie objetivo en un sitio determinado y las segundas pueden afectar la probabilidad de que la especie ocupe ese sitio determinado en función de sus requerimientos ecológicos. Para la selección de variables, y considerando que los modelos de ocupación ajustan mejor cuando se utilizan pocas variables, se realizaron correlaciones entre las mismas (correlación de Spearman para datos no paramétricos) para descartar aquellas variables que estuvieran fuertemente correlacionadas.

Las variables de detección o muestra que consideramos importantes para la detectabilidad de las especies correspondieron a: la hora del día, la fecha del muestreo, la temperatura ambiente, la precipitación en días previos y el área de muestreo abarcada. Por otro lado, estas variables coinciden con variables utilizadas en otros estudios con este tipo de análisis, ya que permiten ajustar protocolos de muestreo y minimizar las falsas ausencias (Canesa *et al.*, 2012).

Las variables denominadas de ocupación o sitio, incluyeron a) Variables regionales, como la temperatura y la precipitación media anual (correlacionadas con la ubicación de los sitios, latitud-longitud); b) Variables del paisaje que rodea los sitios reproductivos, como el porcentaje de cobertura del bosque en el área buffer de 5 km alrededor del sitio de muestreo y c) Variables locales de los cuerpos de agua que correspondieron a variables físico-químicas; profundidad, pH y oxígeno de disuelto. Además, incorporamos en los modelos el año de muestreo como variable, debido al desigual esfuerzo realizado entre años. Estas variables han sido reconocidas por su importancia para los anfibios tanto en general, como en la región de estudio (Lajmanovich, 2000; Peltzer y Lajmanovich, 2007; Dodd, 2009; Lescano *et al.*, 2018).

En ambos casos (detección y ocupación) las variables continuas fueron estandarizadas por el desvío estándar.

Construcción de modelos

Para el cálculo de modelos de ocupación se utilizaron 3 réplicas espaciales (sitios reproductivos dentro de cada transecta) como alternativa a las réplicas temporales propuestas originalmente por Mackenzie *et al.*, (2002, 2006). Las mismas han sido una alternativa válida cuando el costo y la logística resultan un problema (Guillera-Arroita, 2011; Charbonnel *et al.*, 2014). La utilización de réplicas espaciales para la construcción de modelos de ocupación es un tema en desarrollo y varios modelos se han

propuesto para especies puntuales (*i.e.* el modelo estándar, modelo multiescala, modelos Markovianos de ocupación) complejizando el cálculo de los modelos al sumar parámetros (Hines *et al.*, 2010; Charbonnel *et al.*, 2014; Kéry y Royle, 2016). Los modelos Markovianos de ocupación son en ciertas ocasiones los más soportados. Sin embargo, la complejidad de estos, dificulta el agregado de co-variables y su correcto funcionamiento (Charbonnel *et al.*, 2014). En base a ello y al interés puntual (objetivos planteados en este capítulo) de determinar qué factores ambientales afectan la ocupación de las especies objetivo, se calculó el modelo estándar de ocupación (con menor número de parámetros) priorizando la incorporación del mayor número de variables de detección y de ocupación posibles. Estos modelos son utilizados actualmente para identificar la respuesta especie-específica de los anfibios en diferentes sitios con características particulares (Swartz *et al.*, 2020; Ngo *et al.*, 2020). La función para el cálculo de estos modelos de ocupación consta de dos partes, la probabilidad de detección (p) y la predicción de ocupación (Ψ) (Kéry y Royle, 2016).

El procedimiento para llevar adelante su análisis se desarrolla en dos etapas. En un primer paso se analiza la probabilidad de detección de la especie y cual/es co-variable/s de muestra determinan o influyen la detección de la especie, con un parámetro nulo (~ 1) para las co-variables de ocupación o sitio (función de ocupación fija). En la segunda etapa (con las variables de detección obtenidas), se analiza la sección de la ecuación que caracteriza la ocupación y que incluye a las co-variables de sitio para el cálculo final del modelo de ocupación.

La secuencia lógica de pasos se resume a continuación:

1. Modelar la probabilidad de detección, a través de múltiples visitas (en nuestro caso utilizando replicas espaciales)

- i. Incluir co-variables de detección o muestra (fecha, hora de muestreo, temperatura, precipitación en días previos y área. Las variables continuas fueron estandarizadas por el desvío estándar)
- ii. Generar los modelos de detección candidatos que incluyen las posibles combinaciones de las co-variables elegidas
- iii. Comparar los modelos obtenidos
- iv. Elegir el mejor modelo

2. Modelar la Ocupación

- v. Incluir las co-variables de ocupación o sitio (temperatura y precipitación media anual, cobertura de bosque alrededor del sitio reproductivo, profundidad, pH y oxígeno disuelto del cuerpo de agua, vegetación acuática y año de muestreo. Las variables continuas fueron estandarizadas por el desvío estándar)
- vi. Generar los modelos de ocupación candidatos que incluyen las combinaciones posibles de las co-variables elegidas, incluyendo un modelo saturado con todas las variables

- vii. Contrastar los modelos de ocupación
- viii. Elegir el/los modelos candidatos
- ix. Evaluar el ajuste del modelo

3. Obtener los valores de detección por visita y ocupación por transecta.

Las inferencias fueron realizadas sobre tres principios (Mazerolle, 2006); 1) simplicidad y parsimonia, 2) trabajo con varias hipótesis y 3) fuerza de la evidencia. La simplicidad y parsimonia sugiere que una explicación simple es probablemente la más acertada. La parsimonia es un componente en la construcción de los modelos, un compromiso entre sesgo (valor estimado vs valor verdadero) y varianza (incertidumbre). En general, el sesgo disminuye y la varianza aumenta a medida que aumenta el número de parámetros (*i.e.* variables) de un modelo (Burnham y Anderson, 2002). La formulación de varias hipótesis consiste en evaluar la probabilidad de una serie de presunciones biológicas (modelos) de estudio de acuerdo a los resultados de los análisis descartando los menos probables y formulando nuevos. Luego de los análisis, se obtiene una medida de la fuerza de la evidencia a favor de cada modelo que consideramos.

Los modelos constituyen solo una aproximación a la realidad y la cuestión es hallar el modelo que mejor se aproxima a esa realidad (Mazerolle, 2006). Para ello, Akaike (1973) desarrolló el denominado criterio de información de Akaike (AIC) definido como:

$$AIC = -2(\log L) + 2K$$

Donde, K es el número de parámetros incluidos en el modelo (*i.e.* números de variables + 1 para incluir el intercepto) y L la verosimilitud del modelo. Con posterioridad, Sugiura (1978) desarrolla el Criterio de Información de Akaike de segundo orden (AIC_c) para tamaños muestrales pequeños, cuya fórmula es:

$$AIC_c = -2(\log L) + 2K + 2K(K + 1) / (n - K - 1)$$

Donde n es el tamaño efectivo de muestreo, por lo tanto, cuando el tamaño de muestreo se incrementa el último término de la ecuación tiende a cero y el AIC_c se aproxima al valor de AIC (Burnham y Anderson, 2002).

El AIC penaliza la adición de parámetros, por lo tanto, selecciona un modelo que se ajusta bien pero que tenga un número mínimo de parámetros. El mejor modelo será aquel con menor AIC.

Como hemos señalado, cada modelo propuesto representa una hipótesis biológica. Luego de formulados se evalúa el grado de ajuste del modelo global (saturado), definido como el modelo más complejo del conjunto de modelos candidatos, donde incluimos todas las variables de interés. Asumiendo que, si el modelo global posee un buen ajuste, los modelos más simples también lo harán al representar un subconjunto de este (Mazerolle, 2006). Nosotros evaluamos el grado de ajuste del modelo de ocupación saturado por medio del test de bondad de ajuste de Mackenzie y Bailey (2004) con un corte máximo aceptable en un valor de c -estimado " \hat{C} " (c -hat) inferior a 2 (Burnham y Anderson, 2002).

La comparación entre modelos se realizó por medio de dos medidas asociadas con el AIC, el delta AIC y el peso Akaike. El delta AIC (Δ_i) es una medida simple de la diferencia entre cada modelo candidato en relación al mejor modelo (con menor AIC), expresado por la fórmula:

Delta AIC_i = Δ_i = AIC_i – minAIC donde AIC_i corresponde al valor de modelo i y min AIC corresponde al valor del mejor modelo.

El peso Akaike (ω_i), provee una medida de la fuerza de la evidencia de cada modelo y es representado por la razón de delta AIC (Δ_i) de un modelo en relación al set de R modelos candidatos, cuya fórmula es:

$$\omega_i = \frac{\exp(-\Delta_i/2)}{\sum_{r=1}^R \exp(-\Delta_r/2)}$$

La salida de resultados se escala a 1 y la interpretación del peso Akaike (ω_i) indica la probabilidad de que el modelo sea el mejor entre los modelos candidatos. Por ejemplo, un peso Akaike (ω_i) de 0,75 para un modelo indica un 75% de chances de ser el mejor modelo entre los modelos candidatos (Mazerolle, 2006). En muchas ocasiones no es posible determinar de forma tan precisa un modelo por sobre el resto, a raíz de ello, se proponen criterios a adoptar cuando varios modelos compiten por el primer lugar (Burnham y Anderson, 2002; Mazerolle, 2006).

- i- selección de modelos que presenten una diferencia menor a 4 deltas AIC ($4 \Delta_i$)
- ii- selección de modelos que promedien un peso acumulado hasta un 95 %
- iii- selección del modelo más parsimonioso
- iv- selección de todos los modelos para realizar las inferencias

En nuestro caso, construimos las hipótesis biológicas de detección (modelos de detección) de las especies, analizamos los modelos y los organizamos basados en el valor de Akaike –AIC (Burnham y Anderson, 2002). Seleccionamos las variables de detección del mejor modelo (menor AIC) y construimos las hipótesis biológicas generales para modelos de ocupación de cada especie seleccionando en este caso aquellos modelos que promedian un peso acumulado hasta el 95%. Detallamos a continuación los procedimientos.

Para los análisis se utilizó el programa R (R Core Team, 2013). Se obtuvieron los modelos de ocupación con el paquete de R *Unmarked* versión 0.12-0 (Fiske y Chandler, 2011). *Unmarked* proporciona herramientas para el análisis, ajuste y selección de modelos (Fiske y Chandler, 2011). En nuestro caso modelamos la ocupación a partir de datos de detección/no detección de las especies por medio de la función *occu* establecida a partir de MacKenzie *et al.*, (2002) para modelos de una temporada. La misma se ajusta a modelos binomiales inflados en ceros (Mackenzie *et al.*, 2006; Royle y Dorazio, 2008).

La selección de modelos fue basada en criterio de Akaike (AIC). Organizamos los modelos ajustados con la función *fitList* y los clasificamos con el método *modSel* por AIC. Incorporando todos los modelos con valores de AIC incluidos en el 95% del peso total. Posteriormente examinamos la relación

entre modelos con el método *predict*, calculando las predicciones promediadas de los modelos (Fiske y Chandler, 2011).

Sobre el modelo saturado se realizó una prueba de bondad de ajuste utilizando el paquete *AICcmodavg* (Mazerolle, 2019). Mackenzie y Bailey (2004) y Mackenzie *et al.*, (2006) sugieren utilizar el Chi cuadrado de Pearson (χ^2) para evaluar el ajuste de los modelos de una sola temporada. Además, ha sido definido como un estadístico apropiado para datos binarios (Fiske y Chandler, 2019).

Con la función *parboot* realizamos una aproximación por iteraciones (bootstrap paramétrico) para obtener un *p*-valor, donde valores mayores a 0.05 reflejan el ajuste adecuado del modelo (Fiske y Chandler, 2019). Con la función *mb.chisq* se calcula una tabla de valores observados y esperados en función de las historias de detección de las especies y el modelo de ocupación de una sola temporada utilizado. La función *mb.gof.test* integra internamente la función *parboot* (bootstrap paramétrico) y *mb.chisq* para generar un conjunto de datos simulados basados en el modelo y calcula la estadística de prueba de Mackenzie y Bailey (2004). Además, con este test obtenemos una estimación del parámetro de sobredispersión \hat{C} (c-hat) para el modelo en cuestión dividiendo el estadístico χ^2 observado por la media de las estadísticas obtenidas por simulación. Valores \hat{C} (c-hat) > a 1 indican sobredispersión (varianza > a la media) y valores muy superiores a 1 (*i.e.* > a 4) indican falta de ajuste del modelo. En la selección de modelos \hat{C} (c-hat) debe estimarse para el modelo global (denominado saturado) y aplicarse el mismo valor de \hat{C} (c-hat) a todo el conjunto de modelos. Esto se debe a que el modelo global es el modelo más complejo (con mayor número de parámetros) resultando el resto, versiones más simples de este (anidadas) (Mazerolle, 2019). Las funciones del paquete *AICcmodavg* agregan automáticamente el valor de sobredispersión \hat{C} ; 1 cuando el valor de c-hat es menor a 1 y aplican este valor a todo el conjunto de modelos. Cuando \hat{C} (c-hat) > 1, las funciones calculan criterios de información de cuasi-verosimilitud (QAICc y QAIC) al escalar log-verosimilitud del modelo por \hat{C} (c-hat). El valor de \hat{C} (c-hat) puede influir en la clasificación de los modelos. A medida que \hat{C} (c-hat) aumenta, QAIC o QAICc favorecerán a los modelos con menos parámetros.

El paquete *AICcmodavg* (Mazerolle, 2019), permite implementar la selección de modelos y la inferencia multimodelo basada en el criterio de información de Akaike (AIC, AICc, QAIC, QAICc). Incluye el diagnóstico y estadísticas para el cálculo de la bondad de ajuste de modelos obtenidos a partir del paquete *Unmarked* (Fiske y Chandler, 2011). Con la función *modavgPred* se calculan las predicciones para modelos promediados (desvíos e intervalos de confianza entre el set de modelos candidatos).

Kéry y Royle (2016) destacan en su libro "*Applied Hierarchical Modeling in Ecology*" los beneficios de la utilización del paquete *Unmarked* (Fiske y Chandler, 2011) para analizar diversos modelos jerárquicos ya que agiliza y estandariza el flujo de trabajo entre modelos. Estableciendo los pasos básicos aquí descriptos; 1) procesado y empaquetado de datos en un formato estándar de trabajo para este paquete ("*dataframe Unmarked*"), 2) la utilización de una función de ajuste que produce estimaciones de parámetros, errores estándar, AIC y otros resúmenes estadísticos, 3) análisis resumidos que incluyen

la producción de tablas de selección de modelos, análisis de bondad de ajuste (pe. utilizando bootstrapping paramétrico) y el trazado de predicciones p valores ajustados. Cada uno de estos análisis respaldados por funciones estándar, como las mencionadas con anterioridad.

Modelos de detección

La detectabilidad o probabilidad de detección se modeló en función de las variables mencionadas anteriormente (denominadas co-variables de muestra o detección- *hora del día, fecha, temperatura, precipitación en días previos y área*). Sobre estas variables a modo de resumen consideramos que, la hora del día y la fecha del relevamiento pueden afectar la detectabilidad, dependiendo de la actividad de las especies. Por ejemplo, la temperatura ambiente y las precipitaciones se han identificado como variables de gran influencia para la actividad y la detección de los anfibios (Chan-McLeod 2003; Pellet y Schmidt 2005); además, la intensidad de cada una de ellas puede variar espacialmente dentro del rango de la especie (Navas 1996; Dostine *et al.*, 2013). En el caso de la precipitación, constituye uno de los factores determinantes del inicio de las actividades reproductivas en áreas semiáridas y particularmente para las especies de este estudio (Rodrigues *et al.*, 2007; Ocock *et al.*, 2016). Finalmente, también se consideró que una mayor área de muestreo puede aumentar la complejidad del sitio estudiado pudiendo influenciar la capacidad de detección de las especies.

En la Tabla 13 se presentan las hipótesis propuestas para los modelos de detección de las especies de interés en este estudio.

Hipótesis descriptiva del modelo de detección	Modelo propuesto
Similar probabilidad de detección en todos los sitios y situaciones.	$\psi (.) p (.)$
La hora del día influye en la detectabilidad.	$\psi (.) p (\text{hora})$
La fecha de muestreo influye en la detectabilidad.	$\psi (.) p (\text{fecha})$
La temperatura ambiente condiciona la detectabilidad de las especies.	$\psi (.) p (T^\circ)$
La precipitación influye en la detectabilidad.	$\psi (.) p (\text{precipitación})$
El área del sitio influye en la detectabilidad.	$\psi (.) p (\text{área})$
La probabilidad de detección es influenciada por las condiciones ambientales de temperatura y precipitación al momento de realizar los muestreos.	$\psi (.) p (T^\circ + \text{precipitación})$
La probabilidad de detección es influenciada por la hora del muestreo y la precipitación.	$\psi (.) p (\text{hora} + \text{precipitación})$

La probabilidad de detección es influenciada por la hora del muestreo, la precipitación y el área abarcada.	$\psi (.) p$ (hora + precipitación + área)
La probabilidad de detección es influenciada por la hora de muestreo y el momento del año.	$\psi (.) p$ (hora + fecha)
La probabilidad de detección es influenciada por la hora de muestreo, el momento del año, la precipitación y el área abarcada.	$\psi (.) p$ (hora + fecha + precipitación + área)
Modelo que incorpora la totalidad de las variables	$\psi (.) p$ (hora + fecha + T° + precipitación + área)

Tabla 13: Modelos de detección para las especies seleccionadas. Ψ Probabilidad de ocupación; p : probabilidad de detección

Modelos de ocupación

Las variables de ocupación o sitio (denominadas co-variables de sitio) son aquellas que proporcionan las condiciones para el establecimiento de las especies y el desarrollo de su ciclo vital en un determinado lugar, por lo tanto, permiten predecir cómo será su ocupación. En este estudio se tomaron en cuenta 3 tipos de variables de ocupación: a) Variables regionales (temperatura y precipitación media anual), considerando que estas variables pueden determinar la aptitud o restricción del hábitat para ciertas especies; b) Variables de paisaje (cobertura del bosque en un área de 5 km alrededor del sitio reproductivo), siendo que esta variable puede tener influencia en la supervivencia de especies con requerimientos específicos (ej. especies arborícolas) (Rodrigues *et al.*, 2007), también afectar el desplazamiento de poblaciones de anfibios (Lescano *et al.*, 2015) y ofrecer estructuras complejas con mayor disponibilidad de refugios, de recursos y de oportunidades de desarrollo para las especies, en contraposición a estructuras simplificadas del espacio (Gangenova *et al.*, 2018); y c) Variables locales (vegetación acuática, profundidad del cuerpo de agua, oxígeno disuelto y pH), que pueden condicionar el éxito reproductivo y la ocupación de las especies (Lescano *et al.*, 2015), por ejemplo, los tipos de vegetación acuática podrían condicionar la ocupación, el tiempo de desarrollo de las larvas y el tipo de forma de vida que estas llevan.

Por lo expuesto, se pusieron a prueba las hipótesis descriptivas para 15 modelos de ocupación (Tabla 14). En el caso particular de la especie *Dermatonotus muelleri*, sus hábitos reproductivos (reproductor explosivo) y forma de vida dificultan el registro de la especie (Wells, 1977). En consideración, debimos reducir el número de variables de ocupación quitando del análisis la variable local “vegetación acuática” para lograr un ajuste correcto de los modelos.

Nombre	Hipótesis descriptiva del modelo	Modelo propuesto
Modelo saturado (incluye todas las variables del sitio)	Ocupación asociada a las variables regionales, del paisaje y locales del sitio de muestreo. El conjunto completo de co-variables condicionan la ocupación de la especie. Regionales, del paisaje en relación a la composición sobre los 5 km próximos, locales del sitio y año del muestreo.	Ψ (temperatura + precipitación + cob.bosque + año+ Prof. + pH + oxi + veg.acu)
Fm1	La probabilidad de ocupación está determinada por la temperatura media anual donde se ubica el sitio.	Ψ (temperatura_anual)
Fm2	La probabilidad de ocupación está determinada por las precipitaciones anuales, asociadas principalmente al eje Este-Oeste (longitud).	Ψ (precipitación_anual)
Fm3	La probabilidad de ocupación está asociada al paisaje que rodea los cuerpos de agua .	Ψ (cob.bosque)
Fm4	La probabilidad de ocupación está asociada al año en que se realizó el muestreo.	Ψ (año)
Fm5	La probabilidad de ocupación está asociada al tipo de vegetación acuática que encontramos en el cuerpo de agua.	Ψ (veg)
Fm6	La probabilidad de ocupación está asociada al pH de los cuerpos de agua.	Ψ (pH)
Fm7	La probabilidad de ocupación está asociada a la profundidad de los cuerpos de agua.	Ψ (profundidad)
Fm8	La probabilidad de ocupación está asociada al oxígeno disuelto de los cuerpos de agua.	Ψ (oxígeno)
Fm9	La probabilidad de ocupación está asociada a las variables regionales.	Ψ (temp_anual + precip_anual)
Fm10	La probabilidad de ocupación está asociada a las variables regionales y del paisaje.	Ψ (temp_anual + precip_anual + cob.bosque)
Fm11	La probabilidad de ocupación está asociada a las características físico-químicas de los cuerpos de agua.	Ψ (prof + pH + oxi)

Fm12	La probabilidad de ocupación está asociada a las variables locales de los cuerpos de agua	Ψ (veg + prof + pH + oxi)
Fm13	La probabilidad de ocupación está asociada a las variables de paisaje, fisonómicas y físico-químicas de los cuerpos de agua	Ψ (cob.bosque + veg + prof + pH + oxi)
Fm14	La probabilidad de ocupación está asociada a las 3 escalas de análisis de variables. Las locales del sitio reproductivo, del entorno (paisaje) y las regionales, sin considerar el año de muestreo.	Ψ (cob.bosque + veg + prof + pH + oxi)

Tabla 14: Modelos de ocupación para las especies seleccionadas

Resultados

Modelos de probabilidad de detección y co-variables que la influyen

La probabilidad de detección promedio de las especies estudiadas en el área de estudio puede verse en la Tabla 15. El mínimo valor de detectabilidad obtenido de los modelos fue para la especie *Leptodactylus fuscus* con un valor de 0,16; mientras el máximo valor de detectabilidad fue de 0,49 para la especie *Dendropsophus nanus*. Estos resultados indican que, una pequeña porción de la población de *L. fuscus* fue detectada cuando esta especie se encontraba activa, mientras que en *D. nanus* la detectabilidad durante la época de actividad fue mucho mayor (aprox. 50 %).

Especie	Detección promedio en el área de estudio
<i>Scinax acuminatus</i>	0,28
<i>Dendropsophus nanus</i>	0,49
<i>Phyllomedusa sauvagii</i>	0,28
<i>Pseudis platensis</i>	0,34
<i>Leptodactylus bufonius</i>	0,42
<i>Leptodactylus macrosternum</i>	0,23
<i>Leptodactylus fuscus</i>	0,16
<i>Dermatonotus muelleri</i>	0,19

Tabla 15: Detectabilidad promedio de las especies seleccionadas en el área de estudio

La Tabla 16 muestra los valores relativos de AIC de los modelos puestos a prueba y el peso acumulado del modelo ω_i .

Modelos	K	<i>S. acuminatus</i>		<i>D. nanus</i>		<i>P. sauvagii</i>		<i>P. platensis</i>		<i>L. bufonius</i>		<i>L. macrosternum</i>		<i>L. fuscus</i>		<i>D. muelleri</i>	
		AIC	ω_i	AIC	ω_i	AIC	ω_i	AIC	ω_i	AIC	ω_i	AIC	ω_i	AIC	ω_i	AIC	ω_i
Ψ (.) <i>p</i> (.)	2	136,63	0,00022	164,07	0,099	171,64	4,60E-05	181,37	0,0047	222,76	0,00118	145,83	2,00E-05	126,17	0,00042	150,19	0,0238
Ψ (.) <i>p</i>(hora)	3	132,3	0,00188	162,91	0,178	153,4	4,20E-01	179,33	0,0129	210,95	0,43478	126,66	2,90E-01	115,45	0,08892	151,71	0,0111
Ψ (.) <i>p</i> (día)	3	134,55	0,00061	165,25	0,055	173,37	1,90E-05	178,21	0,0226	224,43	0,00051	147,82	7,30E-06	128,11	0,00016	152,19	0,0088
Ψ (.) <i>p</i> (temperatura)	3	137,74	0,00012	165,89	0,04	173,22	2,10E-05	183,35	0,0017	223,01	0,00104	147,78	7,40E-06	127,03	0,00027	152,15	0,0089
Ψ (.) <i>p</i>(precipitación)	3	136,52	0,00023	166,07	0,037	173,59	1,70E-05	173,75	0,2101	224,38	0,00053	147,75	7,50E-06	124,27	0,00108	144,47	0,4159
Ψ (.) <i>p</i> (área)	3	125,27	0,06327	165,77	0,042	173,64	1,70E-05	180,7	0,0065	223,13	0,00098	140,52	2,80E-04	128,16	0,00015	150,28	0,0228
Ψ (.) <i>p</i> (temp + prec)	4	137,06	0,00017	167,89	0,015	174,96	8,70E-06	175,3	0,0966	223,87	0,00068	149,71	2,80E-06	125,98	0,00046	146,27	0,1688
Ψ (.) <i>p</i>(hora + prec)	4	132,15	0,00203	164,09	0,098	155,39	1,60E-01	173,91	0,1942	212,75	0,17689	128,14	1,40E-01	111,79	0,55539	146,38	0,1601
Ψ (.) <i>p</i>(hora + día)	4	131,31	0,00309	161,96	0,284	154,06	3,00E-01	178,53	0,0192	212,94	0,16113	128,26	1,30E-01	116,9	0,043	153,65	0,0042
Ψ (.) <i>p</i>(hora + prec + área)	5	121,47	0,42213	165,88	0,04	157,38	5,70E-02	174,26	0,163	213,53	0,11943	127,54	1,80E-01	113,79	0,20436	147,26	0,1033
Ψ (.) <i>p</i> (hora + día + prec + área)	6	123,22	0,17622	164,61	0,076	157,8	4,70E-02	174,26	0,1626	215,53	0,04399	127,91	1,50E-01	115,78	0,07543	148,62	0,0522
Ψ (.) <i>p</i> (hora + día + temp + prec + área)	7	121,97	0,33003	166,12	0,036	159,57	1,90E-02	175,12	0,1057	214,95	0,05885	128,55	1,10E-01	117,6	0,03036	150,54	0,02

Tabla 16: Modelos de detección y co-variables. En negrita y subrayado se indica el modelo seleccionado para cada especie

En la Tabla 17 se presenta el modelo de detección más parsimonioso obtenido para cada una de las especies.

Especie	Modelo más parsimonioso	Variables que se asocian a la detección
<i>Scinax acuminatus</i>	$\Psi (.) p(\text{hora} + \text{prec} + \text{área})$	<ul style="list-style-type: none"> • Hora del muestreo • Precipitaciones • Área del cuerpo de agua
<i>Dendropsophus nanus</i>	$\Psi (.) p(\text{hora} + \text{día})$	<ul style="list-style-type: none"> • Hora y día del muestreo
<i>Phyllomedusa sauvagii</i>	$\Psi (.) p(\text{hora})$	<ul style="list-style-type: none"> • Hora del muestreo
<i>Pseudis platensis</i>	$\Psi (.) p(\text{prec})$	<ul style="list-style-type: none"> • Precipitaciones
<i>Leptodactylus bufonius</i>	$\Psi (.) p(\text{hora})$	<ul style="list-style-type: none"> • Hora del muestreo
<i>Leptodactylus macrosternum</i>	$\Psi (.) p(\text{hora})$	<ul style="list-style-type: none"> • Hora del muestreo
<i>Leptodactylus fuscus</i>	$\Psi (.) p(\text{hora} + \text{prec})$	<ul style="list-style-type: none"> • Hora del muestreo • Precipitaciones
<i>Dermatonotus muelleri</i>	$\Psi (.) p(\text{prec})$	<ul style="list-style-type: none"> • Precipitaciones

Tabla 17: Modelos de detección y sus co-variables asociadas por especie

Dentro de las co-variables que inciden en la probabilidad de detección de las especies analizadas encontramos que hora del día estuvo incluida en los modelos más parsimoniosos, por lo que podría considerarse como una de las co-variables más importantes en la detectabilidad de 6 de las 8 especies. Esta variable es la que mejor explica en organismos de hábitos crepusculares/nocturnos, como las especies *L. bufonius*, *L. macrosternum* y *P. sauvagii*, donde aparece como la única variable que afecta su detectabilidad. En el resto de las especies, además, aparecen otras co-variables (basadas en los valores de AIC y el peso del modelo ω_i ; Tabla 17) como las precipitaciones en días previos (*L. fuscus*) y el área del cuerpo de agua (*S. acuminatus*). En el caso de *D. nanus* a la hora del día se le suma el día juliano (momento de la temporada reproductiva en el que se realizaron los muestreos) como factor de influencia. Por otro lado, la probabilidad de detección de las especies *P. platensis* y *D. muelleri* estuvo principalmente condicionada a las precipitaciones previas al momento del muestreo.

En la Tabla 18 se presentan los resultados obtenidos para los modelos de ocupación de las especies seleccionadas. Dentro de la familia Hylidae y Phyllomedusidae, donde encontramos formas de vida arborícolas y acuáticas, las especies *S. acuminatus* y *D. nanus* muestran al modelo saturado como el modelo más parsimonioso, incluyendo las variables locales, del paisaje, regionales y el año. En el caso de *P. platensis* y *P. sauvagii* el modelo más parsimonioso se relaciona con las variables locales, del paisaje y regionales, independientemente del año.

Por otro lado, la familia Leptodactylidae, compuesta por especies terrestres, exhibe como modelo más parsimonioso a aquel que incluye las variables regionales de temperatura y precipitación media anual y en el caso de *L. bufonius* incluye además la variable cobertura del bosque.

Por último, la familia Microhylidae, con el representante cavador/fosorial, *D. muelleri*, exhibe como modelo más parsimonioso al modelo que incluye las variables locales vinculadas al sitio puntual de muestreo (profundidad, pH y oxígeno disuelto).

El peso de los modelos más parsimoniosos exhibe valores bajos de 0,36 en el caso de la especie *L. macrosternum* (modelo regional-variable: temperatura media anual) y valores altos de 0,92 y 0,83 en las especies *P. platensis* y *P. sauvagii* respectivamente (modelo con variables de las 3 escalas).

Burnham y Anderson (2002), sugieren que es conveniente contener valores próximos al 95 % del peso en un único modelo para cada especie, para lo cual se realizó el promediado de modelos ponderados dentro de este porcentaje de peso acumulado.

Independientemente del peso es importante, además, conocer el ajuste del modelo saturado (con todas las variables) como medida del grado de confianza de lo modelado. Esto se calcula por medio del estimador \hat{C} (denominado c-hat o c estimado), siguiendo la lógica que el modelo saturado o global es, en teoría, el modelo que mejor se ajusta, porque todos los demás modelos son casos especiales del modelo global o saturado (Burnham, y Anderson, 2002). Si existe un problema de sobredispersión de los datos la bondad de ajuste del modelo excederá en promedio sus grados de libertad obteniendo un valor de p pequeño. Por lo tanto, valores del estimador \hat{c} significativamente mayores a 1 y p valores menores a 0,10 mostrarían una sobre dispersión de los datos o una estructura inadecuada del modelo.

En nuestro estudio el ajuste de los modelos saturados de las especies seleccionadas fue bueno, mostrando valores del estimador \hat{C} (c-hat) próximos a 1 y valores " p " mayores a 0,10 (Tabla 18).

Tabla 18: Modelos de ocupación de las especies seleccionadas. En negrita y subrayado se muestran los modelos seleccionados para el análisis de modelos promedios. ω_i (ac): Peso acumulado. N/A: No aplica para la especie al no utilizar la variable veg.acu en el cálculo de los modelos. N/C: el modelo propuesto no converge * *Dermatonotus muelleri* no incluye la variable vegetación acuática.

Modelo de Ocupación	<i>Scinax acuminatus</i>		<i>Dendropsophus nanus</i>		<i>Phyllomedusa sauvagii</i>		<i>Pseudis platensis</i>		<i>Leptodactylus bufonius</i>		<i>Leptodactylus macrosternum</i>		<i>Leptodactylus fuscus</i>		<i>*Dermatonotus muelleri</i>	
	AIC	ω_i (ac)	AIC	ω_i (ac)	AIC	ω_i (ac)	AIC	ω_i (ac)	AIC	ω_i (ac)	AIC	ω_i (ac)	AIC	ω_i (ac)	AIC	ω_i (ac)
Ψ (temp anual)	112,66	0,99	163,55	1	154,53	1	171,16	1	209,40	1	123,47	<u>0,36</u>	112,94	<u>0,88</u>	141,94	<u>0,95</u>
Ψ (precip anual)	123,15	1	146,44	1	151,89	1	174,38	1	192,17	<u>0,97</u>	128,06	<u>0,87</u>	108,68	<u>0,60</u>	141,52	<u>0,93</u>
Ψ (cob.bosque)	122,49	1	159,23	1	150,42	1	175,51	1	206,21	1	128,60	<u>0,97</u>	113,44	<u>0,90</u>	142,65	0,97
Ψ (año de muestreo)	123,23	1	157,61	1	157,03	1	176,89	1	214,32	1	126,31	<u>0,80</u>	114,13	0,98	144,85	0,99
Ψ (vegetación acuática)	118,68	1	140,89	0,99	153,01	1	156,00	0,99	206,31	1	125,82	<u>0,61</u>	110,03	<u>0,86</u>	N/A	N/A
Ψ (pH)	118,92	1	162,09	1	153,99	1	173,75	1	210,78	1	128,11	<u>0,91</u>	113,52	<u>0,92</u>	145,43	1
Ψ (profundidad)	123,28	1	160,89	1	155,38	1	171,25	1	212,69	1	127,98	<u>0,83</u>	113,60	<u>0,94</u>	145,53	1
Ψ (oxígeno disuelto)	119,75	1	163,50	1	155,34	1	174,46	1	207,34	1	128,14	<u>0,94</u>	113,65	0,96	N/C	N/C
Ψ (temp anual + precip anual)	106,61	<u>0,63</u>	135,40	<u>0,69</u>	146,58	1	155,21	<u>0,97</u>	190,30	<u>0,94</u>	125,44	<u>0,50</u>	107,46	<u>0,39</u>	142,68	0,98
Ψ (temp anual + precip anual + bosque)	107,76	<u>0,98</u>	137,37	<u>0,97</u>	141,02	1	157,09	1	185,29	<u>0,87</u>	126,04	<u>0,71</u>	109,45	<u>0,75</u>	144,13	0,99
Ψ (Prof+ pH + oxígeno disuelto)	121,47	1	161,45	1	157,88	1	173,23	1	206,50	1	131,63	0,99	114,11	0,97	136,14	<u>0,37</u>
Ψ (veg.acu + Prof +pH + oxígeno disuelto)	114,32	1	145,47	1	156,56	1	158,86	1	197,13	1	131,32	0,99	115,65	0,99	N/A	N/A
Ψ (veg.acu + Prof +pH + oxígeno disuelto)	116,17	1	143,57	1	148,25	1	155,29	0,98	203,82	1	132,13	1	116,99	1	137,18	<u>0,91</u>
Ψ (temp anual + precip anual + bosque + Prof + pH + oxígeno disuelto + veg.acu)	107,08	<u>0,83</u>	136,50	<u>0,86</u>	131,08	<u>0,83</u>	146,67	<u>0,92</u>	192,31	0,99	133,32	1	116,23	1	N/C	N/C

Modelo Saturado	105,89	<u>0,37</u>	134,92	<u>0,38</u>	134,30	<u>0,99</u>	153,18	<u>0,96</u>	196,16	1	130,73	0,98	119,49	1	136,47	<u>0,69</u>
<i>Ψ (temp anual + precip anual + bosque + año+ Prof + pH + oxígeno disuelto + veg.acu)</i>																
C-hat y p-valor por especie	0,70	0,71	1,64	0,12	0,93	0,39	0,96	0,44	1,37	0,15	1,00	0,41	1,14	0,26	0,68	0,75

Año de muestreo

El año de muestreo forma parte de la predicción de ocupación en seis de las ocho especies analizadas (Tabla 19). En el caso de los hílidos *Scinax acuminatus* y *Dendropsophus nanus* aumenta la ocupación estimada hacia el tercer año de muestreo, mientras la especie de leptodactílido *Leptodactylus macrosternum* disminuye en igual período. Por otro lado, *Dermatonotus muelleri*, *Pseudis platensis* y *Phyllomedusa sauvagii* mantienen una alta ocupación a través de los años de muestreo, con un leve aumento hacia el final del periodo de estudio (Fig. 23).

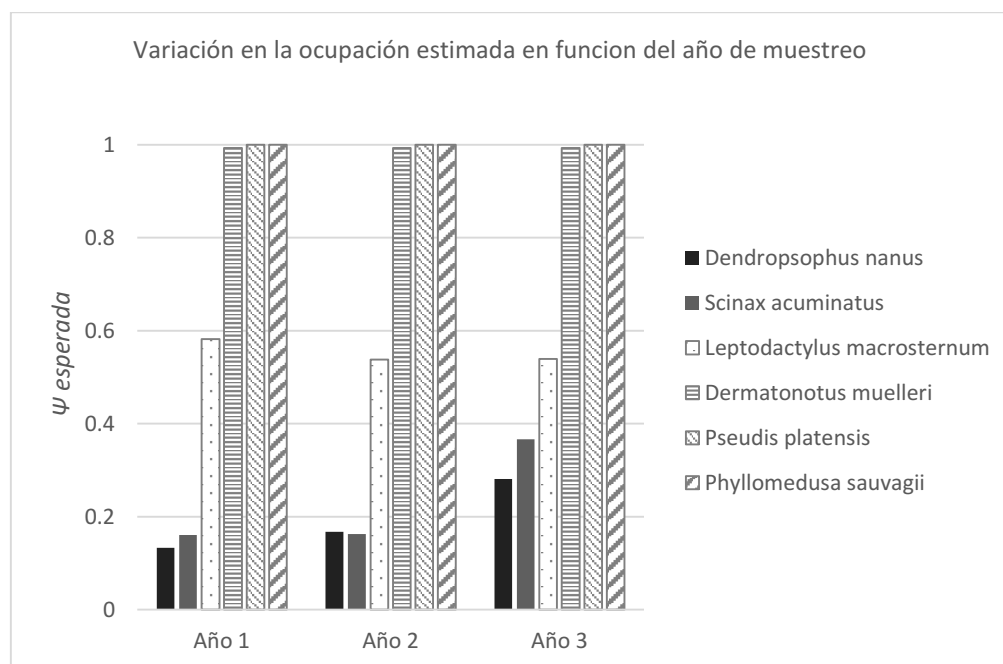


Figura 23: Variación en la ocupación estimada de las especies en función del año de muestreo

Especie	Año 1	Año 2	Año 3
<i>Scinax acuminatus</i>	0,16	0,16	0,37
<i>Dendropsophus nanus</i>	0,13	0,17	0,28
<i>Pseudis platensis</i>	0,99	1	1
<i>Phyllomedusa sauvagii</i>	1	1	1
<i>Leptodactylus macrosternum</i>	0,58	0,54	0,54
<i>Dermatonotus muelleri</i>	0,99	0,99	0,99

Tabla 19: Ocupación estimada de las especies por año

A continuación, se presentan los resultados por familia

Familia Hylidae

Grupo de especies trepadoras (arborícolas del gradiente terrestre - árbol) y acuáticas. Incluyen las especies *Scinax acuminatus*, *Dendropsophus nanus* y *Pseudis Platensis*



Scinax acuminatus (Cope, 1862)

Cuatro modelos promediados representan el 0,98 (98%) del peso total en esta especie e incluyen tanto variables regionales, como de paisaje y locales. Las variables que mejor explican la ocupación de sitios por *S. acuminatus* corresponden a temperatura y precipitación media anual (regionales), cobertura de bosque (variable del paisaje) y sitio reproductivo, profundidad, pH, oxígeno disuelto y vegetación acuática (variables locales) (Tabla 20).

Modelos promedio	K	AIC	ω_i (ac)
Ψ (temp anual + precip anual + bosque + año + prof + pH + oxi + veg.acu) p (hora + prec + área) <i>Modelo saturado</i>	14	105,89	0,37
Ψ (temp anual + precip anual) p (hora + prec + área)	7	106,61	0,63
Ψ (temp anual + precip anual + bosque + prof + pH + oxi + veg.acu) p (hora + prec + área)	12	107,08	0,83
Ψ (temp anual + precip anual + bosque) p (hora + prec + área)	8	107,76	0,98

Tabla 20: Promediado de modelos de ocupación para *S. acuminatus*. En negrita se indican las co-variables de ocupación. K: número de parámetros incluidos en el modelo; AIC: Criterio de Información de Akaike; ω_i (ac): Peso Akaike acumulado de los modelos



Dendropsophus nanus (Boulenger, 1889)

Al igual que en el caso anterior las mismas co-variables (regionales: temperatura y precipitación media anual; del paisaje: cobertura de bosque; y locales: sitio reproductivo, profundidad, pH, oxígeno disuelto y vegetación acuática) son las que mejor explican los sitios de ocupación en esta

especie trepadora, también a través de 4 modelos promediados que explican el 0,97 del peso total (Tabla 21).

Modelos promedio	K	AIC	ω_i (ac)
Ψ (temp anual + precip anual + bosque + año + prof + pH + oxi + veg.acu) p (hora + día) Modelo saturado	13	134,92	0,38
Ψ (temp anual + precip anual) p (hora + día)	6	135,40	0,69
Ψ (temp anual + precip anual + bosque + año + prof + pH + oxi + veg.acu) p (hora + día)	11	136,50	0,86
Ψ (temp anual + precip anual + bosque) p (hora + día)	7	137,37	0,97

Tabla 21: Promediado de modelos de ocupación para *D. nanus*. En negrita se indican las co-variables de ocupación. K: número de parámetros incluidos en el modelo; AIC: Criterio de Información de Akaike; ω_i (ac): Peso Akaike acumulado de los modelos



Pseudis platensis - Gallardo, 1961

Dos modelos promediados representan para esta especie acuática un peso total de 0,96 (96 %). Se incluyen en ellos todas las variables en análisis que representan diferentes escalas, regional incluyendo temperatura y precipitación media anual, de paisaje representada por la cobertura de bosque y locales del sitio, incorporando profundidad, pH, oxígeno disuelto y vegetación acuática (Tabla 22)

Modelos promedio	K	AIC	ω_i (ac)
Ψ (temp anual + precip anual + bosque + año + prof + pH + oxi + veg.acu) p (prec)	10	146,67	0,92
Ψ (temp anual + precip anual + bosque + año + prof + pH + oxi + veg.acu) p (prec) Modelo saturado	12	153,18	0,96

Tabla 22: Promediado de modelos de ocupación para *P. platensis*. En negrita se indican las co-variables de ocupación. K: número de parámetros incluidos en el modelo; AIC: Criterio de Información de Akaike; ω_i (ac): Peso Akaike acumulado de los modelos

Observamos que tanto la temperatura como la precipitación media anual tienen una relación positiva respecto a la predicción de ocupación de todas las especies de la familia hylidae (Fig. 24 y 25). Temperaturas medias por sobre los 21,4 °C promueven un crecimiento exponencial de la ocupación,

como se observa en la especie acuática *P. platensis* y valores cercanos a 22 °C promueven un ascenso sostenido en la ocupación de las especies arborícolas *S. acuminatus* y *D. nanus*.

Por otra parte, las formas arborícolas *S. acuminatus* y *D. nanus* muestran un comportamiento similar en el gradiente de precipitaciones. Valores superiores a 780 mm promueven un crecimiento exponencial de la ocupación alcanzando valores próximos a 1 en sitios con precipitaciones mayores a 900 mm, mientras que la especie más acuática, *P. platensis*, presenta un abrupto aumento en la ocupación de sitios a precipitaciones de 680 mm (Fig. 25).

La cobertura de bosque marca una fuerte influencia en la ocupación de *P. platensis*; valores por encima de 60 % predicen una alta ocupación para esta especie. En el caso de *S. acuminatus* y *D. nanus* el aumento en la cobertura de bosque predice un descenso en la ocupación (Fig. 26).

En cuando a las variables locales, la familia hylidae muestra un incremento de la ocupación cuando los sitios presentan aguas con pH más bien alcalino (Fig. 28). El gradiente de oxígeno disuelto medido en este estudio no parece influenciar la alta ocupación registrada por *P. platensis*. Un aumento en los sitios ocupados por *S. acuminatus* parece tener relación a valores de oxígeno disuelto mayores a 3,5 mg/l (Fig. 29). En cuanto a la vegetación acuática las 3 especies de hílidos tienen una relación positiva entre el aumento de la complejidad de la vegetación y la ocupación estimada (Fig. 30).

A continuación se grafican las principales variables que describen el cambio en la ocupación para estas especies.

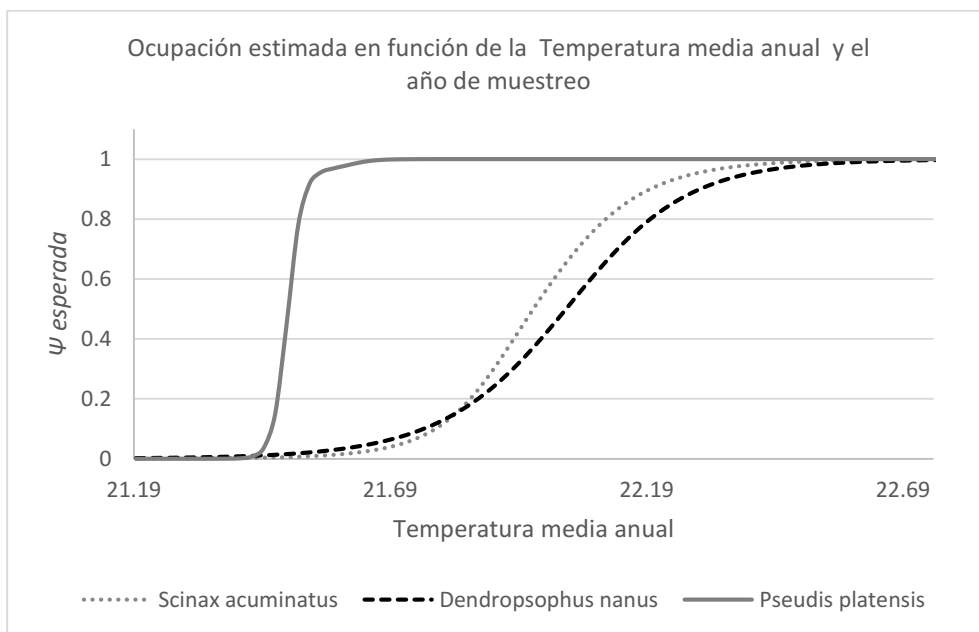


Figura 24: Predicción de ocupación en función de la temperatura media anual

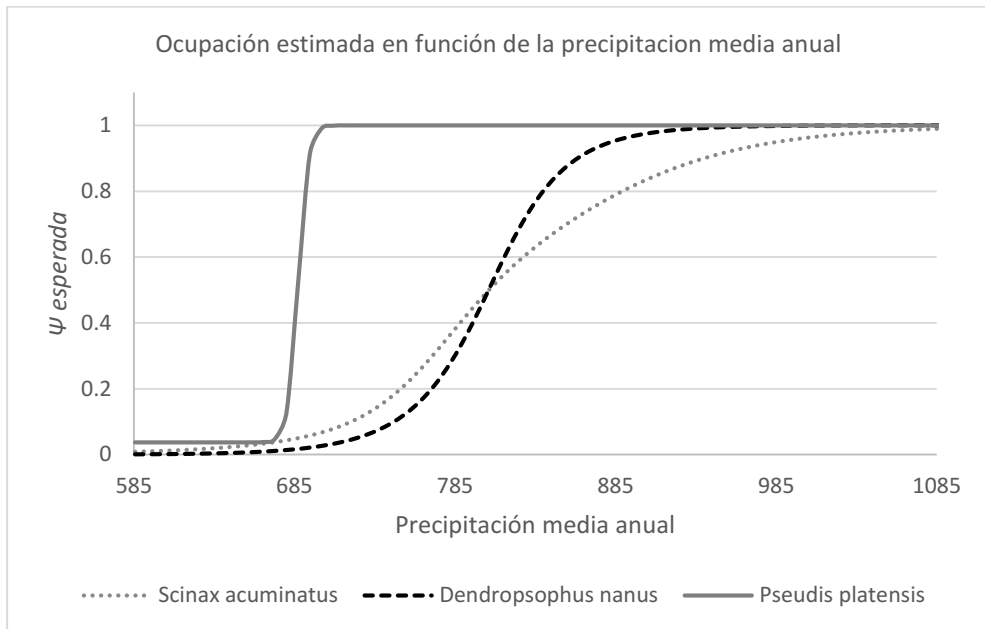


Figura 25: Predicción de ocupación en función de la precipitación media anual

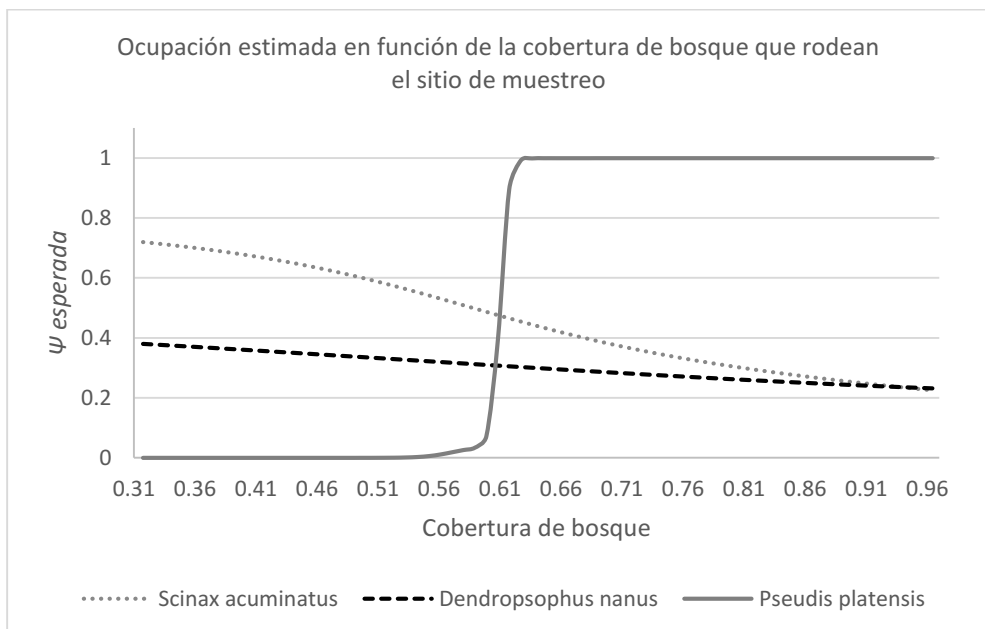


Figura 26: Predicción de ocupación en función de la cobertura de bosque que rodea los cuerpos de agua

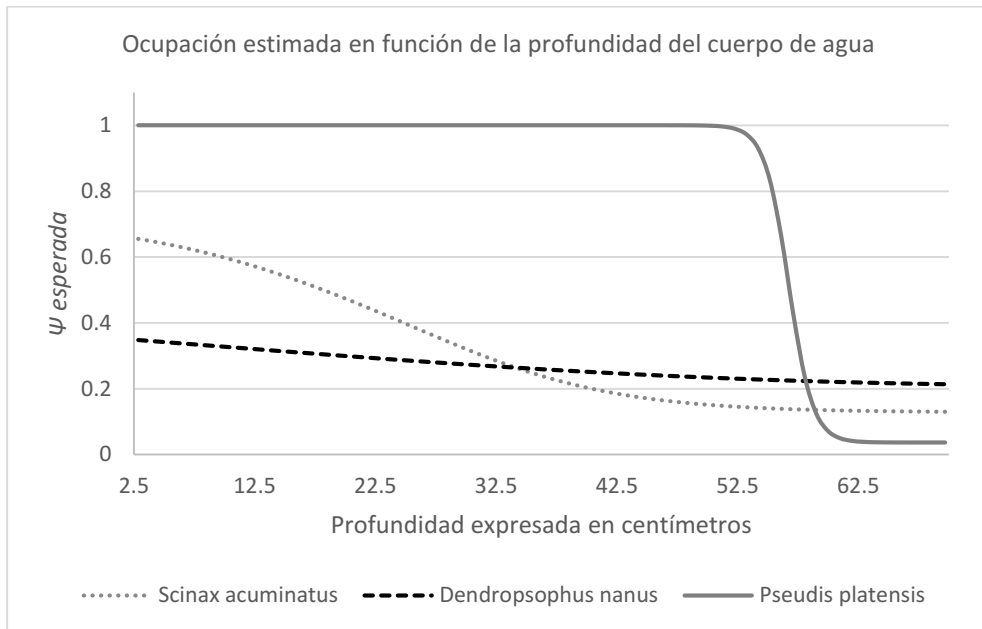


Figura 27: Predicción de ocupación en función de la profundidad de los cuerpos de agua

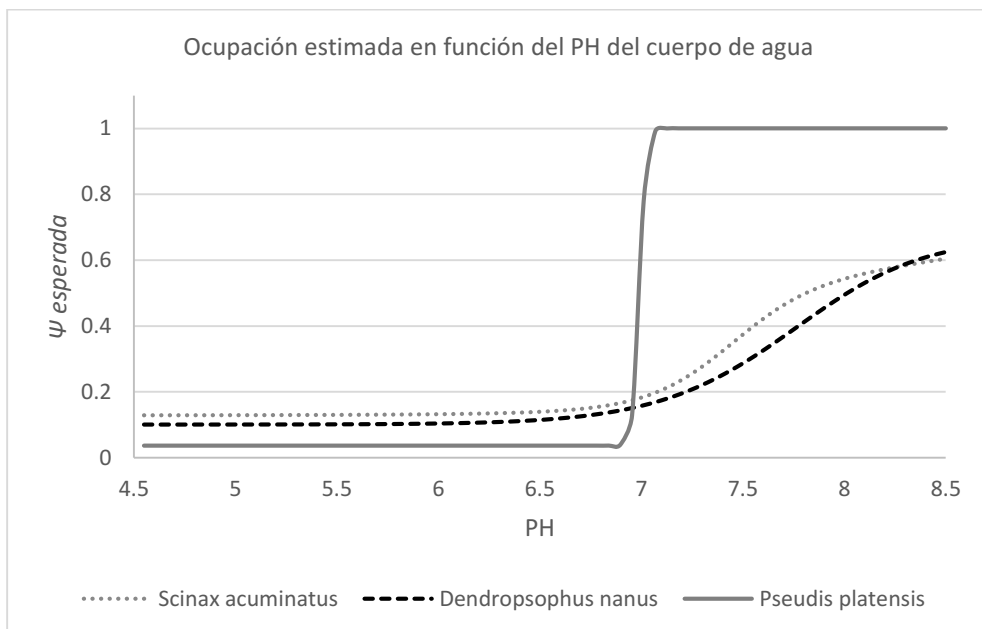


Figura 28: Predicción de ocupación en función del pH de los cuerpos de agua

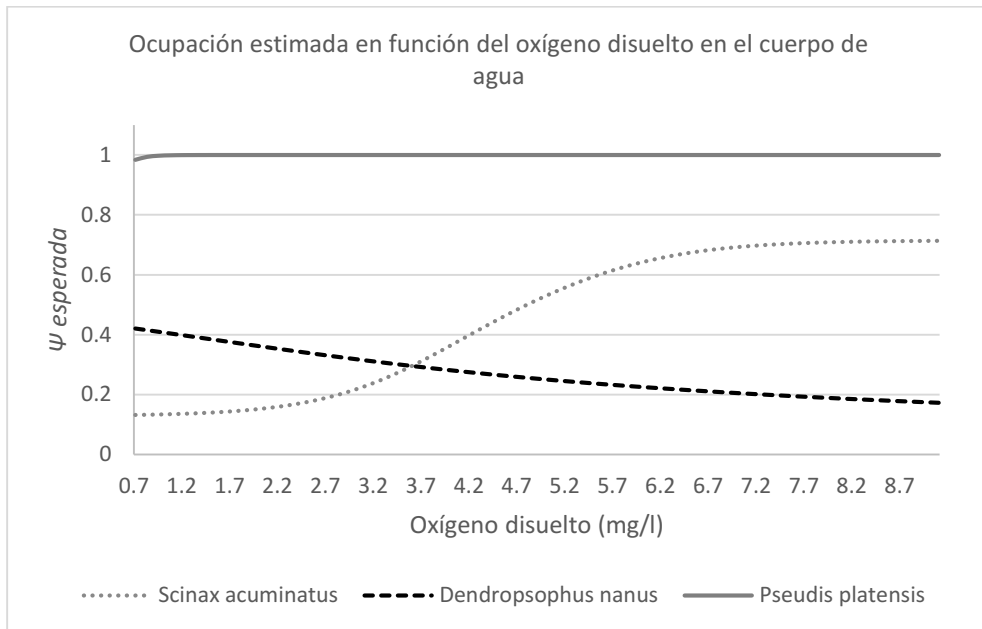


Figura 29: Predicción de ocupación en función del oxígeno disuelto en los cuerpos de agua

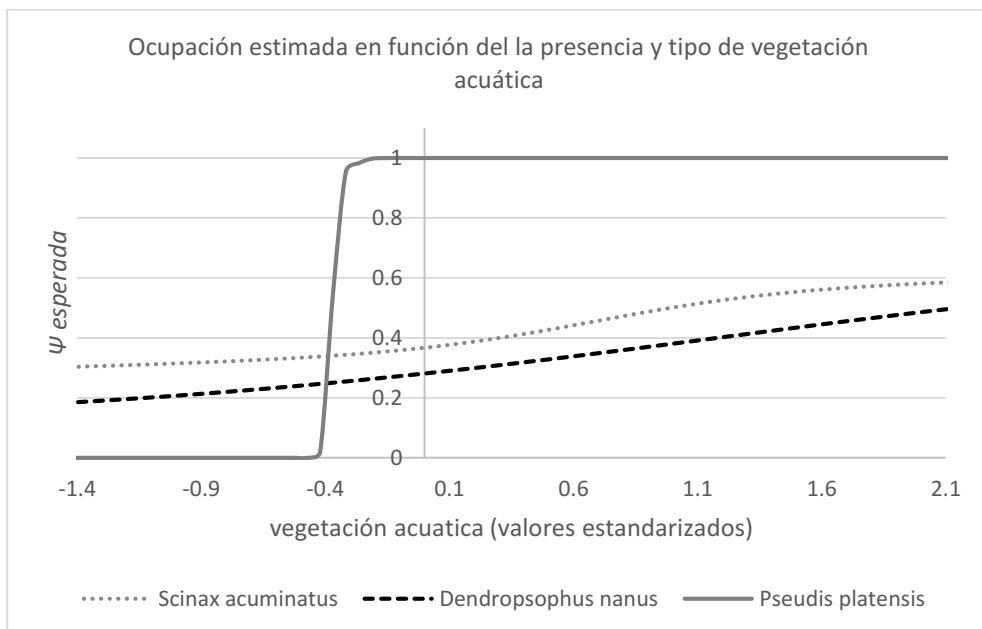


Figura 30: Predicción de ocupación en función de la vegetación acuática

Familia Phyllomedusidae



Phyllomedusa sauvagii - Boulenger, 1882

Dos modelos reúnen el 0,99 (99%) del peso total (Tabla 23). El modelo más pasimonioso para esta especie incluye las variables representadas en las 3 escalas de análisis. Las locales del cuerpo de agua (profundidad, pH, oxígeno disuelto y vegetación acuática), las del entorno (cobertura del bosque) y las regionales (temperatura y precipitación media anual). Se incluye el año en el modelo saturado.

Modelos promedio	K	AIC	ω_i (ac)
Ψ (temp anual + precip anual + bosque + prof + pH + oxi + veg.acu) ρ (hora)	10	131,08	0,83
Ψ (temp anual + precip anual + bosque + año + prof + pH + oxi + veg.acu) ρ (hora) Modelo saturado	12	134,30	0,99

Tabla 23: Promediado de modelos de ocupación para *P. sauvagii*. En negrita se indican las co-variables de ocupación. K: número de parámetros incluidos en el modelo; AIC: Criterio de Información de Akaike; ω_i (ac): Peso Akaike acumulado de los modelos

A continuación se grafican las principales variables que describen el cambio en la ocupación para esta especie. En el caso de las variables locales pH, oxígeno disuelto y vegetación acuática, al presentar valores de ocupación próximos a 1 y con mínimas variaciones, no fueron graficados.

Observamos, para esta especie arborícola, una ocupación alta a valores de temperatura media anual menores a 22,4 °C; por encima de estos valores la predicción de ocupación para esta especie se ve afectada negativamente (Fig. 31).

Por otro lado, *P. sauvagii* disminuye abruptamente su ocupación en sitios con precipitación anual por encima de los 900 mm (Fig. 32).

En cuanto al porcentaje de cobertura de bosque que rodea los sitios reproductivos (Fig. 33), observamos que aquellos sitios con coberturas superiores al 40 % fomentan un rápido incremento en la ocupación predicha por los modelos para esta especie arborícola.

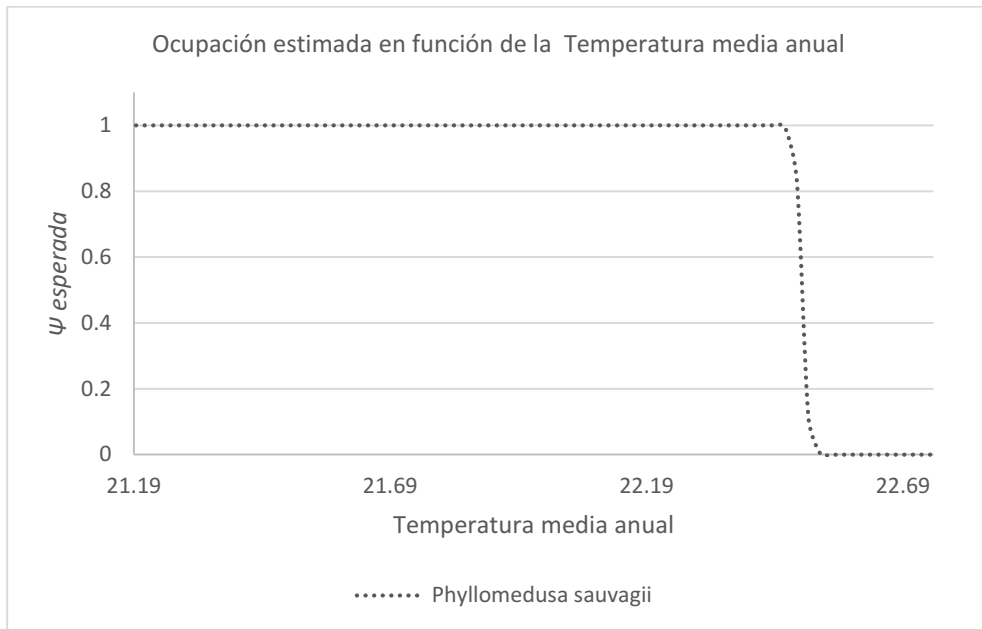


Figura 31: Predicción de ocupación en función de la temperatura media anual

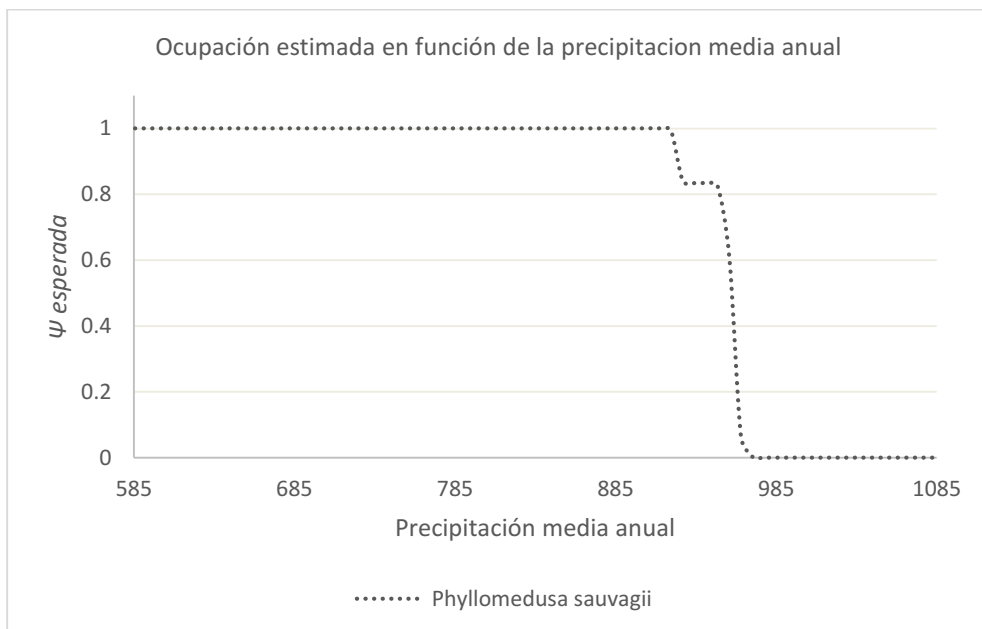


Figura 32: Predicción de ocupación en función de la precipitación media anual

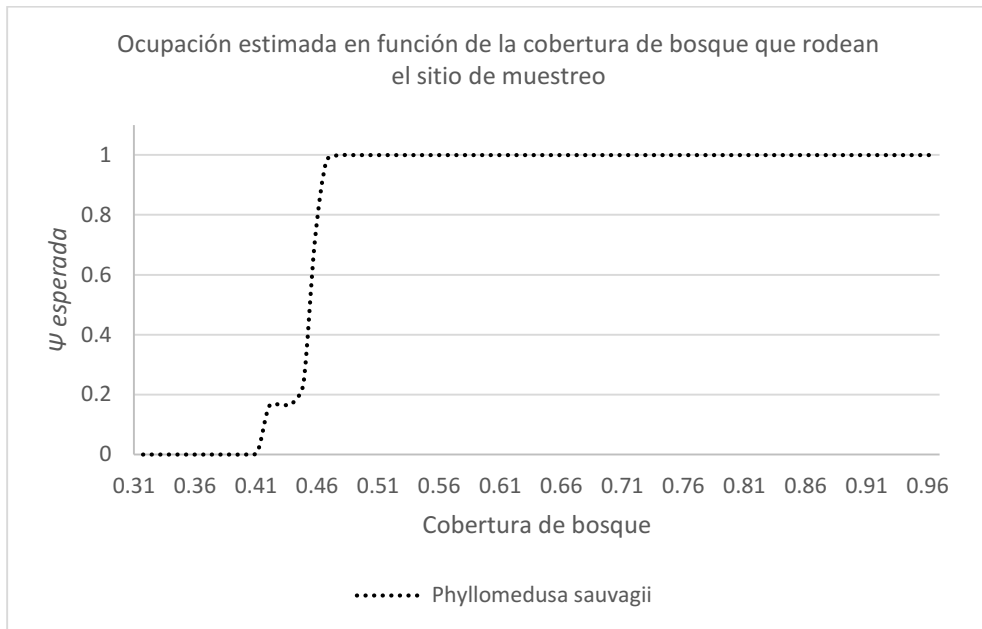


Figura 33: Predicción de ocupación en función de la cobertura de bosque que rodea los cuerpos de agua

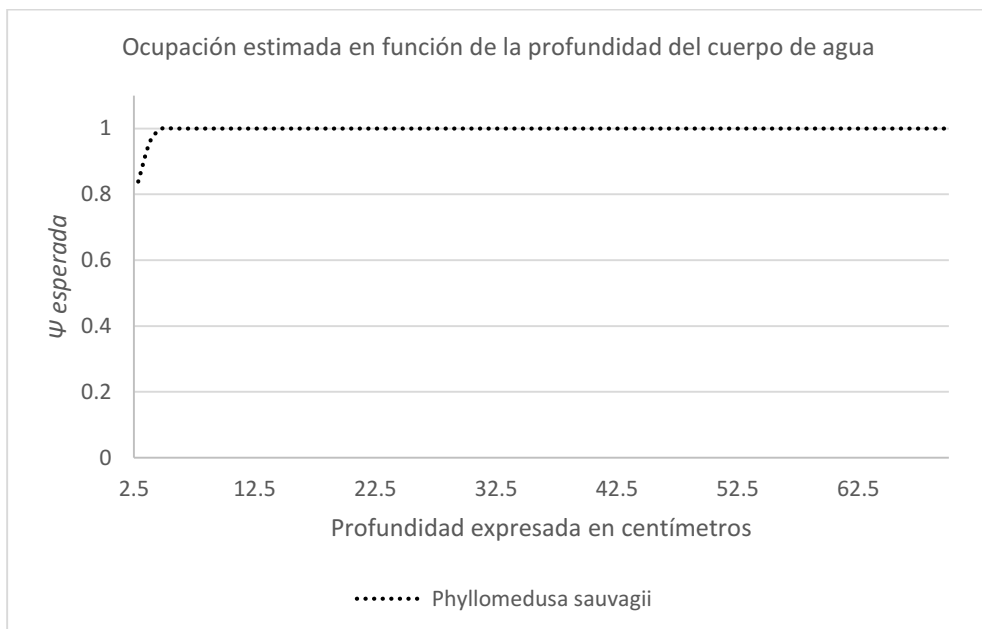


Figura 34: Predicción de ocupación en función de la profundidad de los cuerpos de agua

Familia Leptodactylidae



Leptodactylus bufonius - Boulenger, 1894

Tres modelos promedian el 0,97 del peso global de los modelos de ocupación estimados de esta especie e incluyen las variables regionales, temperatura y precipitación media anual y la variable del paisaje, cobertura del bosque (Tabla 24).

Modelos promedio	K	AIC	ω_i (ac)
Ψ (temp anual + precip anual + bosque) p (hora)	6	185,29	0,87
Ψ (temp anual + precip anual) p (hora)	5	190,30	0,94
Ψ (precip anual) p (hora)	4	192,17	0,97

Tabla 24: Promediado de modelos de ocupación para *L. bufonius*. En negrita se indican las co-variables de ocupación. K: número de parámetros incluidos en el modelo; AIC: Criterio de Información de Akaike; ω_i (ac): Peso Akaike acumulado de los modelos



Leptodactylus macrosternum Miranda-Ribeiro, 1926

Nueve modelos de ocupación representan el 0,94 (94%) del peso global en *L. macrosternum*. El modelo más parsimonioso incluye solamente la variable regional temperatura media anual, posteriormente se adicionan la precipitación media anual, la vegetación acuática, la cobertura del bosque, el año de muestreo, la profundidad del cuerpo de agua, el pH y el oxígeno disuelto (Tabla 25).

Modelos promedio	K	AIC	ω_i (ac)
Ψ (temp_anual) p (hora)	4	123,47	0,36
Ψ (temp_anual + precip_anual) p (hora)	5	125,44	0,50
Ψ (veg.acu) p (hora)	4	125,82	0,61
Ψ (temp_anual + precip_anual + bosque) p (hora)	6	126,04	0,71
Ψ (año de muestreo) p (hora)	5	126,31	0,80
Ψ (Profundidad) p (hora)	4	127,98	0,83
Ψ (precip_anual) p (hora)	4	128,06	0,87
Ψ (pH) p (hora)	4	128,11	0,91
Ψ (oxígeno disuelto) p (hora)	4	128,14	0,94

Tabla 25: Promediado de modelos de ocupación para *L. macrosternum*. En negrita se indican las co-variables de ocupación. K: número de parámetros incluidos en el modelo; AIC: Criterio de Información de Akaike; ω_i (ac): Peso Akaike acumulado de los modelos



Leptodactylus fuscus (Schneider, 1799)

Ocho modelos representan el 0,94 (94%) del peso global promediado. El modelo más parsimonioso incluye las co-variables regionales, temperatura y precipitación media anual. El resto del conjunto de modelos que mejor explican la ocupación de esta especie incluyen variables del entorno como cobertura del bosque y variables locales como vegetación acuática, pH y profundidad (Tabla 26).

Modelos promedio	K	AIC	ω_i (ac)
Ψ (<i>temp_anual</i> + <i>precip_anual</i>) p (<i>hora</i> + <i>prec</i>)	6	107,46	0,39
Ψ (<i>precip_anual</i>) p (<i>hora</i> + <i>prec</i>)	5	108,68	0,60
Ψ (<i>temp_anual</i> + <i>precip_anual</i> + <i>bosque</i>) p (<i>hora</i> + <i>prec</i>)	7	109,45	0,75
Ψ (<i>veg.acu</i>) p (<i>hora</i> + <i>prec</i>)	5	110,03	0,86
Ψ (<i>temp_anual</i>) p (<i>hora</i> + <i>prec</i>)	5	112,94	0,88
Ψ (<i>bosque</i>) p (<i>hora</i> + <i>prec</i>)	5	113,44	0,90
Ψ (<i>pH</i>) p (<i>hora</i> + <i>prec</i>)	5	113,52	0,92
Ψ (<i>Profundidad</i>) p (<i>hora</i> + <i>prec</i>)	5	113,60	0,94

Tabla 26 Promediado de modelos de ocupación para *L. fuscus*. En negrita se indican las co-variables de ocupación. K: número de parámetros incluidos en el modelo; AIC: Criterio de Información de Akaike; ω_i (ac): Peso Akaike acumulado de los modelos

En particular, se puede observar en las especies terrestres del grupo cavícola de la familia Leptodactylidae (*L. bufonius* y *L. fuscus*) una relación negativa de la predicción de ocupación respecto de la temperatura y precipitación media anual. Temperaturas por encima de los 22 °C muestran una disminución de la ocupación esperada para estas especies (Fig. 35).

En cuanto a las precipitaciones, valores por encima de los 700 mm para *L. fuscus* y 785 mm para *L. bufonius* muestran una disminución en la ocupación de estas especies. Sin embargo, el rango de precipitaciones parece no influir en la ocupación esperada para la especie *L. macrosternum*, no así la temperatura, donde un aumento de la misma favorece la ocupación (Fig. 35 y 36).

De las variables locales medidas solo en el caso de *L. bufonius* observamos una relación negativa con la cobertura de bosque, donde valores superiores al 80 % de cobertura de bosque muestran una disminución de la predicción de ocupación para esta especie (Fig. 37). En el caso las especies *L. fuscus* y *L. macrosternum* se observa que la cobertura vegetal y las variables locales (profundidad, pH, vegetación acuática y oxígeno disuelto) no parecen influir en la predicción de ocupación esperada (Fig. 38, 39, 40 y 41).

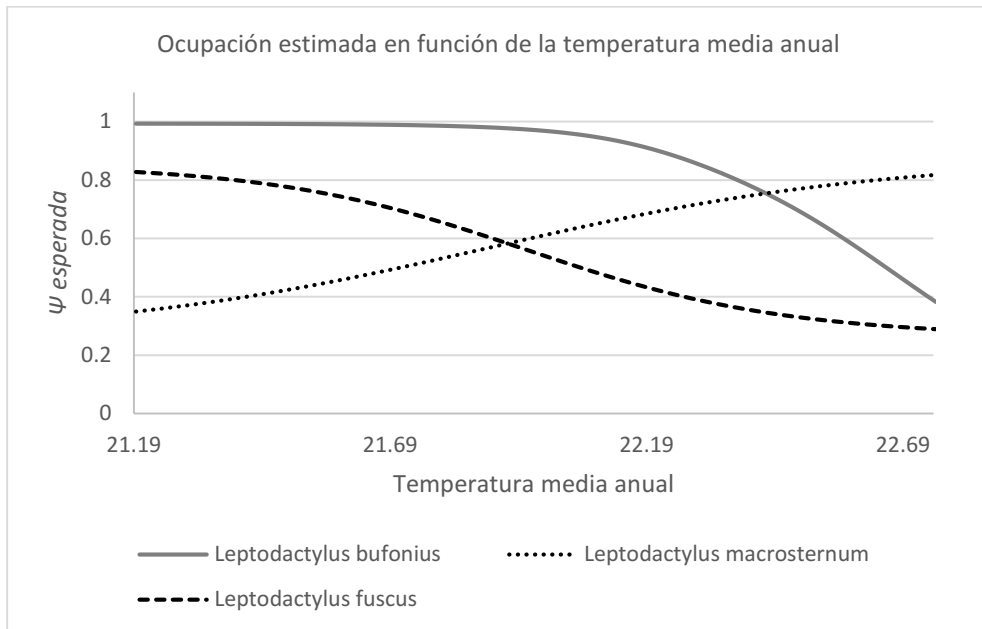


Figura 35: Predicción de ocupación en función de la temperatura media anual

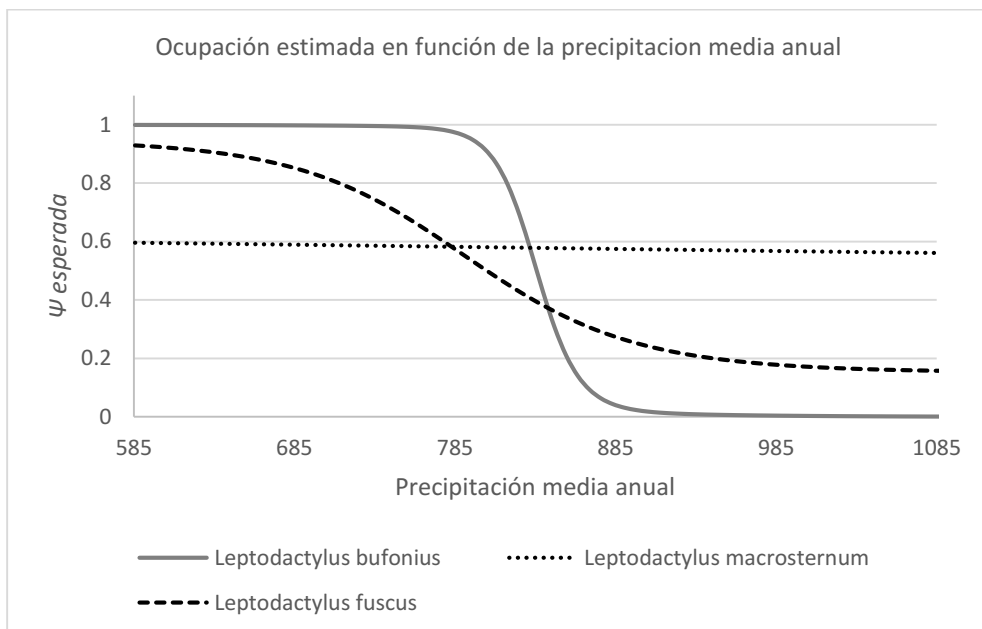


Figura 36: Predicción de ocupación en función de la precipitación media anual

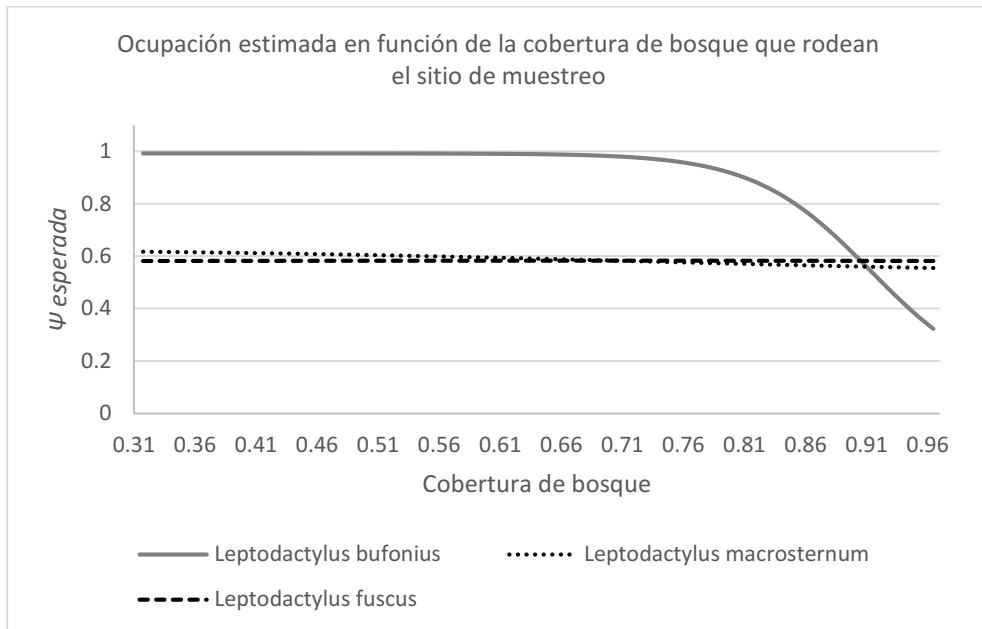


Figura 37: Predicción de ocupación en función de la cobertura de bosque que rodea los cuerpos de agua

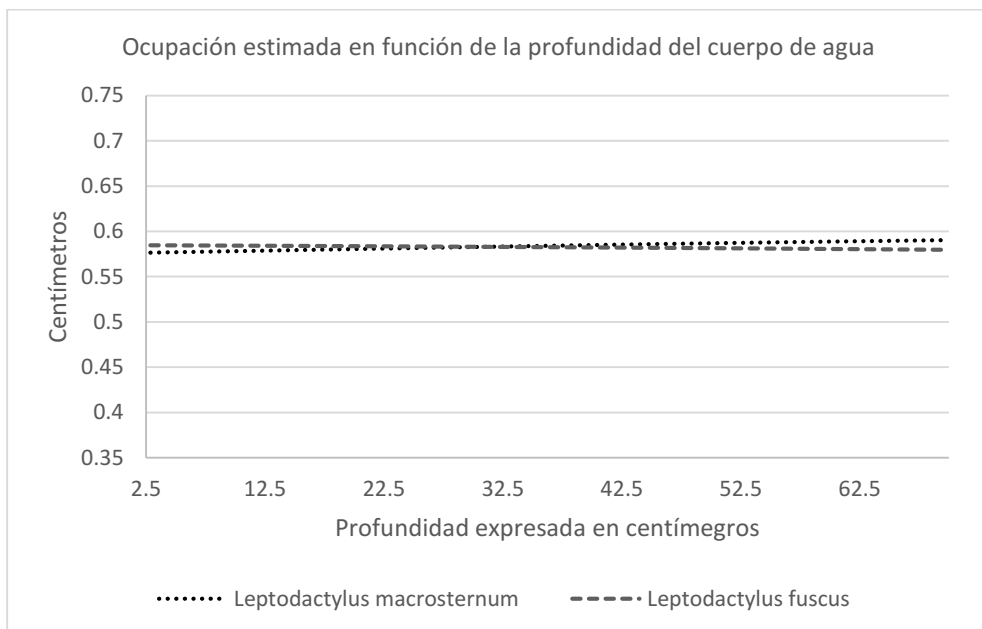


Figura 38: Predicción de ocupación en función de la profundidad de los cuerpos de agua

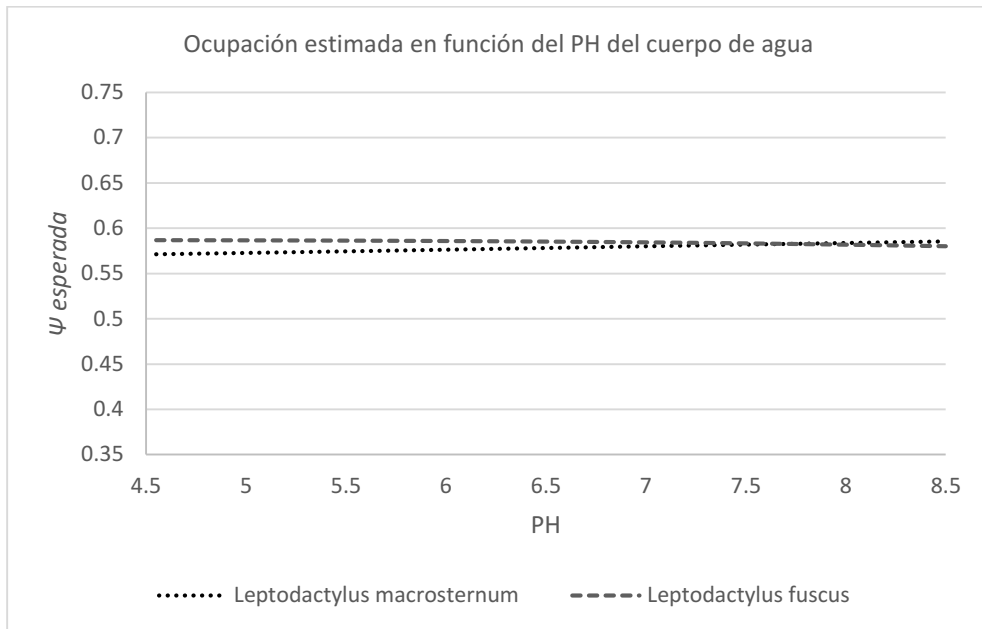


Figura 39: Predicción de ocupación en función del pH de los cuerpos de agua

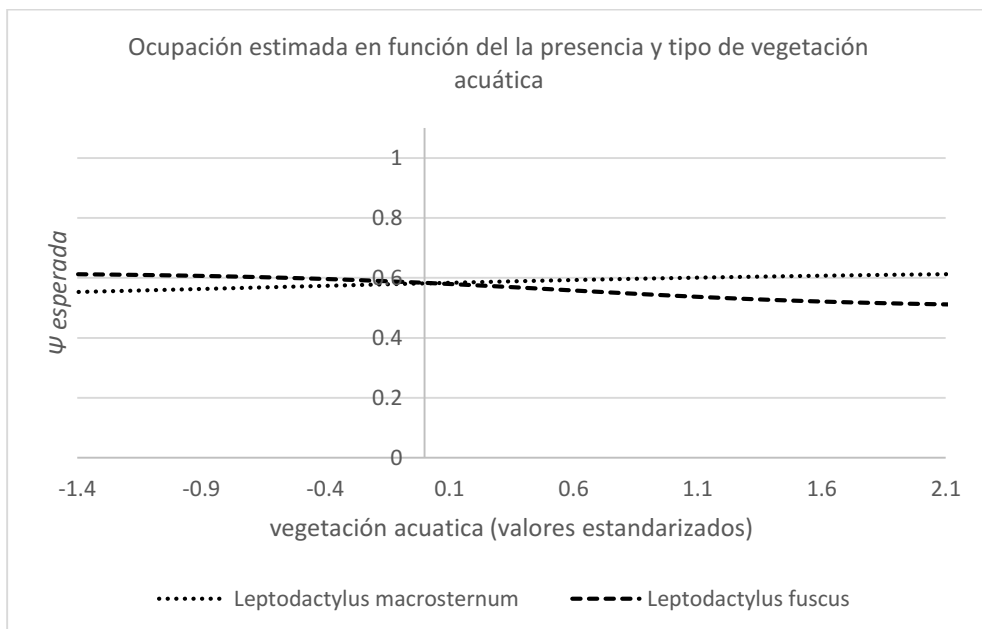


Figura 40: Predicción de ocupación en función de la vegetación acuática

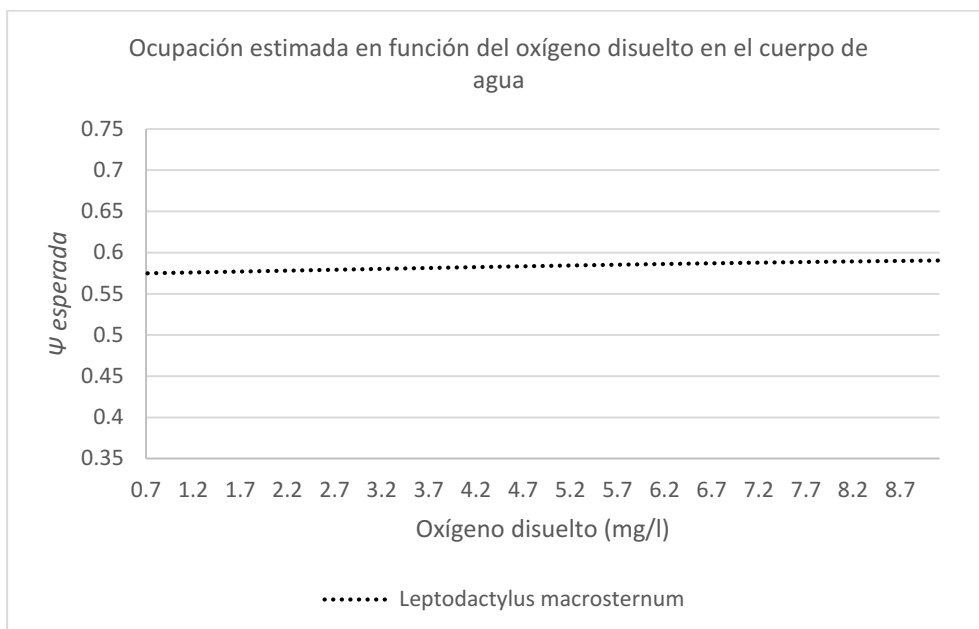


Figura 41: Predicción de ocupación en función del oxígeno disuelto en los cuerpos de agua

Familia Microhylidae



Dermatonotus muelleri (Boettger, 1885)

En esta especie fosorial cinco modelos promediados representan el 0,95 (95%) del peso total de los modelos de ocupación estimados. En este caso, los modelos han sido simplificados a fin de lograr un buen ajuste, quitando de los análisis la co-variable vegetación acuática. Los modelos promediados obtenidos indican como modelo más parsimonioso al que incluye a las variables locales (profundidad, pH y oxígeno disuelto), y el resto de los modelos incorporan las variables regionales, la cobertura de bosque y el año de muestreo (Tabla 27).

Modelos promedio	K	AIC	ω_i (ac)
Ψ (Profundidad + pH + oxígeno) p (prec)	6	136,14	0,37
Ψ (temp anual + precip anual + bosque + año + Prof + pH + oxígeno) p (prec)	11	136,47	0,69
Ψ (bosque + Prof + pH + oxígeno) p (prec)	7	137,18	0,91
Ψ (Precip anual) p (prec)	4	141,52	0,93
Ψ (temp anual) p (prec)	4	141,94	0,95

Tabla 27 Promediado de modelos de ocupación para *D. muelleri*. En negrita se indican las co-variables de ocupación. *K*: número de parámetros incluidos en el modelo; *AIC*: Criterio de Información de Akaike; ω_i (*ac*): Peso Akaike acumulado de los modelos

Esta especie cavadora / fosorial muestra una marcada influencia de las variables locales y del paisaje medidas. Tanto la temperatura media anual como la precipitación media anual no parecen tener relevancia sustancial en la ocupación de esta especie de acuerdo a los valores de ocupación esperada (Fig. 42 y 43). Valores de cobertura de bosque superiores al 40 % promueven la ocupación de la especie (Fig. 44), mientras sitios con una profundidad mayor a 40 cm predicen una muy baja ocupación (Fig. 45). A su vez la predicción de ocupación aumenta con el pH del cuerpo de agua y a valores de oxígeno disuelto superiores a 2 mg/l (Fig. 46 y 47).

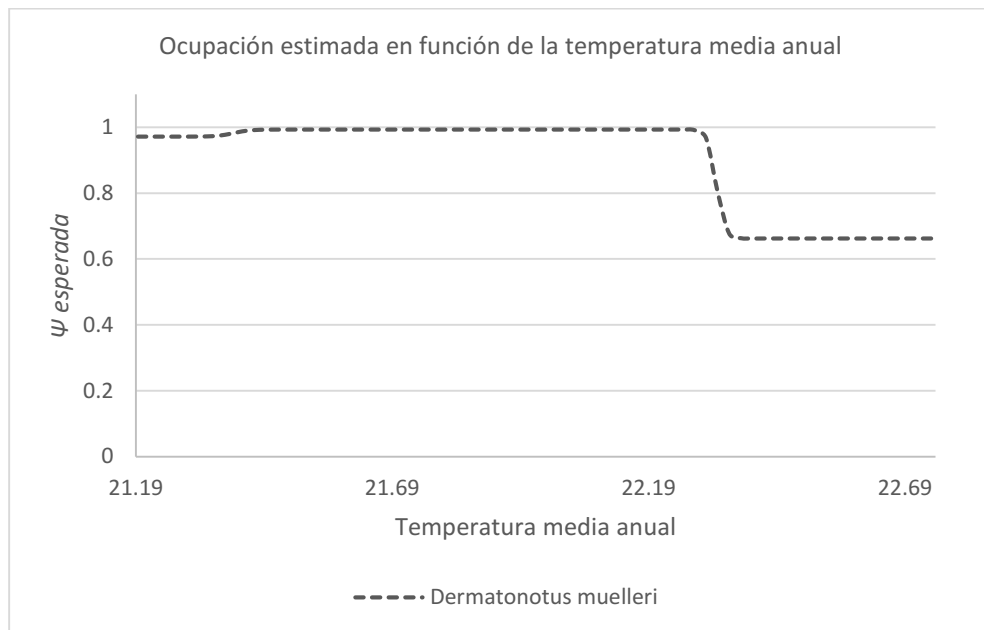


Figura 42: Predicción de ocupación en función de la temperatura media anual

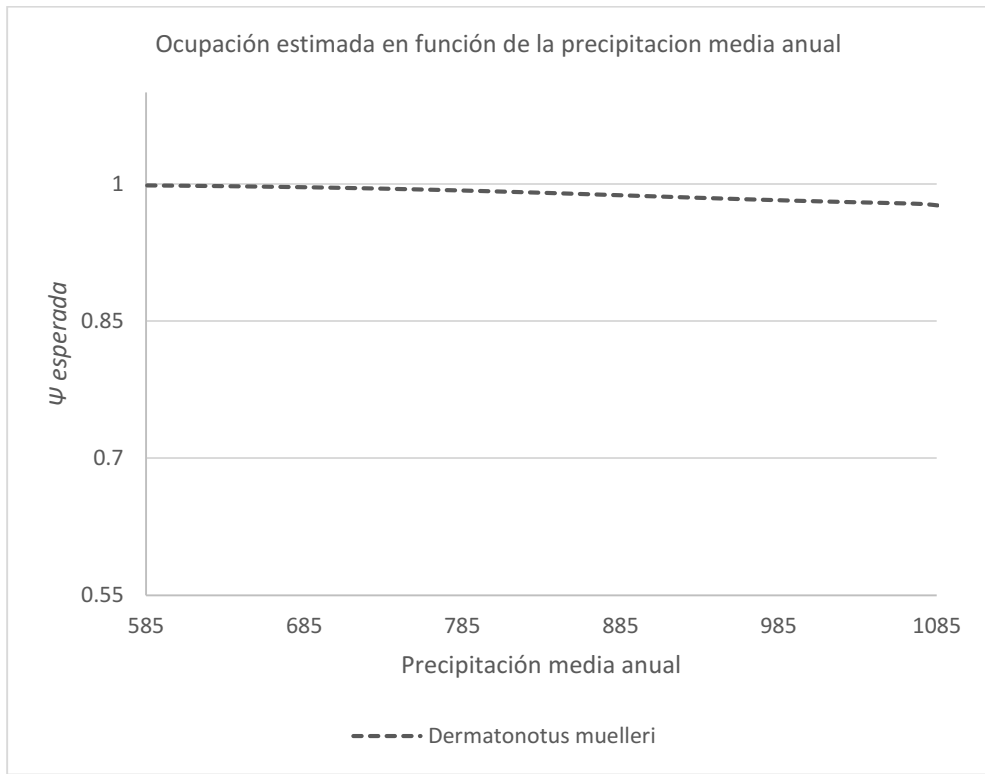


Figura 43: Predicción de ocupación en función de la precipitación media anual

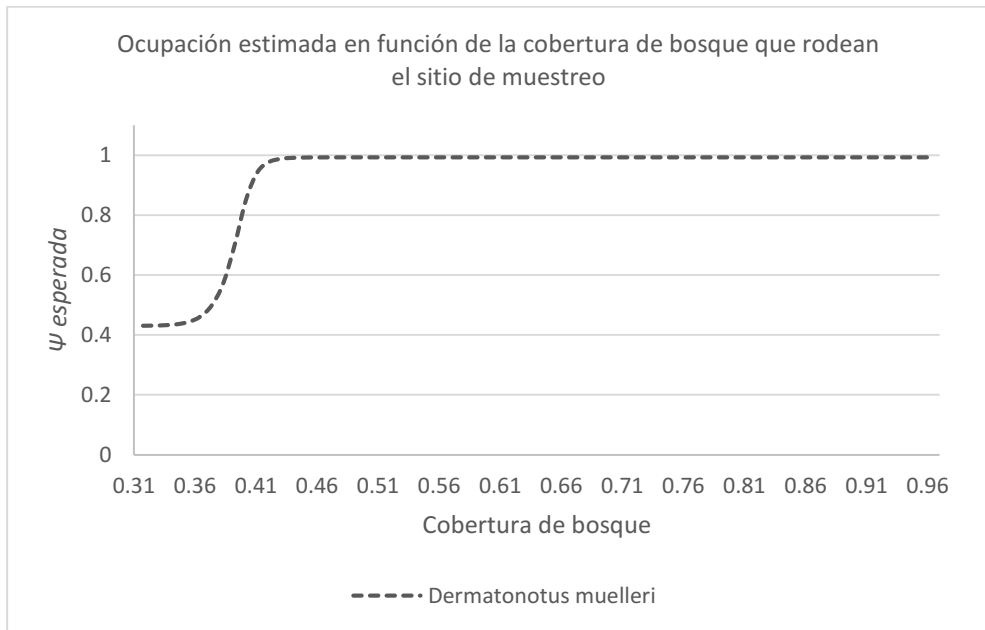


Figura 44: Predicción de ocupación en función de la cobertura de bosque que rodea los cuerpos de agua

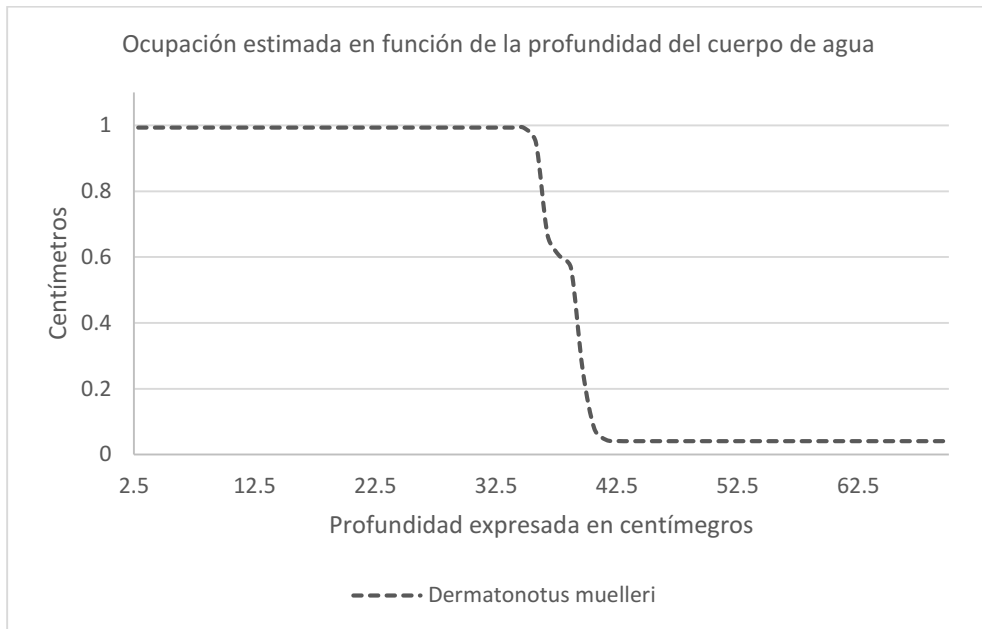


Figura 45: Predicción de ocupación en función de la profundidad de los cuerpos de agua

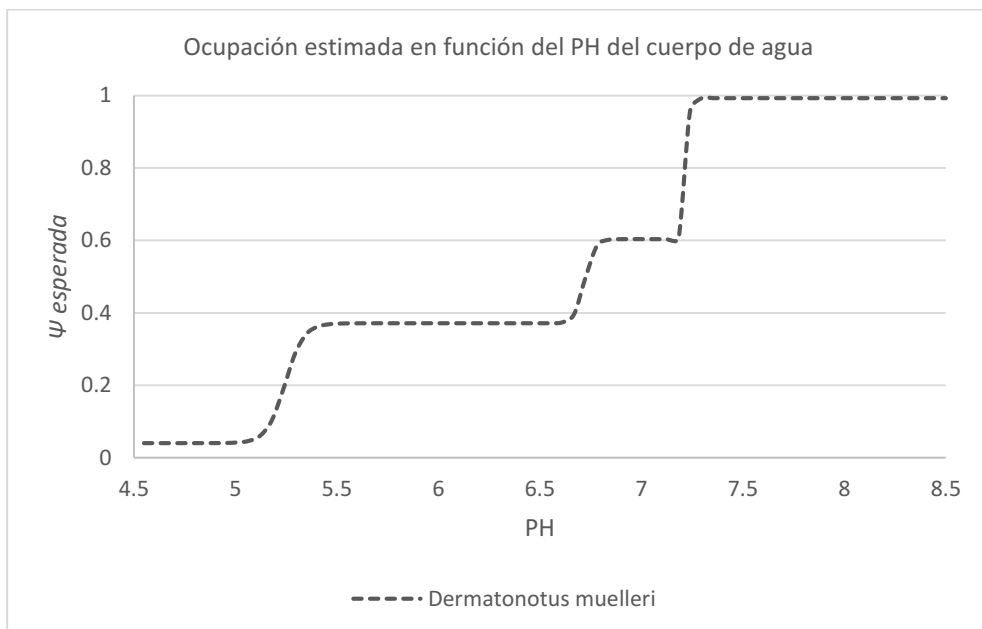


Figura 46: Predicción de ocupación en función del pH de los cuerpos de agua

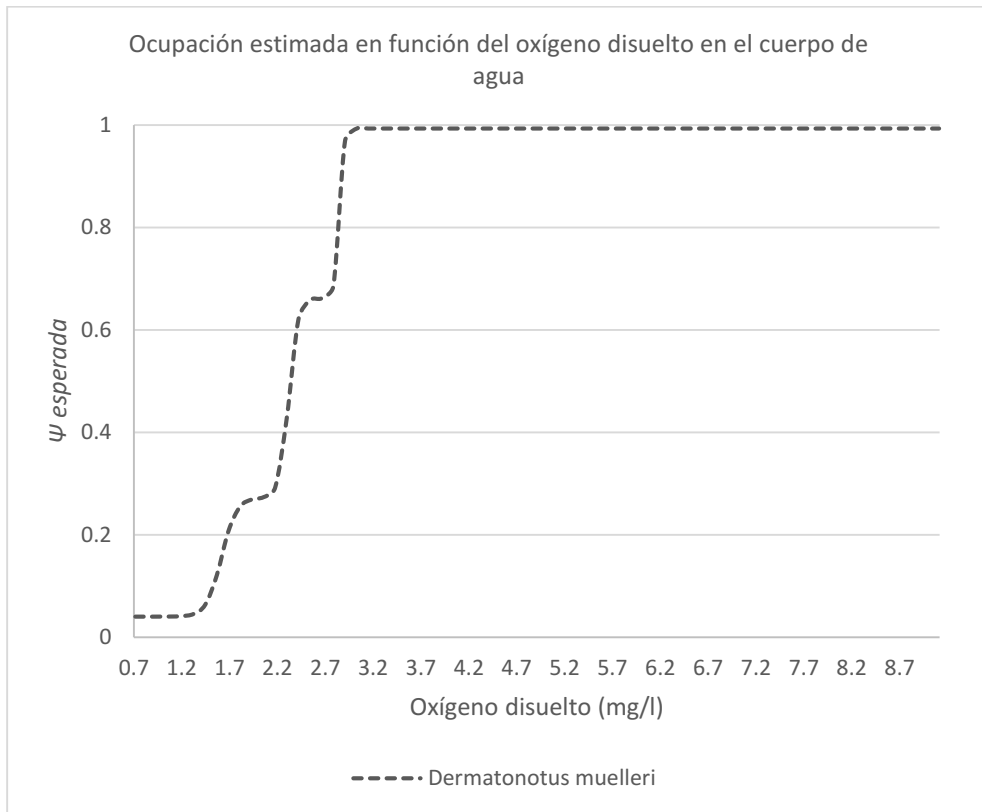


Figura 47: Predicción de ocupación en función del oxígeno disuelto en los cuerpos de agua

Discusión

Relación de la proporción de ocupación de las especies presentes en la comunidad de anuros del Chaco Semiárido y las variables ambientales: variables de sitio (ocupación) y variables de muestra (detección).

La relación entre las especies y el ambiente en el que se encuentran ha sido de interés para muchos ecólogos, definiendo para ello teorías como la de nicho ecológico (Hutchinson, 1957) y más recientemente los modelos de distribución de especies o aptitud de hábitat y modelos de ocupación (Guisan y Zimmermann, 2000; Mackenzie *et al.*, 2006; Hirzel y Le Lay, 2008), buscando comprender e identificar los requerimientos ambientales o de hábitat de las especies (Soberón y Nakamura, 2009). En este sentido, la estimación de ocupación se ha convertido en un método estándar para evaluar el estado y las tendencias de los anfibios y muchas otras especies (Pellet y Schmidt, 2005; Bailey y Nichols, 2009). El uso de la ocupación como la medida de monitoreo principal ha crecido, en parte, porque sirve como una alternativa de bajo costo para obtener índices o estimaciones de abundancia, que son prohibitivamente costosos o logísticamente imposibles para grandes áreas (Mazerolle *et al.*, 2007; Gould, 2012).

Nuestro estudio permitió calcular, por un lado, la detectabilidad imperfecta de las especies y por otro, establecer las principales co-variables que caracterizan los sitios y que promueven la ocupación por parte de las especies.

Analizados los modelos, observamos que un porcentaje importante de las especies no son detectadas en los relevamientos de campo debido a diversos factores como, las precipitaciones, la hora del día y el momento del año. Esta dificultad concuerda con muchas de las observaciones realizadas por otros autores (Heard *et al.*, 2006; Canessa *et al.*, 2012; Ngo *et al.*, 2020) quienes señalaron la influencia de la época del año, la hora del día y el clima en la detectabilidad de especies anfibios en otras partes del mundo. Además de ello, consideramos que otros factores, como los comportamentales (la potencia y frecuencia de canto, especies crípticas, entre otros) podrían explicar las diferencias de detección entre las especies (Mackenzie *et al.*, 2002; Benedikt y Pellet, 2009). Si bien la mayoría de las especies de anfibios pueden detectarse en los sitios reproductivos utilizando diferentes técnicas de muestreo, la reproducción puede tener lugar en un corto período de tiempo, particularmente para aquellas especies con patrones reproductivos explosivos (Duellman y Trueb, 1994). Por otra parte, es reconocido que los anfibios de regiones áridas presentan hábitos más terrestres, muchos de ellos con características fosoriales y cavícolas, como estrategia a la pérdida de humedad (Griffis-Kyle, 2016). Más allá de lo mencionado, las co-variables de detección utilizadas tienen sustento si consideramos la biología de las especies analizadas, por ejemplo, los comportamientos crepusculares-nocturnos van en consonancia con la co-variable hora del día, presente en 6 de las 8 especies. Los modelos de ocupación estimados indican la importancia de ciertas variables en la predicción de las diferentes especies. Así, la precipitación

en días previos aparece como una co-variable determinante para la detectabilidad de especies como *Pseudis platensis* y *Dermatonotus muelleri*. Por un lado, *P. platensis* es una especie acuática, altamente estimulada por este factor, que ante periodos secos puede permanecer aletargada, bajo el barro seco (Cei, 1980) por lo tanto disminuye su posibilidad de encuentro. Por su parte *D. muelleri* es una especie con hábitos hipogeos y reproducción explosiva, que construye cámaras subterráneas para la estivación durante la estación seca, siendo la lluvia determinante en el inicio de su ciclo reproductivo y por consiguiente su detección en los sitios de muestreo (Nomura *et al.*, 2009). Estos resultados concuerdan con lo reportado por Ocock y colaboradores (2016) en especies cavadoras de reproducción explosiva de regiones semiáridas de Australia. Sin embargo, esta co-variable (precipitaciones) que *a priori* nosotros consideramos como relevante, no lo fue para la detección de especies como *Phyllomedusa sauvagii*, *Leptodactylus bufonius*, *Leptodactylus macrosternum* y *Dendropsophus nanus*. Esto podría estar relacionado a sus adaptaciones fisiológicas y comportamentales. *P. sauvagii* es una especie que presenta ciertas adaptaciones anatómico-fisiológicas al clima árido – semiárido de nuestra área de estudio, con glándulas dérmicas que utiliza para producir un recubrimiento lipídico-ceroso y evitar la excesiva pérdida de agua por evapotranspiración en días de baja humedad; además de la presencia de un área posterior de su piel ventral con cierta textura que permite un aumento de la permeabilidad (Wells, 2007; Archibald *et al.*, 2015). Por lo cual, su hallazgo en los sitios reproductivos podría ser independiente de esta co-variable. Wells (2007), sugiere que esta especie podría pasar semanas o meses sin rehidratación. Por otro lado, Rodrigues y colaboradores (2007) en un estudio llevado adelante en Sierra de la Bodoquena (Mato Grosso, Brasil) mencionan la correlación entre las precipitaciones y la reproducción de esta especie, aunque no realizan un análisis de detección propiamente dicho.

En cuanto a la no relevancia de las precipitaciones en la detección de *L. bufonius* y *L. macrosternum* en los sitios reproductivos, podría relacionarse a características de su modo reproductivo, como los nidos de espuma (*L. macrosternum*) y que en el caso particular de *L. bufonius* tendría más independencia a la presencia de precipitación ya que su modo reproductivo involucra la construcción de una cavidad en el suelo (nido) donde se incluyen los huevos contenidos en el nido de espuma. Wells (2007) sostiene que este tipo de conductas reproductivas ayudarían a proteger la ovipostura de las temperaturas extremas y le otorgarían mayor independencia del cuerpo de agua, un paso más allá del modo más primitivo y generalizado de depositar los huevos directamente en el agua (Basso, 1990; Duellman y Trueb, 1994; Crump, 2009). Estos hábitos, le permitirían a la especie permanecer por más tiempo en los sitios reproductivos, con cierta independencia a la impredecibilidad que presentan las precipitaciones en esta región, donde se ven concentradas durante el verano.

En el caso de *D. nanus*, las principales co-variables que influenciaron en su detección estuvieron vinculadas a la hora del día y al momento de la temporada reproductiva (día juliano). Se han señalado variaciones estacionales en los patrones de actividad reproductiva de esta especie entre

diferentes ambientes (Sánchez *et al.*, 2013), tipos cuerpo de agua (Menin *et al.*, 2005) incluso con picos de reclutamiento de juveniles en otoño (López *et al.*, 2011). Esta variabilidad de sus patrones reproductivos puede conferirle a la especie una ventaja al retrasar su aparición en los sitios reproductivos entrada la temporada de lluvias de la región. De los 40 sitios donde registramos la especie, solo 5 presentaron actividad reproductiva al comienzo de la temporada de lluvias (octubre), el resto se registró entre fines de noviembre y principios de marzo. Una explicación a este patrón podría ser la segregación ecológica, un tipo de estrategia adaptativa observada en otras especies de anfibios (Lajmanovich, 2000; Peltzer y Lajmanovich, 2007). Esto les permite utilizar los recursos de tal manera que coexisten con especies de requerimientos similares evitando la exclusión competitiva. Los mecanismos de segregación pueden incluir componentes tróficos, temporales o espaciales.

En cuanto a las variables de ocupación y coincidiendo con otros autores que han utilizado una metodología similar a la aquí descrita (Suarez *et al.*, 2016), nuestros resultados muestran que existen especies principalmente terrestres del género *Leptodactylus* que no ven afectada su ocupación por factores locales y del paisaje. Suarez *et al.*, (2016), dividen a las especies en 3 grupos: “tolerantes”, “raras” y “sensibles”. Dentro de las tolerantes incluyen especies terrestres, que ponen huevos en nidos de espuma dentro de cuevas que se desarrollan rápidamente después de fuertes lluvias (Gallardo, 1972, 1974; Achaval y Olmos 2003). Estas especies “tolerantes” son depredadores generalistas, de tamaño mediano a grande y dispersores potencialmente buenos (Gallardo, 1987; Basso 1990). Los anuros más grandes tienden a trasladarse más lejos (Semlitsch y Bodie 2003; Forester *et al.*, 2006; Daversa *et al.*, 2012) por lo tanto, podrían detectar el hábitat óptimo a mayor distancia y persistir a pesar de la transformación del hábitat (Suarez *et al.*, 2016). Nuestros resultados son congruentes con lo propuesto por dichos autores. Las especies terrestres analizadas en este estudio (*L. bufonius*, *L. fuscus* y *L. macrosternum*) comparten las características de “tolerantes” y muestran principalmente la influencia de variables regionales en la predicción de ocupación (temperatura y precipitación media anual). Sin embargo, los factores regionales de temperatura y precipitación media anual ejercen una influencia marcada en todas las especies de la región analizada, a excepción de *D. muelleri*. En todos los anfibios estas variables regionales están incluidas en el modelo más parsimonioso indicando una gran importancia en la predicción de ocupación.

Observamos una relación positiva entre la precipitación media anual y la predicción de ocupación de todas las especies de la familia hylidae. Las formas arborícolas *S. acuminatus* y *D. nanus* muestran un comportamiento similar en el gradiente de precipitaciones. Valores superiores a 780 mm promueven un crecimiento exponencial de la ocupación alcanzando valores próximos a 1 en sitios con precipitaciones mayores a 900 mm, mientras la forma acuática *P. platensis* aumenta la ocupación de sitios a precipitaciones de 680 mm. Esta diferencia podría relacionarse al alto contenido de albumina en el suero de *P. platensis* (entre los más altos observados en los anfibios), siendo probablemente otra

tendencia adaptativa fisiológica de este anuro chaqueño, sumada a su capacidad de “hibernar” en periodos desfavorables (Cei, 1980). Esta relación positiva entre la precipitación media anual y la ocupación también la observamos en las especies *Leptodactylus fuscus* y *L. bufonius*.

Sin embargo, su relación es escasa para el caso de *L. macrosternum* y *D. muelleri* y negativa para *P. sauvagii*, lo que podría deberse a adaptaciones particulares. Se espera que la supervivencia después de la metamorfosis de los anfibios se vea afectada por la pérdida de agua transepidérmica, que se intensifica en condiciones secas (Cayuela *et al.*, 2014). En ese sentido, la hipótesis de conservación del agua (Nevo 1973; Ashton 2001) postula que los cuerpos más grandes reducen la pérdida de agua por evaporación a lo largo de los gradientes de deshidratación (Tracy *et al.*, 2010, Gouveia *et al.*, 2018). En el caso de *L. macrosternum*, pese a compartir modos reproductivos y de utilización de hábitat con el resto de las especies de *Leptodactylus* aquí analizadas, presenta una relación volumen-superficie mayor y esta característica ha sido documentada como una ventaja frente a los peligros de deshidratación en comparación con especies más pequeñas (Tracy *et al.*, 2010).

Respecto a *D. muelleri*, ya hemos documentado que sus hábitos hipogeos representan una adaptación para evitar la desecación. Es esperable que anfibios sin adaptaciones a condiciones de aridez vean disminuida su ocupación respecto a la variable precipitación media anual. Como hemos mencionado, varias formas han sido descritas para contrarrestar la exposición a la desecación, por medio del enterramiento (especies con hábitos hipogeos *i.e.* *D. muelleri*), o el desarrollo de estructuras especiales (glándulas cerosas, *i.e.* *P. sauvagii*).

Contrariamente a lo que ocurre con la familia hylidae la arborícola *P. sauvagii* disminuye su ocupación en sitios por encima de los 900 mm de precipitación anual. Esto podría estar vinculado a sus adaptaciones fisiológicas que le permiten ocupar un espacio vacante para el resto de las especies arborícolas (presentes a valores mayores de 900 mm) y de esta manera disminuir relaciones de competencia por el uso de hábitat. La segregación temporal y espacial ha sido propuesta en los ensambles de anfibios como una estrategia para evitar la superposición y competencia entre especies (Peltzer y Lajmanovich, 2007)

Las especies “sensibles” identificadas por Suarez y colaboradores (2016) incluyen ranas acuáticas y arbóreas. Los autores sostienen que parte de su sensibilidad se relaciona a la especificidad de la dieta y a etapas de desarrollo más prolongadas, identificando variables relacionadas al hábitat acuático y al bosque entre otras de importancia. Nuestros resultados coinciden en parte, ya que los anfibios con hábitos acuáticos y arborícolas en nuestra área de estudio incorporan variables locales (pH, profundidad, vegetación acuática) y del paisaje (cobertura de bosque) en los modelos de ocupación más parsimoniosos.

Por ejemplo, el porcentaje de cobertura del bosque analizando un área de 5 km alrededor de los sitios (co-variable del paisaje) muestra una relación positiva con la ocupación de la especie arborícola

P. sauvagii. Esto concuerda con lo reportado por otros autores que destacan la importancia del área de bosque que rodea los estanques para la diversidad de anfibios (Knutson *et al.*, 1999; Houlahan *et al.*, 2000; Herrmann *et al.*, 2005).

De acuerdo a las estimaciones de ocupación, observamos que porcentajes de cobertura de bosques superiores al 40% muestran un aumento en la ocupación de sitios por parte de *P. sauvagii* coincidiendo en parte con los reportes de Lescano y colaboradores (2015). Estos autores además indican la influencia de esta variable en la especie terrestre *L. bufonius* y sugieren que modificaciones microclimáticas en la matriz que rodea los cuerpos de agua pueden afectar a la presencia de las especies. Nuestros resultados muestran una influencia negativa respecto al porcentaje de cobertura de bosque en *L. bufonius*, ya que valores superiores a 80% de cobertura boscosa indican una disminución en la estimación de ocupación. Estas diferencias podrían estar relacionadas al área buffer estimadas, en cada caso. En nuestro estudio utilizamos un área buffer de 5 kilómetros y en el caso de los autores antes mencionados se utilizó un área buffer de 1 kilómetro.

El gradiente de cobertura arbórea y el hidroperíodo han sido sugeridos como variables ambientales que estructuran las comunidades de anuros en el Chaco Seco, operando sobre rasgos funcionales de las especies (Lescano, *et al.*, 2018). Estos autores sostienen la relación entre la baja cobertura forestal y las especies fosoriales; sin embargo, nuestros datos muestran una relación contraria para la forma cavadora *D. muelleri*. Por otro lado, en una escala local los autores señalan la relación entre cortos hidroperíodos y especies fosoriales; en este sentido nuestros datos concuerdan con lo reportado por Lescano y colaboradores (2018), donde la especie fosorial *D. muelleri* muestra un descenso en la predicción de ocupación a profundidades de las charcas mayores a 40 cm.

En cuanto a la vegetación acuática las tres especies de hílidos analizadas en este estudio tienen una relación positiva entre el aumento de la complejidad de la vegetación y la ocupación estimada. Esto estaría en concordancia con lo mencionado por Peltzer y colaboradores (2005) para lagunas en sistemas agrícolas, lo señalado por Rodrigues da Silva (2012) para *D. nanus* y la preferencia de *P. platensis* de lagunas poco profundas y vegetadas (Crump, 2009).

Conclusiones

De manera general, nuestros resultados concuerdan con Ray y colaboradores (2016) quienes señalan que la dinámica de ocupación de los anfibios ampliamente distribuidos es compleja y varía con las fluctuaciones anuales y la variación espacial de los factores climáticos. El análisis a través de modelos de ocupación incorporando co-variables a distintas escalas, nos permitió establecer cómo operan estas variables sobre las especies y, además, revelan la influencia de las mismas en los patrones de ocupación. Diferentes autores han documentado en anfibios anuros de la ecorregión del Espinal y Chaco Árido la influencia de las variables locales del sitio reproductivo y del paisaje que los rodea en ambientes naturales y agrícolas (Peltzer *et al.*, 2006, Lescano *et al.*, 2015, Suarez *et al.*, 2016). En este trabajo, incorporamos, además, variables regionales de temperatura y precipitación, consideradas co-responsables de la declinación de anfibios y determinantes de presencia/ausencia de las especies (Lannoo, 2005; Foden *et al.*, 2008; Duarte *et al.*, 2012; Medina *et al.*, 2020).

Globalmente, las poblaciones de anfibios de ambientes desérticos podrían estar en riesgo de declinación debido a eventos climáticos más extremos producidos por el cambio climático (Griffis-Kyle, 2016); si a estos eventos se le suma el deterioro ambiental debido al avance de la frontera agrícola, muchas especies podrían ver disminuidas sus poblaciones drásticamente, modificando la abundancia e identidad filogenética y funcional de las composiciones (Hof *et al.*, 2011; Cortés-Gómez *et al.*, 2013; Pereyra *et al.*, 2018). En este sentido, es abundante la evidencia científica de la influencia de gradientes ambientales como temperatura y precipitación sobre la dinámica de las poblaciones de anfibios y los humedales en los que viven (Corn, 2005; Ray *et al.*, 2016; Miller *et al.*, 2018) y como las diferentes etapas durante su desarrollo pueden estar limitadas por diferentes restricciones fisiológicas (Kearney y Porter, 2009). En este trabajo hemos documentado para las especies seleccionadas, la influencia de este tipo de factores regionales (temperatura y precipitación media anual). Dicha evidencia nos advierte las consecuencias que podrían enfrentar los anfibios anuros bajo escenarios futuros de cambio climático en la región Gran Chaco Americano (REGATTA/PNUMA, 2017). Periodos de elevadas temperaturas y precipitaciones reducidas podrían eliminar muchos humedales poco profundos y reducir la probabilidad de ocupación de las especies. Esto ha sido documentado en estudios de múltiples años para anfibios de Norteamérica (Walls *et al.*, 2013; Anderson *et al.*, 2015).

Por otro lado, los avances agrícola-ganaderos en el chaco semiárido, modifican factores locales y del entorno de las charcas (valores físico químicos de las charcas, cobertura de bosque) que afectan la ocupación de las especies. Nuestros resultados muestran que estas variables locales han sido claves en la ocupación de las especies indicadoras arborícolas y acuáticas. La degradación de los bosques ha llevado a la simplificación en la estructura vertical y la diversidad de las especies arbóreas en la región. Se ha determinado que la falta de vegetación arbórea puede tener un impacto negativo en las

poblaciones (García *et al.*, 2013) y concuerda con lo observado para *P. sauvagii* en este estudio. Vallejos y colaboradores (2015) señalan que existe una marcada transformación de los hábitats originales del Chaco a tierra de cultivos y pasturas, originando una disrupción de la continuidad original de la vegetación. Esto podría afectar a especies que dependen de áreas mayores para cubrir sus requerimientos de vida (reproducción, alimentación, refugio, para mencionar algunos). Nuestros resultados muestran que el porcentaje de área cubierta por bosque en extensiones mayores a los entornos inmediatos de los sitios reproductivos ejerce influencia en la ocupación de los individuos adultos en dos de las especies analizadas (*Phyllomedusa sauvagii* y *Pseudis platensis*). Se ha destacado en otros estudios (Lescano *et al.*, 2015) la importancia de proteger sitios reproductivos con diferentes variables locales como una estrategia efectiva para la conservación de especies arborícolas y acuáticas de anfibios. En base a nuestros resultados, resaltamos también la importancia de considerar factores regionales e incluso globales que podrían ser determinantes para la ocupación de las especies. Coincidiendo con Cushman y colaboradores (2006) es importante estudiar los efectos de las transformaciones agrícolas a nivel comunitario y de especies a múltiples escalas para comprender mejor la respuesta diferencial de cada una.

Finalmente, la transformación del paisaje en el Chaco (Morello *et al.*, 2006; Pengue, 2009; Torres *et al.*, 2014; Volante *et al.*, 2014) podría amenazar la relación hábitat-especie en los anfibios que ocupan esta región, como fuera señalado en el capítulo 1 de esta Tesis. Por lo tanto, anticipar posibles impactos de transformaciones del paisaje en la región chaqueña podría ser una herramienta clave para desarrollar objetivos de manejo y conservación de las especies de anfibios y preservar servicios ecosistémicos que podrían debilitarse. El valor de los ecosistemas de bosque ha sido ampliamente reconocido por su aporte en la mitigación del cambio climático, la captación de carbono, la provisión de agua, el mantenimiento de la biodiversidad y el resguardo de culturas, brindando beneficios a la humanidad (Watson *et al.*, 2018).

Como fuera señalado por Suarez y colaboradores (2016), para paisajes agrícolas de Entre Ríos; remarcamos la posibilidad de utilizar análisis de ocupación en la descripción y monitoreo de procesos de avance de la frontera agrícola y cambio climático para la ecorregión del Chaco Semiárido. El uso combinado con especies indicadoras que presentan diferentes rasgos funcionales, permitió discriminar cuales especies se verían afectadas por el cambio climático, por características de los sitios reproductivos, o como consecuencia de modificaciones en la cobertura del bosque nativo. De esta manera, podemos recomendar la aplicación de monitoreos específicos y de fácil implementación para detectar cambios, utilizando a los anfibios anuros como indicadores. De nuestros resultados, podemos inferir de forma general que ahorraremos tiempo y recursos, aumentando la detectabilidad de las especies si conducimos un monitoreo concentrado ya entrada la temporada de lluvias en la región (diciembre-enero-febrero) y en horas de la tarde noche. Dependiendo de los objetivos a alcanzar,

podremos utilizar diferentes especies. *Phyllomedusa sauvagii* mostró un descenso en la ocupación de sitios a altos valores de precipitaciones y baja cobertura de bosque, cambios en este sentido podrían monitorearse con esta especie. Los hylidos, *Scinax acuminatus* y *Dendropsophus nanus*, responden de manera similar a la variación climática regional y podrían ser buenas indicadores de cambios al respecto. También, en esfuerzos de monitoreos combinados con las especies de *Leptodactylus* del grupo *fuscus* (*L. bufonius* y *L. fuscus*), quienes muestran patrones de respuesta inversos, se podrían obtener mejores resultados. Coincidimos con Cayuela y colaboradores (2016), en que predecir el impacto del cambio climático en la dinámica de las poblaciones no es sencillo y deben utilizarse varias poblaciones con réplicas en un número sustancial para tener en cuenta la variación dependiente del contexto. Es así que hacemos las recomendaciones antes señaladas, con el fin de mejorar futuros acercamientos a una realidad cada vez más acuciante de modificación de este ecosistema y cambio climático.

Bibliografía

1. Achaval, F. y Olmos, A. 2003. Anfibios y Reptiles del Uruguay. 2da. Edición corregida y aumentada. *Graphis*, Montevideo. 136 pp.
2. Akaike, H. 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. In: Second International Symposium on Information Theory, pp. 267-281. Petrov, B.N., Csaki, F., Eds, Akademiai Kiado, Budapest.
3. Altig, R y Johnston, G.F. 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs* 3: 81-109.
4. Amburgey, S. M., Bailey, L. L., Murphy, M., Muths, E. y Funk, M. C. 2014. The effects of hydropattern and predator communities on amphibian occupancy. *Can. J. Zool.* 92: 927–937. [dx.doi.org/10.1139/cjz-2014-0106](https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0106)
5. Anderson, T. L., Ousterhout, B. H; Peterman, W. E., Drake, D. L. y Semlitsch, R. D. 2015. Life history differences influence the impacts of drought on two pond-breeding salamanders. *Ecological Applications* 25:1896–1910.
6. Archibald, K. E., Minter, L. J., Dombrowski, D. S., O'Brien, L. O. y Lewbart, G. A. 2015. Cystic urolithiasis in captive waxy monkey frogs (*Phyllomedusa sauvagii*). *J Zoo Wildl Med* 46(1):105–112.
7. Ashton, K. G. 2001. Are ecological and evolutionary rules being dismissed prematurely? *Diversity and Distributions* 7, 289–295.
8. Bailey L. L. y Nichols, J. D. 2009. Capture-mark-recapture, removal, and occupancy models. *En: Dodd, C. K. Jr (ed) Amphibian ecology and conservation: a handbook of techniques*. Oxford University Press, New York. 447–463 p.
9. Bailey, L. L.; Kendall, W. L.; Church, D. R y Wilbur, H. M. 2004. Estimating survival and breeding probability for pond-breeding amphibians: A modified robust design. *Ecology*, 85(9): 2456-2466.
10. Basso, N. G. 1990. Estrategias adaptativas en una comunidad subtropical de anuros. Cuadernos de Herpetología, Serie Monografías 1: 1–70.
11. Benedikt, R.S y Pellet, J. 2009. Quantifying abundance: counts, detection probabilities, and estimates. *En: Dodd, C. K. Jr (ed) Amphibian ecology and conservation: a handbook of techniques*. Oxford University Press, New York. 465-480 p.
12. Brusquetti, F., Netto, F., Baldo, D. y Haddad, C. F. B. 2018. What happened in the South American Gran Chaco? Diversification of the endemic frog genus *Lepidobatrachus* Budgett, 1899 (Anura: Ceratophryidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.02.010>
13. Burnham, K. P. y Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer 2nd ed. 488pp.
14. Canessa, S., Heard, G. W., Parris, K. M. y McCarthy, M. A. 2012. Integrating variability in detection probabilities when designing wildlife surveys: a case study of amphibians from south-eastern Australia. *Biodivers Conserv* 21:729-744.
15. Carezzano, F. J. y Cabrera, M. R. 2011. Variación en la fórmula dentaria larval de *Physalaemus biligonigerus* (Amphibia, Leptodactylidae) de humedales en agroecosistemas del sur de Córdoba, Argentina. *Bol. Soc. Zool. Uruguay*, 20:28-33.
16. Cayuela, H., Besnard, A., Bonnaire, E., Perret, H., Rivoalen, J., Miaud, C. y Joly, P. 2014. To breed or not to breed: past reproductive status and environmental cues drive current breeding decisions in a long-lived amphibian. *Oecologia* 176:107–116.
17. Cayuela, H., Arsovski, D., Thirion, J. M., Bonnaire, E., Pichenot, J., Boitaud, S., Miaud, C, Joly, P. y Besnard, A. 2016. Demographic responses to weather fluctuations are context dependent in a long-lived amphibian. *Global Change Biology* 22:2676–2687.

18. Cei, J.M. 1949. Costumbres nupciales y reproducción de un batracio característico chaqueño (*Leptodactylus bufonius* - boul.) *ACTA ZOOLOGICA LILLOANA*, VIII: 105-110.
19. Cei, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano (N.S.)*, Monografia 2: xii + 1-609.
20. Chan-McLeod, A. C. A. 2003. Factors affecting the permeability of clear cuts to Red-legged Frogs. *Journal of Wildlife Management* 67:663-671.
21. Charbonnel, A., D'Amico, F., Besnard, A., Blanc, F., Buisson, L., Némoz, M., Laffaille, P. 2014 Spatial replicates as an alternative to temporal replicates for occupancy modelling when surveys are based on linear features of the landscape. *Journal of Applied Ecology* 51: 1425-1433
22. Cogălniceanu, D. y Miaud, C. 2009. Setting objectives in field studies. *En: Dodd, C. K. Jr (ed) Amphibian ecology and conservation: a handbook of techniques*. Oxford University Press, New York. 21-32p.
23. Corn, P. S. Climate change and amphibians. *Animal Biodiversity and Conservation*, 28.1: 59-67.
24. Cortés-Gómez, A. M., Castro-Herrera, F. y Urbina- Cardona, J. N. 2013. Small changes in vegetation structure create great changes in amphibian ensembles in the Colombian Pacific rainforest. *Tropical Conservation Science* Vol.6 (6):749-769. Available online: www.tropicalconservationscience.org
25. Cortés-Gómez A. M., Ruiz-Agudelo, C. A., Valencia-Aguilar, A. y Ladle, R. J. 2015. Ecological functions of neotropical amphibians and reptiles: a review. *Universitas Scientiarum* 20:229-245.
26. Crump, M. 2009. Amphibian diversity and life history. *En: Dodd, C. K. Jr (ed) Amphibian ecology and conservation: a handbook of techniques*. Oxford University Press, New York. 3-17p.
27. Crump, M. L y Scott, N. J. Jr. 1994. Visual encounter survey. *En: Heyer, W.R., Donnelly, M.A. McDiarmid, R.W., Donnelly, Heyek, L.C, y Foster, M.S.(Eds) Measuring and monitoring Biological diversity, Standard Methods for Amphibians* Smithsonian Institution Press, Washington D.C: pp 84-91.
28. Cushman, S. A., McKelvey, K. S., Hayden, J., y Schwartz, M. K. 2006. Gene flow in complex landscapes: Testing multiple hypotheses with causal modeling. *American Naturalist*, 168, 486-499. <https://doi.org/10.1086/506976>
29. Daversa, R. D., Muths, E., Bosch, J. 2012. Terrestrial movement patterns of the common toad (*Bufo bufo*) in central Spain reveal hábitat of conservation importance. *J Herpetol* 46 (4):658-664.
30. Dodd, C. K. Jr. 2009. *Amphibian Ecology & Conservation. A Handbook of Techniques*- New York: Oxford University Press.556pp.
31. Do Nascimento, F. A. C., Mott, T., Langone, J. A., Davis, C. A. y De Sá, R. O. 2013. The genus *Odontophrynus* (Anura: Odontophrynidae): a larval perspective. *Zootaxa* 3700 (1): 140-158
32. Dorcas, M. E., Price, S. J., Walls, S. C. y Barichivich, W. J. 2009. Auditory monitoring of anuran populations. *En: Dodd, C. K. Jr (ed) Amphibian ecology and conservation: a handbook of techniques*. Oxford University Press, New York. 281-298 p.
33. Dostine, P. L., Reynolds, S. J., Griffiths, A. D., y Gillespie, G. R. 2013. Factors influencing detection probabilities of frogs in the monsoonal tropics of northern Australia: implications for the design of monitoring studies. *Wildlife Research* 40: 393-402.
34. Duarte, H., Tejedo, M., Katzenberger, M., Marangoni, F., Baldo, D., Beltran, J. F., Martí, D. A., Richter Boix, A., Gonzalez-Voyer, A., 2012. Can amphibians take the heat? Vulnerability to climate warming in subtropical and temperate larval amphibian communities. *Glob. Chang. Biol.* 18, 412e421. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02518.x>.
35. Duellman, W. E. y Trueb, L. 1994. *Biology of Amphibians*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.

36. Ernst, R., Linsenmair, K. E. y Rödel, M. O. 2006. Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological conservation* 133:143-155.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.028>
37. Fabrezi, M. 2011. Heterochrony in Growth and Development in Anurans from the Chaco of South America. *Evol Biol.* DOI 10.1007/s11692-011-9128-5
38. Fabrezi, M. y Vera R. 1997. Caracterización morfológica de larvas de anuros del noroeste argentino. *Cuad. Herp.*, 11 (1-2): 37-49.
39. Fabrezi, M., Quinzio, S. I. y Goldberg, J. 2009. Giant Tadpole and Delayed Metamorphosis of *Pseudis platensis* Gallardo, 1961 (Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology*, 43 (2) 228–243
40. Fabrezi, M., Quinzio, S., Goldberg, J. y de Sá, R. O. 2012. The development of *Dermatonotus muelleri* (Anura: Microhylidae: Gastrophryinae). *Journal of Herpetology* 46 (3): 363-380.
41. Faivovich, J. y Carrizo, G. R. 1992. Descripción de la larva de *Chacophrys pierotti* (Vellard, 1948) (Leptodactylidae, Ceratophryinae). *Alytes*, 10 (3): 81-89.
42. Fiske, I. y Chandler, R. 2011. Unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software*, 43(10):1-23.
43. Fiske, I. y Chandler, R. 2019. Overview of Unmarked: An R Package for the Analysis of Data from Unmarked Animals. (Vignettes from package 'unmarked')
44. Foden, W., Mace, G., Vié, J. C., Angulo, A., Butchart, S., DeVantier, L., Dublin, H., Gutsche, A., Stuart, S. y Turak, E. 2008. Species susceptibility to climate change impacts. In: J.-C. Vié, C. Hilton-Taylor y S. N. Stuart (eds). The 2008 Review of The IUCN Red List of Threatened Species. IUCN Gland, Switzerland.
45. Forester, D.C., Snodgrass, J. W., Marsalek, K. y Lanham, Z. 2006. Post-Breeding Dispersal and Summer Home Range of Female American Toads (*Bufo americanus*), *Northeastern Naturalist* 13(1), 59-72. [https://doi.org/10.1656/1092-6194\(2006\)13\[59:PDASHR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1656/1092-6194(2006)13[59:PDASHR]2.0.CO;2)
46. Gallardo, J. M. 1966. Zoogeografía de los anfibios chaqueños. *PHYSIS*. Tomo XXVI, N°17, 67-81pp.
47. Gallardo, J. M. 1972. Anfibios de la provincia de Buenos Aires. Observaciones sobre Ecología y Zoogeografía. *Ciec. Invest.* 28 (1-2): 3-14
48. Gallardo, J. M. 1974. Anfibios de los alrededores de Buenos Aires. B. Aires: Edit. Univ. (Eudeba/Lectores) 231 pp.
49. Gallardo, J. M. 1987. Anfibios Argentinos. Guía para su identificación. Ediciones Librería Agropecuaria 98 pp.
50. Gangenova, E., Zurita, G. A. y Marangoni, F. 2018. Changes to anuran diversity following forest replacement by tree plantations in the southern Atlantic forest of Argentina. *Forest Ecology and Management* 424: 529–535.
51. García, C. G., Lescano, J. N., Leynaud, G. C., 2013. Oviposition-site selection by *Phyllomedusa sauvagii* (Anura: Hylidae): an arboreal nester inhabiting arid environments. *Acta Oecol.* 51: 62-65.
52. Gould, W. R., Patla, D. A., Daley, R., Corn, P. S., Hossack, B. R., Bennetts, R. y Peterson, C. R. 2012. Estimating Occupancy in Large Landscapes: Evaluation of Amphibian Monitoring in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Wetlands* 32:379–389. DOI 10.1007/s13157-012-0273-0
53. Gouveia, S. F., Bovo, R. P., Rubalcaba, J. G., Rodrigues Da Silva, F., Maciel, N. M., Andrade, D.V. y Martinez, A. 2018. Biophysical Modeling of Water Economy Can Explain Geographic Gradient of Body Size in Anurans. *The American Naturalist* 193 (1): 51-58
54. Griffis-Kyle, K. L. 2016. Physiology and Ecology to Inform Climate Adaptation Strategies for Desert Amphibians. *Herpetological Conservation and Biology*, 11: 563-582.
55. Guillera-Arroita, G. 2011. Impact of sampling replacement in occupancy studies with spatial replication. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 401-406.

56. Guisan, A. y Zimmermann, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147–186.
57. Haddad, C. F. B. y Prado, C. P. A. 2005 Reproductive Modes in Frogs and Their Unexpected Diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *Bioscience* 55 (3): 207-217.
58. Heard, G. W., Robertson, P. y Scroggie M. P. 2006. Assessing detection probabilities for the endangered growling grass frog (*Litoria raniformis*) in southern Victoria. *Wildlife Res* 33(7):557–564
59. Herrmann, H. L., Babbitt, K. J., Baber, M. J., Congalton, R. G. 2005. Effects of landscape characteristics on amphibian distribution in a forest-dominated landscape. *Biol Conserv* 123:139–149.
60. Hines, J. E., Nichols, J. D., Royle, J. A., MacKenzie, D. I., Gopalaswamy, A. M., Kumar, N. S. y Karanth, K. U. 2010. Tigers on trails: occupancy modeling for cluster sampling. *Ecological Applications*, (20) 1456–1466.
61. Hirzel, A. H. y Le Lay, G. 2008- Habitat suitability modeling and niche theory. *J Appl Ecol* 45:1372–1381.
62. Hof, C. Araujo, M. B., Jetz, W. y Rahbek, C. 2011. Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. *Nature* 480:516–519
63. Houlahan, J. E., Findlay, C. S., Schmidt, B. R., Meyer, A. H., Kuzmin, S., L. 2000. Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* 404:752–755.
64. Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol.* 22: 415-427
65. Jones, J. P. G. 2011. Monitoring species abundance and distribution at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology* 48: 9–13.
66. Kacolis, F. P; Berkunsky, I. y Willimas, J. 2006. Herpetofauna of Argentinean Impenetrable Great Chaco. *Phyllomedusa* 5(2):149-157.
67. Kearney, M. y Porter, W. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* 12:334–350.
68. Kehr, A. I. y Basso, N. G. 1990. Description of the tadpole of *Lysapsus limellus* (Anura: Pseudidae) and some considerations on its biology. *COPEIA* (2): 573-575.
69. Kehr, A. I. y Schaefer, E. F. 2005. Description of the Tadpole of *Pseudopaludicola boliviana* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetological Review*, 36 (3): 250-252.
70. Kehr, A. y Williams, J. D. 1990. Larvas de anuros de la República Argentina. Cuad. Herp. (serie monografías) 2: 44 pp. La Plata.
71. Kéry, M. y Royle, J. A. 2016. Applied Hierarchical Modeling in Ecology: Analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS. Volume 1 Prelude and Static Models. *Elsevier*. 783p.
72. Knutson, M. G., Sauer, J. R., Olsen, D. A., Mossman, M. J., Hemesath L. M. y Lannoo, M. J. 1999. Effects of landscape composition and wetland fragmentation on frog and toad density and species richness in Iowa and Wisconsin, USA. *Conserv Biol* 13:1437–1446.
73. Kolenc, F., Borteiro, C., Alcalde, L., Baldo, D., Cardozo, D. y Faivovich, J. 2008. Comparative larval morphology of eight species of *Hypsiboas* Wagler (Amphibia, Anura, Hylidae) from Argentina and Uruguay, with a review of the larvae of this genus. *Zootaxa* 1927: 1–66.
74. Lajmanovich, R. C. 2000. Interpretación ecológica de una comunidad larvaria de anfibios anuros. *Interciencia* 25: 71- 79.
75. Langone, J. A. y De Sá, R. O. 2005. Redescrición de la morfología larval externa de dos especies del grupo de *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae). *Phyllomedusa* 4(1): 49-59
76. Lannoo, M. (Ed.). 2005. Amphibian Declines: The Conservation Status of United States Species. University of California Press.
77. Lavilla, E. O., Ponssa, M. L. y Saleme, S. 2000. Caracterización de las larvas de *Bufo fernandezae* Gallardo, 1957 y *Bufo granulatus major* Müller & Hellmich, 1936 (Anura: Bufonidae) y clave para

- la identificación de las larvas de *Bufo* que habitan el Chaco Argentino. *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino* 17 (2): 333-344.
78. Lavilla, E. O. y Cej, J. M. 2001, Amphibians of Argentina. A second Update., 1987-2000. Monografie XXVIII. Museo Regionale Di Scienze Naturali.Torino. 177 pp.
 79. Lescano J. N., Bellis L. M., Hoyos L. E. y Leynaud G. C. 2015. Amphibian assemblages in dry forests: multi-scale variables explain variations in species richness. *Acta Oecologica* 65–66, 41–50.
 80. Lescano, J. N., Miloch, D. y Leynaud, G. C. 2018. Functional traits reveal enviromental constraints on amphibian community assembly in a subtropical dry forest. *Austral Ecology*. doi:10.1111/aec.12607
 81. López, J. A.; Scarabotti, P. A. y Ghirardi, R. 2011. Seasonal patterns of abundance and recruitment in an amphibian assemblage from the Paraná river floodplain. *Interciencia*, 36 (7) 538-544.
 82. MacKenzie, D. I. y Bailey, L. L. 2004. Assessing the Fit of Site-Occupancy Models. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 9 (3): 300–318 pp. DOI: 10.1198/108571104X3361
 83. MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Royle, J. A. y Langtimm, C. A., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83: 2248–2255.
 84. MacKenzie, D.I y Royle. 2005 Methodological Insights. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *Journal of Applied Ecology* 42, 1105-1114
 85. MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L. y Hines, J. E. 2006. Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence. Academic Press, New York, USA.
 86. Mazerolle, M. J. 2006. Improving data analysis in herpetology: using Akaike’s Information Criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses. *Amphibia-Reptilia*, 27: 169-180
 87. Mazerolle, M. J. 2019. AICcmodavg: Model Selection and Multimodel Inference Based on (Q)AIC(c). R Package Version 2.2-2. (2019). Available online at: <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>
 88. Mazerolle, M. J., Bailey, L. L., Kendall, W. L., Royle, J. A., Converse, S. J. y Nichols J. D. 2007. Making great leaps: accounting for detectability in herpetological field studies. *Journal of Herpetology* 41:672–689.
 89. Medina, R. G., Lira-Noriega, A., Aráoz, E. y Ponssa, M. A.2020. Potential effects of climate change on a Neotropical frog genus: changes in the spatial diversity patterns of *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae) and implications for their conservation. *Climatic Change*. <https://doi.org/10.1007/s10584-020-02677-7>
 90. Menin, M., Rossa-Feres, D. C. y Giaretta A. A. 2005. Resource use and coexistence of two syntopic hylid frogs (Anura, Hylidae) *Revista Brasileira de Zoologia* 22 (1): 61–72
 91. Mercolli, C., Dixon, J. R. y Yanosky, A. 1994. Spawning and Larval Development of *Scinax acuminata* Cope, 1862 (Anura: Hylidae). *Bull. Chicago Herp. Soc.* 29 (12): 271-274.
 92. Miller, D.A.W., Grant, E.H.C., Muths, E., Amburgey, S.M., Adams, M.J., Joseph, M.B., Waddle, J.H., Johnson, P.T.J., Ryan, M.E., Schmidt, B.R., Calhoun, D.L., Davis, C.L., Fisher, R.N., Green, D.M., Hossack, B.R., Rittenhouse, T.A.G., Walls, S.C., Bailey, L.L., Cruickshank, S.S., Fellers, G.M., Gorman, T.A., Haas, C.A., Hughson, W., Pilliod, D.S., Price, S.J., Ray, A.M., Sadinski, W., Saenz, D., Barichivich, W.J., Brand, A., Brehme, C.S., Dagit, R., Delaney, K.S., Glorioso, B.M., Kats, L.B., Kleeman, P.M., Pearl, C.A., Rochester, C.J., Riley, S.P.D., Roth, M., Sigafus, B.H. 2018. Quantifying climate sensitivity and climate-driven change in North American amphibian communities. *NATURE COMMUNICATIONS* | (2018) 9:3926 | DOI: 10.1038/s41467-018-06157-6 | www.nature.com/naturecommunications

93. Morello, J; Pengue, W. y Rodriguez, A. 2006. Etapas de uso de los recursos y desmantelamiento de la biota del chaco. Ecorregión Chaco Seco: 83-90. *En*: Brown, A.; Martínez Ortiz, U.; Acerbi, M. & Corcuera, J. (Eds); La situación ambiental argentina 2005. Fundación Vida Silvestre, Buenos Aires.
94. Navas, C. A. 1996. The effect of temperature on the vocal activity of tropical anurans: a comparison of high and low-elevation species. *Journal of Herpetology* 30:488–497.
95. Nevo, E., 1973. Adaptive variation in size of cricket frogs. *Ecology* 54:1271–1278.
96. Ngo, B. V., Lee, Y. F. y Ngo, C. D. 2020. Detection probability and site occupancy of the granular spiny frog (*quasipaa verrucospinosa*) in the tropical rain forests of bach ma national park, central Vietnam. *Russian Journal of Herpetology* 27 (1): 26-32.
97. Nomura, F., Rossa-Feres, D. C. y Langeani, F. 2009. Burrowing behavior of *Dermatonotus muelleri* (Anura, Microhylidae) with reference to the origin of the burrowing behavior of Anura. *J Ethol* 27:195–201.
98. Ocock, J. F., Kingsford, R. T., Penman, T. D. y Rowley, J. J. L. 2016. Amphibian Abundance and Detection Trends During a Large Flood in a Semi-Arid Floodplain Wetland. *Herpetological Conservation and Biology* 11:408–425.
99. Pellet, J. y Schmidt, B. R. 2005. Monitoring distributions using call surveys: estimating site occupancy, detection probabilities and inferring absence. *Biological Conservation* 123:27–35.
100. Peltzer, P. M., Lajmanovich, R. C., Attademo, A. M. y Cejas, W. 2005. Diversidad y conservación de anuros en ecosistemas agrícolas de Argentina: implicancias en el control biológico de plagas. *INSUGEO, Miscelánea*, 14: 399 – 416.
101. Peltzer, P. M. y Lajmanovich, R. C. 2007. Amphibians. *En*: M.H. Iriondo, J.C. Paggi, and M.J. Parma (Eds.) *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland* © Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
102. Peltzer, P.M., Lajmanovich, R. C., Attademo, M. A., Beltzer, A. H. 2006. Anuran diversity across agricultural pond in Argentina. *Biodiv Conserv* 15:3499–3513
103. Pengue, W. A. 2009. El Desarrollo rural sostenible y los procesos de agriculturización, ganaderización y pampeanización en la llanura Chaco-Pampeana. Cap. 2 Los Procesos productivos. *En*: El Chaco sin bosques: la Pampa o el desierto del futuro (Morello y Rodríguez. Ed.) 1a ed. - Buenos Aires: *Orientación Gráfica Editora*.
104. Pereyra, L. C., Akmentins, M. S., Vaira, M. y Moreno, C. E. 2018. Disentangling the multiple components of anuran diversity associated to different land-uses in Yungas forests, Argentina. *Animal Conservation*. doi:10.1111/acv.12406
105. Pereyra, L. C., Akmentins, M. S., Laufer, G. y Vaira, M. 2013. A new species of *Elachistocleis* (Anura: Microhylidae) from north-western Argentina. *Zootaxa* 3694 (6): 525–544.
106. Pérez Iglesias, J. M. y Natale, G. S. 2013. *Physalaemus cuqui* Lobo, 1993. Ampliación de su distribución y confirmación del registro para la provincia de Santiago del Estero, Argentina *Cuad. herpetol.* 27 (2): 173-176
107. Perotti, M. G. 1994. Aportes preliminares sobre la reproducción en una comunidad de anuros chaqueños en Argentina. *Cuad. herpetol.* 8 (1): 39-50.
108. Perotti, M. G. 1997^a. Modos reproductivos y variables reproductivas cuantitativas de un ensamble de anuros del Chaco Semiárido, Salta, Argentina. *Rev. Chilena de Historia Natural* 70: 277-288.
109. Perotti, M. G. 1997^b. The tapole of *Physalaemus cuqui* Lobo, 1993 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia* 18: 427-432.
110. Philibosian, R., Ruibal, R., Shoemaker, V.H. y McClanahan, L.L. 1974. Nesting behavior and early larval life of the frog *Leptodactylus bufonius*. *Herpetologica* 30 (4): 381-386.

111. Prado, C. P. A. y Heursel, A. D. 2006. THE TADPOLE OF *LEPTODACTYLUS ELENAE* (ANURA: LEPTODACTYLIDAE), WITH THE DESCRIPTION OF THE INTERNAL BUCCAL ANATOMY. *South American Journal of Herpetology*, 1(1): 79-86.
112. Ray, A. M., Gould, B. R. Hossack, A. J. Sepulveda, D. P. Thoma, D. A. Patla, R. Daley, y Al-Chokhachy, R. 2016. Influence of climate drivers on colonization and extinction dynamics of wetland-dependent species. *Ecosphere* 7(7): e 01409. 10.1002/ecs2.1409
113. R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL. <http://www.R-project.org/>
114. Reading, C.J. y Jofré, G.M. 2003. Reproduction in the nest building vizcacheras frog *Leptodactylus bufonius* in central Argentina. *Amphibia-Reptilia* 24: 415-427.
115. REGATTA/PNUMA-Instituto Desarrollo. 2017. Evaluación de la Vulnerabilidad e Impacto del Cambio Climático en el Gran Chaco Americano. Serie Clima 1, Investigación para el Desarrollo y Centro de Conocimiento para el Gran Chaco Americano y Cono Sur, 244pp.
116. Rodrigues da Silva, F., Candeira, C. P. y Rossa-Feres, D. C. 2012. Dependence of anuran diversity on environmental descriptors in farmland ponds *Biodivers Conserv* 21: 1411. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0252-z>
117. Rodrigues, D. J., Uetanabaro, M. y Lopes, F. S. 2007. Breeding biology of *Phyllomedusa azurea* cope, 1862 and *P. Sauvagii* Boulenger, 1882 (Anura) from the Cerrado, Central Brazil. *Journal of natural history*, 41(29–32): 1841–1851.
118. Rossa-Feres, D. C y Nomura, F. 2006. Characterization and taxonomic key for tadpoles (Amphibia: Anura) from the northwestern region of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotrop.*, vol. 5, no. 2 ISSN 1676-0611 <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n1/pt/abstract?identification-key+bn00706012006>
119. Royle, J. A. y Dorazio, R. 2008. Hierarchical Modeling and Inference in Ecology. Academic Press.
120. Salgado-Negret, B. y Paz, H. 2015. Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos. pp 12-35. En: Salgado-Negret, B. (ed). La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. Colombia. 236 pp.
121. Sanchez, L. C., Peltzer, P. M., Lajmanovich, R. C., Manzano, A. S. Junges, C. M. y Attademo, A. M. 2013. Reproductive activity of anurans in a dominant agricultural landscape from central-eastern Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 912-926, DOI: 10.7550/rmb.32842
122. Sandoval, M. T. 2004. Microanatomía oral y bucal de las larvas de tres especies de *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae). *Rev. Esp. Herp.* 18: 79-87.
123. Scott, N. J. y Woodward, B. D. 1994. Standard techniques for inventory and monitoring surveys at breeding sites. *En: Heyer, W.R., Donnelly, M.A., McDiarmid, R.W., Hayek, L.C., Foster, M.S. (Eds.), Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians.* Smithsonian Institution Press, Washington.
124. Schulze, A., Jansen, M. y Köhler, G. 2015. Tadpole diversity of Bolivia's lowland anuran communities: molecular identification, morphological characterisation, and ecological assignment. *Zootaxa* 4016 (1): 001–111.
125. Semlitsch, R. D., Bodie, J. R., 2003. Biological criteria for buffer zones around wetlands and riparian habitats for amphibians and reptiles. *Conserv. Biol.* 17, 1219e1228. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02177.x>.
126. Soberón, J. y Nakamura, M. 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods and assumptions. *PNAS* 116 (2): 19644–19650. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0901637106
127. Solano, H. 1987. Algunos aspectos de la biología reproductiva del sapito silabador *Leptodactylus fuscus* (Schneider) (Amphibia: Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia* 8: 111–128.

128. Stănescu, F., Marangoni, F., Reinko, I. y Cogălniceanu, D. 2016. Life history traits of a Neotropical microhylid (*Dermatonotus muelleri*, Boettger 1885) from the Arid Chaco, Argentina. *Herpetological Journal* 26: 41-48.
129. Suárez, R. P., Zaccagnini, M. E., Babbitt, K. J., Calamari, N. C., Natale, G. S., Cerezo, A., Codugnello, N., Boca, T., Damonte, M. J., Vera-Candioti, J. y Gavier-Pizarro, G. I. 2016. Anuran responses to spatial patterns of agricultural landscapes in Argentina. *Landscape Ecol.* 31, 2485–2505. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0426-2>
130. Sugiura, N. 1978. Further analysis of the data by Akaike's information criterion and the finite corrections. *Comm. Statist. Theory Methods* A7: 13-26.
131. Swartz, L.K., Lowe, W.H., Muths, E.L. y Hossack, B.R. 2020. Species-specific responses to wetland mitigation among amphibians in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Restoration Ecology* 28 (1) 206-214.
132. Tracy, C. R., Christian, K. A., y Tracy, R. 2010. Not just small, wet, and cold: effects of body size and skin resistance on thermoregulation and arboreality of frogs. *Ecology* 91, 1477-1484.
133. Torres, R., Gasparri, N. I., Blendinger, P. G. y Grau, H. R. 2014. Land-use and land-cover effects on regional biodiversity distribution in a subtropical dry forest: a hierarchical integrative multi-taxa study. *Reg Environ Change* 14:1549–1561. DOI 10.1007/s10113-014-0604-1
134. Vallejos, M., Volante, J. N., Mosciaro, M. J., Vale, L. M., Bustamante, M. L. y Paruelo, J. M. 2015. Transformation dynamics of the natural cover in the Dry Chaco ecoregion: a plot level geodatabase from 1976 to 2012. *Journal of Arid Environments*, 123, 3-11. doi: 10.1016/j.jaridenv.2014.11.009.
135. Vera Candioti, M. F. 2005. Morphology and feeding in tadpoles of *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Leptodactylidae). *Acta Zoologica* (Stockholm) 86: 1–11.
136. Vera Candioti, M. F., Brusquetti, F. y Netto, F. 2007 Morphological characterization of *Leptodactylus elenae* tadpoles (Anura: Leptodactylidae: *L. fuscus* group), from central Paraguay. *Zootaxa* 1435: 1–17
137. Volante, J. N., Mosciaro, M. J., Alcaraz-Segura, D., Vale, L. M., Viglizzo, E. F. y Paruelo, J. M. 2014. Dinámica del avance de la frontera agropecuaria y cambios funcionales en ecosistemas del Noroeste de Argentina. Eje temático 3, secc. 3.1, Cap. 27 En: SUELOS, PRODUCCIÓN AGROPECUARIA Y CAMBIO CLIMÁTICO: Avances en la Argentina (Medina, Zubillaga y Taboada-ed.) 1a ed. - Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación.
138. Watson, J. E. M., Evans, T., Venter, O., Williams, B., Tulloch, A., Stewart, C., Thompson, I., Ray, J. C., Murray, K., Salazar, A., McAlpine, C., Potapov, P., Walston, J., Robinson, J.G., Painter, M., Wilkie, D., Filardi, C., Laurance, W.F., Houghton, R.A., Maxwell, S., Grantham, H., Samper, C., Wang, S., Laestadius, L., Runting, R.K., Silva-Chávez, G.A., Ervin, J. y Linder Mayer, D. 2018. The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nature Ecology & Evolution* 2:599–610. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0490-x>
139. Walls, S. C., Barichivich, W. J., Brown, M. E., Scott, D. E. y Hossack, B. R. 2013. Influence of drought on salamander occupancy of isolated wetlands on the Southeastern Coastal Plain of the United States. *Wetlands* 33:345–354.
140. Wells, K. D. 1977. The social behavior of anuran amphibians. *Anim. Behav.* 25: 666-693.
141. Wells, K. D. 2007. The ecology and behavior of amphibians. Chicago, United States of America: The University of Chicago Press Chicago and London.

CONSIDERACIONES y CONCLUSIONES FINALES

Las actividades humanas, especialmente la conversión y degradación de los hábitats, están causando la disminución de la biodiversidad mundial. El conocimiento de la respuesta de los ensamblajes ecológicos locales a dichas actividades es escaso y preocupante, dada su importancia para muchas funciones y servicios de los ecosistemas. Según estimaciones, la reducción promedio de la biodiversidad local será de un 13,6 % de su riqueza para 2100 (Newbold *et al.*, 2015). Estimaciones que probablemente se vean exacerbadas por el cambio climático (Urban, 2015). En los hábitats más afectados por las presiones humanas, las estimaciones llegan a predecir una reducción de la riqueza de especies promedio del 76,5 %. Con pérdidas concentradas en países con alta diversidad biológica pero económicamente pobres (Newbold *et al.*, 2015).

La pérdida acelerada de especies de vida silvestre en el mundo (Barnosky *et al.*, 2011; Ceballos *et al.*, 2017), además de tener efectos negativos obvios sobre la biodiversidad, amenaza todas las dimensiones de las relaciones que los humanos tienen con la vida silvestre. Es particularmente preocupante la amenaza que representa esta situación para la seguridad alimentaria de muchas sociedades que dependen parcial o completamente de la caza de subsistencia, por ejemplo, como las que encontramos en el área de estudio (Camino *et al.*, 2018). Las medidas de conservación para resolver estas situaciones no pueden quedar ajenas a esta realidad y serán más efectivas cuando se basen en las percepciones y relaciones de los habitantes locales con la vida silvestre (Manfredo y Dayer 2004; St John *et al.*, 2011).

La expansión agrícola es una amenaza importante para los bosques semiáridos en varias regiones del mundo, particularmente en América del Sur, donde los bosques xerófilos del Cerrado y el Chaco experimentaron una de las tasas de pérdida más altas (Basualdo *et al.*, 2019). El Gran Chaco Sudamericano es el segundo bioma natural más grande de América del Sur. Su paisaje original era principalmente un parque con parches de maderas duras entremezcladas con pastizales (Bucher y Huszar, 1999). Actualmente experimenta un rápido cambio en el uso de la tierra, donde la planificación y las acciones de conservación son muy necesarias, sin embargo, los datos para una planificación de conservación efectiva son escasos (Machi *et al.*, 2019). La mayoría de las áreas boscosas de la región varían mucho en su cubierta leñosa debido a una larga historia antropogénica de ganadería extensiva, tala, incendios y producción de carbón (Grau *et al.*, 2008) y aún no está claro para muchos grupos de vertebrados si existen umbrales críticos en la cobertura y estructura leñosas más allá de las cuales las comunidades sufran reorganizaciones y / o pérdidas de especies. Esta brecha de conocimiento es preocupante, dada la rápida y continua transformación del hábitat en el Chaco. Sin embargo, se han reportado recientes avances para el grupo de las aves en la búsqueda de comprender como responde

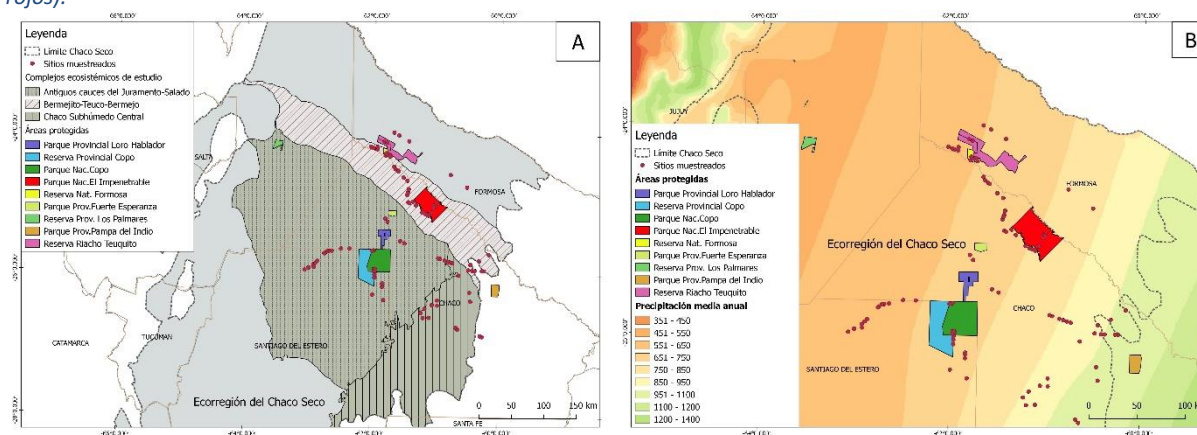
la biodiversidad a los cambios en la cobertura del bosque chaqueño (Semper-Pascual *et al.*, 2018; Machi *et al.*, 2019). Estos autores identificaron la pérdida de grupos funcionales claves de aves y describieron umbrales para este grupo en la ecorregión, como también reconocieron la existencia de una fuerte deuda de extinción no pagada para especies de aves donde las tierras de cultivo se han expandido recientemente (Semper-Pascual *et al.*, 2018), enfatizando la importancia de la protección y restauración de áreas de transición para preservar especies que de otro modo serían vulnerables a extinciones locales.

En el caso de los anfibios, existen algunos antecedentes. Attademo y colaboradores (2018) compararon poblaciones de anfibios anuros de la Provincia de Santa Fe en diferentes situaciones de uso de la tierra y observaron que la forma de producir alimentos, utilizando paquetes tecnológicos y altos insumos, tenían un impacto negativo en la diversidad de los anfibios respecto a producciones que respetan el medio ambiente. Por otro lado, en la Provincia de Misiones, Gangenova y colaboradores (2018, 2020) demostraron que la intensificación de actividades a gran escala como el monocultivo y la conversión de áreas boscosas, tienen consecuencias en la diversidad y tamaño de los anfibios anuros.

Bajo esta realidad resulta evidente que “desarrollo” y “conservación de anfibios” deben ser términos que convivan si deseamos un ambiente saludable y poblaciones viables de estos organismos. Se ha demostrado que es posible, si se aborda una mirada de paisaje adaptada a cada situación, al involucrar espacios protegidos y matrices productivas heterogéneas (Brüning *et al.*, 2018). Es en este sentido que el presente estudio toma relevancia.

Evaluaciones a escala mundial identifican entre las principales amenazas a los espacios protegidos terrestres, la sobreexplotación de recursos alrededor de las áreas, las modificaciones de pulsos naturales como el fuego (su promoción o supresión) y las invasiones por especies exóticas (Schulze *et al.*, 2018). En nuestra área de estudio existen no más de 10 espacios naturales protegidos (Fig. 48) con diferentes categorías o designaciones de organismos Nacionales, Provinciales, e Internacionales. Estas áreas protegidas comprendidas en las provincias de Chaco, Formosa y Santiago del Estero representan un 9,42, 8,39 y apenas un 1,5 % de su superficie provincial, respectivamente (SIFAP, 2018). Esta superficie se encuentra muy por debajo de los objetivos internacionales planteados para este año 2020 de protección efectiva del 17 % de zonas terrestres y aguas interiores - Meta Aichi 11 del Convenio sobre la Diversidad Biológica (CDB- Programa para el Medio Ambiente- ONU). Sumado a ello, si consideramos que la conversión de los bosques chaqueños avanza a paso firme desde el Sur, Este y Oeste en la subregión del Chaco Semiárido y que los escasos espacios protegidos se concentran en la porción central de los complejos ecosistémicos estudiados, existe una vasta superficie con escasa protección efectiva. En este sentido, a medida que los biomas de bosques se modifican y se pierden, la importancia de los hábitats modificados o secundarios para preservar la biodiversidad aumenta (Edwards *et al.*, 2014).

Figura 48: Mapas: A- indicando las áreas protegidas presentes los complejos ecosistémicos de estudio y las áreas de influencia. B- se muestra el gradiente ambiental de precipitaciones (gradiente marrón-verde) y los puntos de muestreo (puntos rojos).



Como hemos mencionado, la pérdida de hábitat, la fragmentación, las enfermedades y el cambio climático se encuentran entre los principales responsables de la disminución en las poblaciones de anfibios. Determinar la condición de cualquier población es un desafío y este desafío aumenta cuando se trata de animales de cuerpo pequeño que tienen hábitos crípticos, baja supervivencia y posiblemente un cambio frecuente en la población debido a las condiciones variables del hábitat o la alta variación en las tasas vitales (Gould *et al.*, 2012). Pese a estas dificultades, con este trabajo de tesis hemos procurado avanzar hacia una mejor comprensión de la situación que atraviesan las poblaciones de anfibios del Chaco Semiárido, aplicando metodologías como herramientas para desarrollar pautas para la conservación de este grupo y de los ecosistemas que habitan.

La obtención de variables ajustadas a la ocupación de las especies, como las obtenidas en esta tesis, plantea perspectivas para ampliar el estudio de anfibios a otras áreas del Chaco Semiárido y detectar sitios con posibilidad o no de ocupación para las especies, describir umbrales de tolerancia y desarrollar corredores de conservación, entre otras aplicaciones. Cabe mencionar que, nuestros resultados representan solo las especies predominantes (con mayor frecuencia de registro) del ensamble de anfibios existente, excluyendo especies de baja frecuencia o raras, que requieren estudios *in situ* más intensivos para tomar muestras de manera efectiva. Esto debería ser tenido en cuenta para extrapolar datos.

Finalmente, algunos de nuestros modelos explicaron la ocupación de las especies indicadoras solo parcialmente, destacando que otros factores también podrían ser predictores importantes de su ocurrencia y frecuencia. El desarrollo de monitoreos a largo plazo de las especies indicadoras y el aumento en el número de sitios, permitiría la construcción de modelos más complejos que analicen otras variables. Estudios más complejos y prolongados en el tiempo podrían brindar datos sobre estructuras metapoblaciones, fuentes, sumideros, extinción y colonización. Se ha demostrado que las fluctuaciones interanuales en variables climáticas, afectan los valores de extinción de las especies en

ciertos cuerpos de agua (Ray *et al.*, 2016). Programas de monitoreo a largo plazo pueden abordar dinámicas a escala de paisaje e influencias climáticas que rara vez se estudian (Jones, 2011).

Consideramos que los resultados de esta tesis pueden ser un aporte para encontrar la mejor manera de conjugar producción y desarrollo con conservación de anfibios. Comprendiendo como son los procesos que operan sobre las comunidades del Chaco Semiárido (recambio - anidamiento) y que variables determinan o influyen la ocupación por parte de las especies.

Si bien el debate sobre formas y modelos de conservación es de larga data y con múltiples visiones (ver en Brüning *et al.*, 2018), con este estudio concluimos que para el grupo de los anfibios anuros las estrategias de conservación dependerán del complejo ecosistémico donde nos situemos y de las especies y sus requerimientos.

Además, consideramos necesario expandir el conocimiento y comprender las funciones que desempeña la herpetofauna en los ecosistemas para que sean valorados y tenidos en cuenta en planes de manejo de paisajes, restauración y reconversión que involucra sistemas acuáticos y terrestres, desarrollando estrategias de conservación completas para especies y ecosistemas.

Como conclusiones finales, teniendo en cuenta los complejos ecosistémicos y las áreas protegidas en el área del Gran Chaco estudiada y en un escenario próximo de cambio climático con tendencias de ascenso de precipitaciones y temperatura en dicha área (REGATTA /PNUMA, 2017), podemos mencionar:

- El recambio de especies observado entre los sitios reproductivos teniendo en cuenta el gradiente de precipitaciones, implica la conveniencia de considerar pautas de conservación apuntando a la protección efectiva de múltiples sitios en este gradiente de recambio.
- En el gradiente estudiado existen áreas protegidas de grandes dimensiones para la región como el Parque y Reserva Provincial Copo, el Parque Nacional Copo y el Parque Nacional El Impenetrable con más de 100 mil hectáreas cada uno, pero no existe una red de pequeñas áreas que garantice la cobertura de la totalidad del gradiente ambiental para el mantenimiento del recambio de especies.
- La anidación entre complejos ecosistémicos sugiere que podrían considerarse sitios más ricos en especies para una protección efectiva (Socolar *et al.*, 2016). Estas conclusiones resultan importantes a la hora de dirigir las acciones de conservación de este grupo de organismos, considerando la posibilidad de diagramar corredores de biodiversidad o redes de áreas protegidas.
- El análisis entre complejos ecosistémicos donde el anidamiento resulta un factor de importancia, sugiere que la efectiva protección que ofrecen el PN El Impenetrable en la provincia del Chaco, la Reserva Natural Formosa y La Reserva de Usos Múltiples Riacho Teuquito en la provincia de Formosa serían fundamentales para el mantenimiento de la diversidad de especies del Complejo Bermejito-Teuco-Bermejo y el subconjunto de este, el Complejo Antiguos Cauces del Juramento-Salado.

Resaltamos igualmente que dentro de ambos complejos el gradiente de recambio de especies no estaría lo suficientemente representado.

- Las especies generalistas, como *Leptodactylus macrosternum*, así como otras especies analizadas de la familia Hylidae: *Scinax acuminatus*, *Dendropsophus nanus* y *Pseudis platensis* posiblemente no vean afectado su patrón de ocupación en el área de estudio o este se vea favorecido en el escenario de cambio climático.
- Las especies como *Phyllomedusa sauvagii*, *Leptodactylus bufonius* y *Leptodactylus fuscus*, y particularmente las dos primeras, que se encuentran relacionadas a variables de cobertura de bosque posiblemente se vean afectadas en sus patrones de ocupación en escenarios de potencial aumento de las precipitaciones y la temperatura, así como de cambio de uso del suelo.
- En los anfibios anuros estudiados las estrategias de conservación dependerán del complejo ecosistémico donde nos situemos y de las especies y sus requerimientos.

Bibliografía

1. Attademo, A. M., Lorenzón, R. E., Peltzer, P. M. y Lajmanovich, R. C. 2018. Diversity of Anurans in Rice Fields under Organic and Conventional Management in Santa Fe Province, Argentina. *Herpetological Review*, 49 (4): 632–635.
2. Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B. y Ferrer, E.A. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471: 51–57.
3. Basualdo, M., Huykman, N., Volante, J. N., Paruelo, J. M. y Piñero, G. 2019. Lost forever? Ecosystem functional changes occurring after agricultural abandonment and forest recovery in the semiarid Chaco forests. *Science of the Total Environment* 650: 1537–1546.
4. Bucher, E. H. y Huszar, P. C. 1999. Sustainable management of the Gran Chaco of South America: Ecological promise and economic constraints. *Journal of Environmental Management* 57, 99–108.
5. Brüning, L. Z., Krieger, M., Meneses-Pelayo, E., Eisenhauer, N., Ramirez Pinilla, M. P., Reu, B. y Ernst, R. 2018. Land-use heterogeneity by small-scale agriculture promotes amphibian diversity in montane agroforestry systems of northeast Colombia. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 264: 15–23.
6. Camino, M., Cortez, S., Altrichter, M. y Matteucci, S. D. 2018. Relations with wildlife of Wichi and Criollo people of the Dry Chaco, a conservation perspective. *Ethnobia Conserv* 7:11.
7. Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Dirzo, R. 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114(30): 60896096.
8. Edwards, D. P., Tobias, J. A., Sheil, D., Meijaard, E., Laurance, W. F. 2014. Maintaining ecosystem function and services in logged tropical forests. *Trends Ecol. Evol.* 29, 511–520.
9. Gangenova, E., Zurita, G. A. y Marangoni, F. 2018. Changes to anuran diversity following forest replacement by tree plantations in the southern Atlantic forest of Argentina. *Forest Ecology and Management* 424: 529-535.
10. Gangenova, E., Giombini, M. I., Zurita, G. A. y Marangoni, F. 2020. Morphological responses of three persistent native anuran species after forest conversion into monoculture pine plantations: Tolerance or prosperity? *Integrative Zoology* 0: 1–13. doi: 10.1111/1749-4877.12440
11. Gould, W. R., Patla, D. A., Daley, R., Corn, P. S., Hossack, B. R., Bennetts, R. y Peterson, C. R. 2012. Estimating Occupancy in Large Landscapes: Evaluation of Amphibian Monitoring in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Wetlands* 32:379–389. DOI 10.1007/s13157-012-0273-0
12. Grau, H. R., Gasparri, N. I., y Aide, T. M. 2008. Balancing food production and nature conservation in the Neotropical dry forests of northern Argentina. *Global Change Biology*, 14, 985–997.
13. Jones, J. P. G. 2011. Monitoring species abundance and distribution at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology* 48: 9–13.
14. Macchi, L., Bauman, M., Bluhm, H., Baker, M., Levers, C., Grau, H. R. y Kuemmerle, T. 2019. Thresholds in forest bird communities along woody vegetation gradients in the South American Dry Chaco. *Journal of Applied Ecology*. DOI: 10.1111/1365-2664.13342
15. Manfredo, J. y Dayer, A. A. 2004. Concepts for exploring the social aspects of human–wildlife conflict in a global context. *Human Dimensions of Wildlife* 9: 317–328.
16. Newbold, T., Hudson, L., Hill, S., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R., Boerger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Diaz, S., Echeverria-Londono, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhousseini, T., Ingram, D.J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Pinto Correia, D., Martin, C. D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H. R. P., Purves, D. W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S. L., Weiher, E., White, H. J., Ewers, R. M., Mace, G. M., Scharlemann, J. P. W. y Purvis, A. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520, 45–50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>.

17. Urban, M. C. (2015). Accelerating extinction risk from climate change. *Science* 348, 571-573.
18. REGATTA/PNUMA - Instituto Desarrollo. 2017. Evaluación de la Vulnerabilidad e Impacto del Cambio Climático en el Gran Chaco Americano. Serie Clima 1, Investigación para el Desarrollo y Centro de Conocimiento para el Gran Chaco Americano y Cono Sur, 244pp.
19. Semper-Pascual, A., Macchi, L., Sabatini, F. M., Decarre, J., Baumann, M., Blendinger, P. G., Kuemmerle, T. (2018). Mapping extinction debt highlights conservation opportunities for birds and mammals in the South American Chaco. *Journal of Applied Ecology*, 55, 1218–1229.
20. Schulze, K., Knights, K., Coad, L., Geldmann, J., Leverington, F., Eassom, A., Marr, M., Butchart, S. H. M., Hockings, M. y Burgess, N. D. 2018. An assessment of threats to terrestrial protected areas. *Conservation Letters*. 11: e12435. <https://doi.org/10.1111/conl.12435>
21. St John, F. A., Edwards, Jones. G y Jones, J. P. 2011. Conservation and human behaviour: lessons from social psychology. *Wildlife Research* 37(8): 658667.
22. Ray, A. M., Gould, B. R. Hossack, A. J. Sepulveda, D. P. Thoma, D. A. Patla, R. Daley, y Al-Chokhachy, R. 2016. Influence of climate drivers on colonization and extinction dynamics of wetland-dependent species. *Ecosphere* 7(7): e 01409. 10.1002/ecs2.1409
23. SIFAP, 2018. Sistema Federal de Áreas Protegidas. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable- <https://www.argentina.gob.ar/ambiente/tierra/protegida/sifap>
24. Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W.E. y Edwards, D. P. 2016. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends in Ecology and Evolution*, 31 (1). pp. 67-80.