



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA**

**Evaluación del impacto del cambio climático sobre los patrones de
distribución geográfica de los géneros *Oreophrynella*, *Stefania* y
Tepuihyla en la provincia biogeográfica de Pantepui**

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la ilustre Universidad Central de Venezuela, por la bachiller Ygrein Diznarda Roos Arzola como requisito parcial para optar al título de Licenciada en Biología.

Tutores: Dr. César Molina†
Dra. María Eugenia Grillet

Caracas, Venezuela
Julio 2015

Este trabajo va dedicado a mi familia, mi apoyo incansable.

A mis sobrinas, que son mi motivación diaria.

Y a la memoria del Dr. César Molina, un investigador ejemplar.

“Haz de tu vida un sueño, y de tu sueño una realidad”.

Antoine de Saint-Exupéry

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi eterno agradecimiento a todos los que influyeron de alguna manera en mí para poder culminar este trabajo. A mis padres, por estar allí conmigo, instándome a continuar sin importar nada, a mi familia por el apoyo y la motivación de mejorar cada día más. Nada de esto sería realidad sin sus palabras de aliento y palmaditas en la espalda en las altas y en las bajas. Un agradecimiento muy especial a los dos investigadores que me acompañaron durante el proceso de elaboración de este trabajo especial de grado, César Molina, quien fuera mi tutor inicial, por creer que podría llevar a cabo esta empresa y apoyarme a lograrlo, fue un trabajo difícil pero satisfactorio y no puedo expresar lo dura que fue su partida; y María Eugenia Grillet, una gran persona, con mucha paciencia que me ayudó en todo lo que pudo, sus consejos, sugerencias y conversaciones fueron en extremo valiosas. Me gustaría pensar que ambos tutores están orgullosos del resultado.

Quiero hacer una especial mención a Celsa Señaris y Fernando Rojas por su colaboración durante toda mi tesis. Sus experiencias y sugerencias, fueron aleccionadoras e invaluable.

Quiero agradecer especialmente a Laura Delgado, por haberme dado su apoyo incondicional desde el primer día de clases, con su frase inolvidable “Esta carrera es difícil, pero vale la pena. Sí se puede”. Y a todos los profesores que influyeron en mi desarrollo durante la carrera, en particular, Sheila Marques, Nora Malaver, María del Pino Rodríguez, Jorge Pérez, Renato de Nobrega, y algunos más. Soy una mejor persona, y mejor profesional gracias a ustedes.

Finalmente, no hay espacio suficiente para expresar el agradecimiento de las personas incondicionales, Ingrid Márquez, Alejandro Hernández, Belize Gómez, Vicky Malavé, Lorena Colina, Williams Hernández, Kimberlyn Fonseca, Victor Hugo Aguilar, Karen Kiser, Juan Vicente Hernández, Joxmer Scott, Eudaliz Ménez, a todos ustedes ¡Mil Gracias!

RESUMEN

El objetivo del presente estudio fue predecir el efecto de las variaciones de temperatura asociadas al cambio climático global futuro sobre la distribución geográfica de tres géneros endémicos de anfibios de la provincia biogeográfica del Pantepui Venezolano: *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla*. Se esperaba evidenciar un impacto significativo de los cambios en temperatura sobre la distribución espacial de los grupos de ranas endémicas y de hábitat actual disjunto bajo estudio, siendo dicho efecto mayor en aquellas ranas de nicho muy restringido. Esta hipótesis fue confirmada al modelar, validar y proyectar sobre mapas, y mediante el algoritmo de Máxima Entropía (Maxent), la distribución espacial de las ranas bajo condiciones bioclimáticas actuales y bajo escenarios teóricos del cambio climático propuesto por el Panel Intergubernamental para el Cambio Climático (RCP4.5). Específicamente, para *Stefania* y *Tepuihyla* y bajo las condiciones actuales, se observó que el modelo predice una distribución potencial fragmentada, mientras que para el 2100, el riesgo de pérdida de área habitable idóneo es alto. Respecto al género *Oreophrynella*, se proyectan pocas áreas potencialmente habitables en las adyacencias del área de distribución conocida, pero áreas favorables amplias y continuas hacia el sector nor-occidental del escudo Guayanés Venezolano. Sin embargo, en escenarios futuros, la reducción de áreas idóneas, especialmente en su distribución conocida, es notable para este grupo. Finalmente, la pérdida temporal de áreas habitables en la distribución conocida y potencial es una evidencia del elevado riesgo de extinción para los tres géneros de anfibios evaluados.

Palabras Clave: Modelo de Distribución de Especies, *Oreophrynella*, *Stefania*, *Tepuihyla*, Cambio climático, Maxent.

CONTENIDO

ÍNDICE DE TABLAS	vii
ÍNDICE DE FIGURAS	ix
INTRODUCCIÓN	1
MARCO TEÓRICO	5
ANTECEDENTES	12
OBJETIVOS	
Objetivo General	16
Objetivos Específicos	16
HIPÓTESIS	17
ÁREA DE ESTUDIO	18
Grupo de estudio	23
METODOLOGÍA	30
Datos Biológicos	30
Datos Ambientales	32
Calidad y sesgo de los datos	34
Herramientas	35
Generación de los mapas de distribución geográfica actual por puntos o localidades	37
Generación de los mapas de distribución geográfica potencial actual	38
Generación de los mapas de distribución geográfica potencial a futuro	42
RESULTADOS	44
Género <i>Oreophrynella</i>	45
Género <i>Stefania</i>	55
Género <i>Tepuihyla</i>	65

• <i>Tepuihyla edelcae</i>	75
DISCUSIÓN	81
a) Patrones Generales de Distribución Potencial	81
b) <i>Oreophrynella</i>	86
c) <i>Stefania</i>	87
d) <i>Tepuihyla</i>	88
CONCLUSIONES	91
BIBLIOGRAFÍA	92
APÉNDICE	112

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Detalle de registros y localidades por género, empleados en el estudio	31
Tabla 2. Descripción de las variables bioclimáticas empleadas en el Modelo de Distribución de Especies de los géneros de estudio.	33
Tabla 3. Conjuntos de variables bioclimáticas empleadas en el modelo de distribución geográfica para los géneros <i>Oreophrynella</i> , <i>Stefania</i> y <i>Tepuihyla</i> .	40
Tabla 4. Matriz de Confusión.	42

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Diagrama BAM de interacciones entre la especie y las condiciones ambientales asociadas a la geografía donde habita	9
Figura 2. Comparación de comunidades de herpetofauna en macizos de la región Pantepui	13
Figura 3. El Escudo Guayanés y sus delimitaciones.	18
Figura 4. Subdivisión de los tepuyes venezolanos basado en la geología, fisiografía y fitogeografía de la región.	19
Figura 5. Especies del género <i>Oreophrynella</i> .	26
Figura 6. Especies del género <i>Stefania</i> .	27
Figura 7. Especies del género <i>Tepuihyla</i> .	29
Figura 8. Tepuyes principales de la Provincia Pantepui en Venezuela, indicando los cinco sectores florístico-ecológicos.	44
Figura 9. Distribución Geográfica de las especies venezolanas del género <i>Oreophrynella</i> .	45
Figura 10. Distribución potencial del género <i>Oreophrynella</i> en función de 19 variables bioclimáticas.	47
Figura 11. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de <i>Oreophrynella</i> en función de 19 variables bioclimáticas.	47
Figura 12. Evaluación de la contribución de las variables bioclimáticas en el Modelo de Distribución Geográfica de <i>Oreophrynella</i> .	48
Figura 13. Análisis de correlación de Spearman (ρ) para el género <i>Oreophrynella</i> de acuerdo a 19 variables bioclimáticas.	49
Figura 14. Distribución potencial del género <i>Oreophrynella</i> en función de 10 variables bioclimáticas.	50
Figura 15. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de <i>Oreophrynella</i> en función de 10 variables bioclimáticas.	51
Figura 16. Distribución potencial del género <i>Oreophrynella</i> en función de condiciones	52

climáticas para el período 2050.	
Figura 17. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de <i>Oreophrynella</i> en función de condiciones climáticas para el período 2050.	53
Figura 18. Distribución potencial del género <i>Oreophrynella</i> en función de condiciones climáticas para el año 2070.	54
Figura 19. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de <i>Oreophrynella</i> en función de condiciones climáticas para el período 2070.	55
Figura 20. Distribución Geográfica de las especies venezolanas del género <i>Stefania</i> .	56
Figura 21. Distribución potencial del género <i>Stefania</i> en función de 19 variables bioclimáticas.	58
Figura 22. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de <i>Stefania</i> en función de 19 variables bioclimáticas.	59
Figura 23. Evaluación de la contribución de las variables bioclimáticas en el Modelo de Distribución Geográfica de <i>Stefania</i> .	59
Figura 24. Análisis de correlación de Spearman (ρ^2) para el género <i>Stefania</i> de acuerdo a 19 variables bioclimáticas.	60
Figura 25. Distribución potencial del género <i>Stefania</i> en función de 9 variables bioclimáticas.	61
Figura 26. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de <i>Stefania</i> en función de 9 variables bioclimáticas.	62
Figura 27. Distribución potencial del género <i>Stefania</i> en función de condiciones climáticas para el período 2050.	63
Figura 28. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de <i>Stefania</i> en función de condiciones climáticas para el período 2050.	63
Figura 29. Distribución potencial del género <i>Stefania</i> en función de condiciones climáticas para el período 2070.	64
Figura 30. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de <i>Stefania</i> en función de condiciones climáticas para el período 2070.	65

Figura 31. Distribución Geográfica de las especies Venezolanas del género <i>Tepuihyla</i> .	66
Figura 32. Distribución potencial del género <i>Tepuihyla</i> en función de 19 variables bioclimáticas.	67
Figura 33. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de <i>Tepuihyla</i> en función de 19 variables bioclimáticas.	68
Figura 34. Evaluación de la contribución de las variables bioclimáticas en el Modelo de Distribución Geográfica de <i>Tepuihyla</i> .	69
Figura 35. Análisis de correlación de Spearman (ρ^2) para el género <i>Tepuihyla</i> de acuerdo a 19 variables bioclimáticas.	70
Figura 36. Distribución potencial del género <i>Tepuihyla</i> en función de 9 variables bioclimáticas.	71
Figura 37. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de <i>Tepuihyla</i> en función de 9 variables bioclimáticas.	71
Figura 38. Distribución potencial del género <i>Tepuihyla</i> en función de condiciones climáticas para el período 2050.	72
Figura 39. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de <i>Tepuihyla</i> en función de condiciones climáticas para el período 2050.	73
Figura 40. Distribución potencial del género <i>Tepuihyla</i> en función de condiciones climáticas para el período 2070.	74
Figura 41. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de <i>Tepuihyla</i> en función de condiciones climáticas para el año 2070.	75
Figura 42. Distribución potencial de la especie <i>Tepuihyla edelcae</i> en función de 9 variables bioclimáticas.	76
Figura 43. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de <i>Tepuihyla edelcae</i> en función de 9 variables bioclimáticas.	77
Figura 44. Distribución potencial del género <i>Tepuihyla edelcae</i> en función de condiciones climáticas para el período 2050.	78

Figura 45. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de <i>Tepuihyla edelcae</i> en función de condiciones climáticas para el período 2050.	78
Figura 46. Distribución potencial del género <i>Tepuihyla edelcae</i> en función de condiciones climáticas para el año 2070.	79
Figura 47. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de <i>Tepuihyla edelcae</i> en función de condiciones climáticas para el período 2070.	80

INTRODUCCIÓN

Los anfibios son un componente importante en las comunidades y ecosistemas del mundo, no solo por su gran riqueza de especies, sino porque alcanzan grandes abundancias poblacionales (especialmente los sapos y las ranas) que aportan cantidades significativas de biomasa al flujo de energía del ecosistema, siendo además piezas centrales de la trama trófica al actuar como depredadores de invertebrados y/o como presas de otros vertebrados (Blaustein, 1994). Incluso en sus estadios larvales, algunos anfibios controlan el crecimiento de las algas y consumen larvas de invertebrados acuáticos (Young y col., 2004; Whiles y col., 2006). Por otra parte, los anfibios son bioindicadores de la calidad ambiental, tanto en el medio acuático como en el terrestre. Su ciclo de vida complejo con un estadio larval, por lo general acuático, y un generalizado estadio postmetamórfico terrestre, los hace sensibles ante la exposición de contaminantes y agroquímicos, así como al cambio climático y a la alteración y pérdida de sus hábitats (Duellman y Trueb, 1986; Young y col., 2004).

Los anfibios enfrentan actualmente una crisis de extinción a escala global (Wake y Vredenburg, 2008), encontrándose entre los vertebrados más amenazados del planeta (Stuart y col., 2006; Hoffmann y col., 2010). La Evaluación Global de los Anfibios (GAA, por sus siglas en inglés) realizada en el 2004 mediante los criterios de la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés), indicó que el 32,5% de las especies conocidas a nivel mundial se encuentran amenazadas, es decir, se encuentran clasificadas bajo las categorías de Vulnerable, En Peligro o En Peligro Crítico (Baillie y col., 2004). El aumento de la tasa de extinción y la disminución poblacional de especies de anfibios se debe, en su mayoría, a factores antrópicos tales como: la modificación, degradación y pérdida de hábitat (Stuart y col., 2006; Grifit y col., 2008); la introducción de especies exóticas invasoras; las enfermedades

infecciosas, la contaminación de cuerpos de agua y los cambios climáticos (Stuart y col., 2004; Collins, 2010); además de la radiación ultravioleta y la lluvia ácida (Young y col., 2001). Adicionalmente, muchas disminuciones poblacionales, sobre todo en las regiones montañosas, se deben a la presencia del hongo quítrido *Batrachochytrium dendrobatidis* el cual ocasiona la quitridiomycosis en los anfibios (Berger y col., 1998; Skerratt y col., 2007; Wake y Vrendenburg, 2008), enfermedad aparentemente implicada en la mayoría de los casos de disminuciones poblacionales rápidas de anfibios a escala mundial (Stuart y col., 2004; Lips y col., 2006; Cheng y col., 2011).

Entre las consecuencias de las variaciones climáticas que se estiman se materializarán para el futuro cercano se describe el aumento de la temperatura y los cambios en los patrones de precipitación (promedio, extremos, variabilidad y estacionalidad), aumentos en el contraste entre zonas y estaciones húmedas y secas, además de la frecuencia e intensidad de eventos extremos (tormentas, inundaciones, sequías y fuegos) (Allen e Ingram, 2002; IPCC, 2013). Desde finales del siglo pasado se le ha dado gran importancia a la variación climática que se ha venido produciendo en todo el planeta. Conforme se hace más evidente esta variación, han aumentado las preguntas de cómo afectará este fenómeno la vida de los organismos vivos, incluido el hombre, de forma que han incrementado los análisis de la relación entre los seres vivos y los cambios ambientales globales. Particularmente, varias investigaciones han indicado que el clima no sólo afectará al planeta en términos latitudinales, sino también en lo altitudinal. Tomemos por ejemplo la temperatura del aire: la variación pronosticada a futuro es un aumento gradual de temperatura que afectará desde las tierras bajas hasta las tierras altas, lo cual puede conducir a cambios en la extensión y distribución horizontal y vertical de los hábitats terrestres, y por ende a su vez de la flora y fauna presente en ellos. Estos cambios tendrán mayor impacto en aquellos hábitats de poca extensión y en sitios de latitudes mayores con temperaturas bajas (IPCC, 2002, 2007; Rull,

2004a, 2005b, 2007; Andressen, 2007; Dyurgerov & Meier, 2010). Estas situaciones pueden afectar directa o indirectamente a las especies ya que pueden generar modificaciones en las distribuciones espaciales, pérdida de hábitat, interrupciones poblacionales, incremento del estrés fisiológico, cambios en las habilidades competitivas, y en la interacción con nuevos patógenos y/o especies invasoras, entre otros (Foden y col., 2008).

En lo que respecta a los anfibios, se espera que muchas especies de este grupo, junto a especies de aves y corales entre otros, sean susceptibles a los efectos del cambio climático, por lo que los anfibios han sido catalogados como altamente vulnerables ante esta eventual modificación ambiental (Sodhi y col., 2008; Foden y col., 2013). A manera de ilustración, en un estudio-revisión reciente se midió la susceptibilidad de unas 6.222 especies de anfibios al efecto del cambio climático, encontrándose que unas 3.217 (52%) podían ser muy afectadas por este fenómeno producto de: a) sus restricciones de hábitats, b) alta dependencia de microhábitats particulares, c) asociación crítica con factores ambientales que eventualmente serían modificados por el cambio climático, d) una alta susceptibilidad a la quitridiomycosis, e) limitaciones por dispersión debido a barreras geográficas, y f) limitaciones en la capacidad de establecerse en nuevas localidades (Foden y col., 2008). En consecuencia, y debido al hecho de que la temperatura disminuye con el aumento de la altitud, no es ilógico pensar que con el aumento de la temperatura del aire ocurra un desplazamiento altitudinal de las condiciones del nicho de una o más especies de anfibios y por tanto un desplazamiento geográfico de sus poblaciones (IPCC, 1995, 2002, 2007; Rull, 2004a, 2005b, 2007; Rull y Vega-Vilarrubia, 2006; Andressen, 2007). Sin embargo, este desplazamiento altitudinal puede verse limitado o no ser posible en especies que habitan altitudes elevadas, lo cual podría conducir a su extinción local o global, siendo especialmente vulnerables aquellas que presentan distribuciones geográficas y altitudinales restringidas o son endémicas de tierras altas. Específicamente, la variación de área geográfica es un factor importante en el análisis del riesgo de

extinción de las especies de anfibios (IPCC, 1995, 2002, 2007; Zimmermann y Kienast, 1999 en Beniston, 2003; Rull, 2005b; Sodhi y col., 2008). Andressen (2007) expone que los ecosistemas frágiles son más vulnerables a las condiciones del cambio climático actual, puesto que se estima que el cambio será más drástico en el último milenio, en comparación con eventos de cambio climático en eras anteriores, siendo la capacidad de desarrollar estrategias adaptativas muy limitada. Además, Ohlemüller y col. (2008) indican que los centros de alta diversidad de especies raras (endemismo) se irán reduciendo, viéndose en riesgo las especies de alta montaña y de distribución restringida que allí habitan.

En este particular, en Venezuela, el grupo de los anfibios anuros tiene un alto grado de endemismo y muchas de las especies muestran distribuciones restringidas, generando que la provincia del Pantepui en la Guayana venezolana, sea una de las regiones con mayor endemismo de este grupo taxonómico, junto con la Cordillera Andina y la Cordillera de la Costa (Barrio-Amorós y Torres, 2010). Señaris y col. (2009b) indican que de las 31 especies de anuros endémicos en el Parque Nacional Canaima, 84% son de tierras altas (Pantepui) y el 16% restante pertenecen a elevaciones intermedias. Por otro lado, estos autores señalan que las condiciones climáticas afectan la distribución de los anfibios, y asumiendo que el clima de las cadenas de tepuyes orientales es relativamente similar en sus cimas, es posible que la riqueza esté determinada por la diversidad de hábitats, ecosistemas, historia geológica particular, conectividad entre ecosistemas adyacentes o la altura. Por otro lado, es importante mencionar que gran parte de las especies de anfibios de la Guayana tienen baja capacidad de dispersión (en comparación con las aves, por ejemplo) y presentan distribuciones restringidas o endémicas de la Provincia de Pantepui. Myers y Donnelly (2001), McDiarmid y Donnelly (2005) y MacCulloch y col. (2007), indican que generalmente la composición de anfibios presente en las cimas tepuyanas difieren en gran medida de la composición en las laderas de los tepuyes, por lo tanto es posible que tanto la elevación

como el microhábitat sean factores influyentes en la distribución geográfica de las especies, lo cual podría explicar el hecho de que muchas de las especies están restringidas a una o pocas cimas tepuyanas.

Por todas las consideraciones anteriores, el objetivo central del presente estudio fue mapear, mediante el uso de modelos de nicho ecológico (MNE), la distribución potencial de un conjunto de especies de anfibios anuros endémicos de las tierras medias y altas del Pantepui Venezolano, pertenecientes a los géneros *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla*, y predecir el impacto que el cambio climático podría tener sobre dicha distribución (en el espacio geográfico, y en el gradiente altitudinal) en el tiempo futuro, bajo los escenarios de cambio climático propuestos por el Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC).

MARCO TEÓRICO

Cambio Climático

El cambio climático es un proceso ambiental que sufre el planeta provocado por la elevación de las concentraciones de diferentes gases tóxicos, principalmente dióxido de carbono (CO₂), que generan un efecto invernadero, manteniendo la atmósfera caliente (IPCC, 1995, 2002, 2007; Thomas y col., 2004; Andressen, 2007; Solomon y col. 2009; Dyurgerov y Meier, 2010). El Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático, IPCC (2013), y numerosos investigadores indican que la pérdida de biodiversidad a nivel mundial es una consecuencia segura de la variación climática. Por otro lado, Solomon y col. (2009), en conjunto con los expertos del IPCC (2013), califican el cambio climático como irreversible. Una de las consecuencias conocidas del efecto invernadero se refiere al aumento proporcional entre las concentraciones de CO₂ y la temperatura ambiental, lo que a su vez produce una elevación del nivel promedio del mar, el cual Pfeffer y col. (2008) estiman en un aumento de hasta 7 m si el promedio de temperatura continúa acrecentándose entre 2° y 4°C (IPCC, 2007, 2013; Rull y Vega-Vilarrubia, 2006). En cuanto a las

precipitaciones, es conocido que los calentamientos ambientales generan cambios en los patrones de precipitación (Allen e Ingram, 2002). Aunque se prevé una variación en la precipitación global, Solomon y col. (2009) sugieren que habrá un descenso generalizado de lluvias en algunas grandes regiones, y aunque no hacen inferencias sobre cambios de patrones de precipitación a escalas menores, indican que aumentarán las concentraciones de vapor de agua atmosféricas debido a la expansión termal, por lo tanto podría esperarse un cambio en el transporte de vapor de agua y en el ciclo hidrológico. Este cambio a su vez podría significar un desplazamiento hacia los polos de la Celda de Hadley, favoreciendo así la formación de desiertos a mayores latitudes (variación de 15° a 40° de latitud en cada hemisferio) (IPCC, 1995, 2002, 2007, 2013; Meehl y col., 2007). La región Guayanesa Venezolana está fuertemente afectada por 5 sistemas atmosféricos (alta presión del Atlántico norte y sur, frentes de aire frío del norte y del sur, y la Zona de Convergencia Intertropical, ZCIT) y por el fenómeno Niño/Niña (Andressen, 2007; Grillet y col., 2014), los cuales se verán afectados con el aumento gradual de la temperatura del aire y superficie del mar estimada para el siglo XXI (IPCC, 2007, 2013).

Actualmente, el IPCC (2013) ha definido cuatro escenarios de condiciones posibles para el siglo XXI; estos son escenarios de emisión denominados Sendas Representativas de Concentración (RCP, por sus siglas en inglés, Representative Concentration Pathways) que varían dependiendo del cambio en la diferencia de cantidad de calor que entra y sale de la atmósfera con respecto a la cantidad de calor que entraba y salía de la atmósfera previo a la revolución industrial, esto es llamado Forzamiento Radiactivo (FR). Cada escenario contempla los posibles efectos de las políticas y acuerdos internacionales de mitigación de emisiones de gases invernaderos limitando el cambio climático. Estos a su vez, están definidos por un total de FR estimado para el año 2100 en el rango de 2,6 – 8,5 W/m², siendo el RCP2.6 un escenario de tendencia decreciente del FR, el RCP4.5 de FR con tendencia estable en 2100 y los RCP6.0 y RCP8.5 con tendencia creciente.

Nicho Ecológico

El concepto de nicho es central en la ecología. Elton (1927, en Peterson y col., 2011) definió al nicho como el papel funcional que cumple la especie en la comunidad, mientras que Grinnell (1917, en Peterson y col., 2011) lo definió como el conjunto de factores abióticos que influyen sobre el desarrollo de la especie. Hutchinson (1957, en Peterson y col., 2011) por su parte lo caracterizó como el conjunto de condiciones ambientales (hipervolumen) donde la especie puede sobrevivir y reproducirse. Este último autor distinguió el nicho fundamental o potencial definido en ausencia de interacción de especies y el nicho realizado cuando se incluyen y consideran los efectos de las interacciones entre especies (Chase & Leibold, 2003, en Peterson y col., 2011). La relación existente entre el espacio geográfico y el nicho ecológico, se podría concebir como la delimitación de áreas geográficas donde existen las propiedades ecológicas adecuadas para la especie, y el estudio de esta relación ha tenido un gran auge en los últimos años, en especial considerando el avance de las tecnologías de Sistemas de Información Geográfica (SIG), y la facilidad de estimación de la distribución geográfica basada en los atributos ambientales correlacionados con el nicho de un grupo de organismos (Peterson y col., 2011).

El nicho de una especie podría ser caracterizado por los dos siguientes métodos: a) Mecanísticos, los cuales requieren modelos fisiológicos y funciones que describan la fisiología ecológica de la especie (Kearney y Porter, 2009). Esta técnica es bastante útil, pues estima el nicho directamente y se basa en la información directa de la biología de la especie la cual se puede obtener de forma independiente a métodos correlativos; sin embargo, son poco recomendables para análisis de altos números de especies; y b) Correlativos, los cuales hacen estimaciones a partir de datos de distribución geográfica, es decir, de observaciones de presencia/ausencia de la especie en relación a la variación ambiental, aunque esto implique que la distribución basada en

puntos geográficos de ocupación reduzca la estimación del nicho al no considerar todas las interacciones bióticas y las limitaciones de dispersión.

Modelos de Nichos Ecológicos

El desarrollo de técnicas estadísticas y los SIG han permitido la consolidación de la herramienta metodológica conocida como modelos de nicho ecológicos (MNE) o modelos de distribución de especies - MDE (Guisan y Zimmermann, 2000; Araújo & Guisan, 2006). Paralelamente, hay una creciente disponibilidad de información espacial temática georreferenciada, en forma de las denominadas “capas geográficas” que contienen información específica de variables ambientales a múltiples resoluciones, escalas y formatos de presentación (Soberón y Peterson, 2004). Los MNE predicen lo adecuada que es un área geográfica para el desarrollo de una determinada especie en relación con las condiciones ambientales analizadas (ej.: clima, vegetación, suelo, topografía, etc). Los MDE son modelos correlativos predictivos que buscan relacionar, a través de un algoritmo o metodología estadística, los datos de la especie (presencia/ausencia) con diferentes variables abióticas y bióticas que describen las condiciones ambientales, proyectando o extrapolando esta relación al resto del área de estudio a fin de identificar áreas adecuadas de habitabilidad por parte de la especie bajo estudio. Estos modelos predicen espacio geográfico y distribución potencial de la especie.

En los MNE suelen usarse datos de presencia y ausencia de un grupo determinado, los cuales aportan gran información sobre la dinámica de las poblaciones en estudio. Los datos de ausencia aportan al modelo una medida de las interacciones de la especie, el efecto Allee e información sobre la dispersión del grupo (Peterson y col., 2011); los datos de presencia indican el área realmente ocupada por la especie para un momento determinado, por lo tanto la no presencia podría significar que dicha área no es apropiada para el grupo (Elith y col., 2011).

Entonces, este método de MNE realiza estimaciones a lo largo de un continuum entre el nicho fundamental existente y el nicho ocupado (Peterson y col., 2011). Esto se puede observar gráficamente mediante un diagrama BAM, el cual se muestra en la figura 1. En este diagrama se refleja la relación entre los factores escenopoéticos (abióticos) favorables a la especie, (A) donde la especie podría habitar, los factores bióticos favorables para dicha especie (B), y las áreas donde puede moverse esa especie, dispersión (M). Lo que pretende estimar el MNE es el área de intersección entre estos tres factores (G_0). En otras palabras, en los MNE se hace énfasis en el concepto de nicho potencial puesto que solo toman en cuenta los requerimientos ambientales cuando se modela, sin embargo lo que realmente se está analizando es el nicho realizado, porque el modelaje se basa en registros donde actualmente está la especie cuyo patrón actual de distribución es reflejo de la interacción de: condiciones ambientales adecuadas, interacción con otras especies y su limitación por dispersión (Peterson y col. 2011).

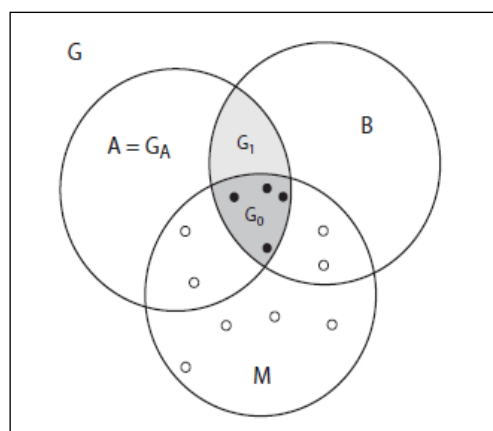


Figura 1. Diagrama BAM de interacciones entre la especie y las condiciones ambientales asociadas a la geografía donde habita. Donde B=factor biótico, A=factor abiótico, M=factores de Movilidad (o dispersión). G=área en consideración, G_A =área de condiciones abióticas favorables,

G_0 =área ocupada por la especie, G_i =área colonizable, círculos blancos=áreas de ausencia de la especie, círculos negros=áreas de presencia de la especie. (Tomado de Peterson y col. 2011).

Los MNE son útiles para poner a prueba hipótesis ecológicas. Como ejemplo, estos facilitan realizar aproximaciones referentes a los cambios de distribución, predecirlas o incluso generar una posible distribución anterior a la actual. Además, son útiles en otros campos de estudio, como en el análisis de distribución de especies invasoras, estudios de conservación, especies con pocos registros o incluso en casos de problemas de plagas, estudios evolutivos, enfermedades, entre otros (Ganeshaiah y col., 2003; Pearson y col., 2007; Peterson y col., 2011; Sánchez y col., 2015). Pero lo interesante de esta aproximación es que adicionalmente permiten modelar la distribución de una especie en base a escenarios futuros generados bajo un conjunto de suposiciones, entre ellas, el cambio climático.

Una de las principales suposiciones de los MNE es que asumen que los datos de ocurrencia considerados en el modelo provienen de una población fuente y no sumidero, de forma que se disminuye el factor de inmigración (esta condición puede generar conflictos cuando la especie en estudio es de gran movilidad) (Phillips y col., 2006). Phillips y col. (2006) indican que en estudios donde el área de origen es muy pequeña, como el caso de especies de distribución muy restringida, las aproximaciones hechas con el MNE no son precisas, pues la información necesaria puede que no esté disponible a través de los datos de ocurrencia. Sin embargo, se puede hacer una buena selección de la extensión del área de ocurrencia al escoger la más apropiada, y considerar los puntos de presencia de la especie y las variables ambientales, en especial las climáticas, asociadas a la región de estudio. Esto genera un mejor ajuste de la presencia de una especie en un lugar y las condiciones que allí se presentan (Anderson y Raza, 2010).

Adicionalmente, los MNE asumen que las variables ambientales tienen un efecto directo o indirecto sobre la distribución de la especie y que estas variables determinan en parte los patrones espaciales que observamos (Guisan y Zimmermann, 2000). En lo particular, la importancia del clima para explicar la distribución de organismos es el punto central de los MNE (Guisan y Zimmermann, 2000). Entre las principales suposiciones aceptadas cuando se modela la distribución de una especie bajo escenario de cambio climático, se encuentran: 1) El clima es limitante para la distribución de la especie; 2) Las especies están en equilibrio con el clima, no tomando en cuenta la habilidad de la especie para dispersarse o migrar a hábitats contiguos o cercanos más adecuados ante cambio del clima; 3) No se toma en cuenta que la especie pueda adaptarse y/o evolucionar ante el cambio climático; y 4) No toman en cuenta la interacción con otras especies. De allí que los MNE pudieran estar sobrestimando o subestimando el efecto del cambio climático. De hecho, estimar riesgo de extinción o vulnerabilidad producto de cambios ambientales puede ser algo más complejo que el solo uso de esta simple aproximación.

Desde hace algunos años van en aumento la cantidad de estudios que emplean modelos predictivos de distribución geográfica potencial y a futuro bajo condiciones ambientales conocidas y pronosticadas, quizás debido al alto valor conservacionista de este tipo de análisis (Scheldeman y Van Zonneveld, 2011), cómo lo es el trabajo de Govindasamy y col. (2003), quienes realizaron una estimación de la variación climática asociada al aumento de los gases de invernaderos; el de McLaughlin y col. (2002), que sugieren que existe una relación entre el aumento de temperatura global y la extinción de dos poblaciones de lepidópteros; o el de Munguía y col. (2012) quienes realizaron un estudio de las desviaciones del equilibrio de la distribución actual del grupo completo de anfibios a causa del cambio climático.

ANTECEDENTES

Los siguientes trabajos enunciados representan los antecedentes considerados en este trabajo. Ellos son algunos de los precedentes del uso de sistemas de información geográfica y modelo de nicho en la distribución de especies, y siendo de particular interés aquellos que trabajan con anfibios y reptiles.

Miller y Knouft (2006) cuantificaron, mediante el uso del software y el algoritmo de Maxent, las diferencias entre las características ambientales observadas entre poblaciones silvestres y cultivadas de la ciruela mexicana, *Spondias purpurea*. Giovanelli y col. (2008) estimaron mediante el uso de este software, la distribución geográfica potencial de *Lithobates catesbeianus* (rana toro), especie invasora en Brasil. Pearson y col. (2007) emplearon en conjunto, los programas Maxent y Garp, para evaluar la distribución potencial de una especie de gecko de hábitos crípticos, *Uroplatus* sp. Ward (2007) empleó Maxent en el estudio de la distribución geográfica de seis especies invasoras en Nueva Zelanda. Kumar y Stohlgren (2009) usaron esta herramienta para estimar la distribución potencial de *Canacomyrica monticola* - una especie de árbol amenazado. Por su parte, Lozier y col. (2009) emplearon este método para evaluar el área geográfica del “sasquatch” norteamericano mediante evidencias indirectas y luego realizaron una comparación con un análisis de la distribución del oso negro. Rödder (2009) realizó este tipo de estudio en el análisis de la distribución de *Eleutherodactylus johnstonei* tanto en su distribución nativa como en las áreas que ha invadido, enfocándose en el papel que cumple la huella humana como factor acelerador de invasión de esta especie en Suramérica. Anderson y Raza (2010) analizaron, empleando esta herramienta, cómo el tamaño de área que se usa en el análisis de distribución geográfica puede afectar el modelo de nicho de dos especies de roedores, *Nephelomis caracolus* y *Nephelomis meridensis*. Fouquet y col. (2010), estimaron la distribución geográfica en condiciones

actuales, pasadas y futuras de *Leiopelma hochstetteri*, una rana nativa de Nueva Zelanda con distribución restringida y fragmentada, empleando Maxent como algoritmo modelador. Por otro lado, Rödder y col. (2010), emplearon Maxent y otros modeladores bioclimáticos en la evaluación biogeográfica de anfibios y reptiles de los tepuyes, en Suramérica, durante el último máximo glacial y haciendo estimaciones de las variaciones posibles bajo escenarios del cambio climático para el siglo XXI. En este trabajo, los autores indican la similitud existente en herpetofauna entre algunos macizos del Escudo Guayanés (Figura 2).

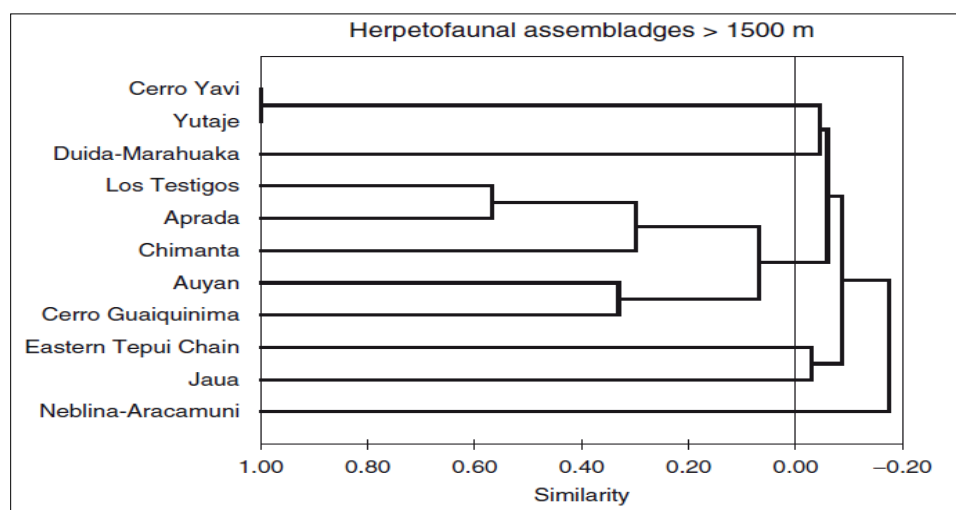


Figura 2. Comparación de comunidades de herpetofauna en macizos de la región Pantepui. Tomado de Rödder y col. (2010).

Forero-Medina y col. (2012) conjugaron el uso del software Maxent con un modelo CART y el uso de un GLM (Modelo Linear Generalizado) para examinar la distribución geográfica y las características ambientales de la especie *Mesoclemmys dahl*, tortuga endémica del norte de Colombia, que además está considerada en peligro crítico (CR) por la IUCN. Lobos y col. (2013) evaluaron la distribución geográfica potencial de *Xenopus laevis* en Suramérica en calidad de especie invasora y el riesgo que esta representa como posible vector del hongo quítrido y potencial depredador de las especies nativas. Más recientemente, Loyola y col. (2014) realizaron

una evaluación de las consecuencias del cambio climático sobre la biodiversidad filogenética de anfibios presentes en las áreas protegidas del Bosque Atlántico en Brasil. Mientras que Zank y col. (2014) hicieron una evaluación de los efectos potenciales del cambio climático en los años 2020 y 2080 sobre el género *Melanophryniscus* y las 24 especies que lo componen, con fines de proponer medidas actuales sobre su conservación.

En Venezuela, son pocos los trabajos que estiman los patrones de distribución geográfica potencial de las especies en territorio venezolano, siendo los más frecuentes aquellos enfocados sobre la disminución poblacional (Santiago-Paredes y La Marca, 2006; Moraes-Barros, y col. 2010; Valera-Leal y col., 2011), y donde el cambio climático ha sido un factor explicativo de dicha variación demográfica. En otros casos, los cambios de condiciones climáticas –durante el pasado, presente o a futuro– suelen ser el escenario para explicar la gran diversidad biológica, los riesgos de dicha diversidad en el futuro próximo (Rull, 2004a, 2004b, 2005a, 2005b; Rödder y col., 2010).

Aunque gran parte de la extensión del país ha sido muestreada en busca de cuantificar la biodiversidad, y en algunos casos el muestreo ha sido intenso, aún queda mucho espacio geográfico sin explorar. Asimismo, aunque la mayoría de los tepuyes y sus cimas han sido explorados al menos en una ocasión (Huber, 1988), se aprecia entonces que ni siquiera las regiones de mayor prospecto están bien muestreadas, como lo es el Parque Nacional Canaima (Rojas y Lew, 2009). De forma que un análisis de distribución potencial para especies que habitan estas regiones podría ser considerada como una forma de saber si es posible que dichas especies habiten áreas aún no exploradas o incluso servir de línea base para diseñar e implementar medidas de conservación.

En general, en Venezuela existen escasos trabajos de inventario nacional de vertebrados en términos sistemáticos en el espacio y en el tiempo. Por lo general, los pocos censos de fauna

existentes han obedecido a factores oportunistas y objetivos particulares que se han traducido en una cobertura espacial parcial e incompleta de los mamíferos, aves, reptiles, anfibios y peces, entre otros. Esta situación no parece que cambiará en el corto plazo y en los actuales momentos existe la necesidad de disponer de datos sobre la riqueza de especies y composición taxonómica en regiones específicas de Venezuela que están siendo afectadas o lo estarán en el futuro cercano, producto de las actividades antrópicas suscitadas por el desarrollo de la nación. Por otra parte, necesitamos aumentar el conocimiento de lo que tenemos y su ubicación espacial, a los fines de implementar políticas de manejo de recursos y conservación *in situ* que contemplen acciones de mitigación de los efectos del cambio climático sobre la diversidad biológica. A pesar de las limitaciones señaladas en cuanto a la carencia de datos obtenidos sistemáticamente sobre nuestra diversidad, contamos con un importante acervo de información geográfica de especies contenido en los catálogos de museos de historia natural, colecciones biológicas y herbarios. Esta información, producto de los avances tecnológicos asociados al manejo digital de información (captura de datos, aumento en la capacidad de almacenamiento y motores de búsqueda en la internet), así como una política de los propietarios de la información de permitir el acceso a la misma, ha sido traducida en la existencia y mejor aún, en la disponibilidad de catálogos digitales tanto en el ámbito nacional (Simcoz, <http://www.simcoz.org.ve/>) como en el internacional (por ejemplo HerpNet; <http://www.herpNet2.org/>), así como aquella depositada en publicaciones periódicas.

OBJETIVOS

Objetivo General:

Evaluar el posible impacto del cambio climático sobre los patrones de distribución geográfica futura de los géneros de anfibios *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla* en la Provincia biogeográfica de Pantepui venezolana.

Objetivos Específicos

1. Determinar mediante mapas los patrones de distribución geográfica actual de los géneros *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla* en la Provincia Pantepui venezolana de acuerdo a los registros de presencia existentes.
2. Inferir a través del uso de un modelo de nicho ecológico los patrones de distribución geográfica potencial de los géneros *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla* en base a variables bioclimáticas predictivas.
3. Evaluar los posibles cambios en los patrones de distribución geográfica potencial de los géneros *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla* en el marco de escenarios futuros posibles generados por el cambio climático.

HIPÓTESIS

1. Debido al aumento de temperatura generado por el cambio climático, se espera que la temperatura media incremente con la altura del tepuy, en consecuencia, el área de distribución geográfica de los géneros *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla* se verán influenciados directamente por dicho desplazamiento de la temperatura.

2. Más específicamente, se espera que del conjunto de grupos de estudio, los que posean distribución altitudinal más restringida o endémicas de tierras altas sean más vulnerables y por tanto que su distribución geográfica se vea más afectada en comparación con aquellos grupos de rango altitudinal más amplio.

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio es la provincia biogeográfica Pantepui ubicada en territorio Venezolano. Esta provincia forma parte del Escudo Guayanés en Suramérica, el cual abarca Venezuela, Colombia, Brasil y las Guyanas, limitado por el este con el Océano Atlántico, por el norte y oeste con la cuenca del río Orinoco, y por el sur con el río Negro y la cuenca baja del río Amazonas (Hoogmoed 1979; Huber 1994; Hallowell y Reynolds 2005) (figura 3). Es una región con poca intervención humana, especialmente en las áreas tepuyanas por lo difícil de su acceso y por estar protegida bajo la figura jurídica de Áreas Bajo Régimen de Administración Especial (ABRAE) desde el año 1962. En particular destacan los Parques Nacionales (Canaima, Jaua-Sarisariñama, Yapacana, Duida-Marahuaka, Serranía La Neblina y Parima Tapirapecó), una Reserva de Biosfera (Alto Orinco – Casiquiare) y los Monumentos Naturales que protegen a todos los tepuyes Venezolanos (Huber y Foster, 2002; Huber y Oliveira-Miranda, 2010).

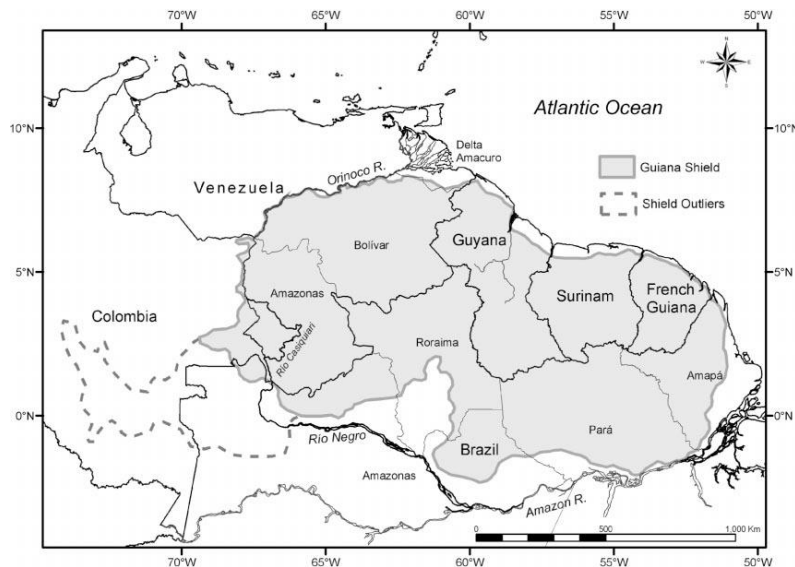


Figura 3. El Escudo Guayanés y sus delimitaciones. Tomado de Gibbs y Barron (1993) en Hollowell y Reynolds (2005).

El Escudo Guayanés, geológicamente hablando, es un núcleo ígneo-metamórfico antiguo compuesto principalmente de areniscas y cuarcitas de origen Precámbrico, del Grupo Roraima. Este escudo fue un área compartida entre el continente africano y el suramericano, cuando ambos aún formaban parte del supercontinente Gondwana (Hoogmoed, 1979; McDiarmid y Donnelly, 2005). Su característica más destacada es la presencia de montañas de paredes verticales y cimas relativamente planas, llamadas *tepuyes*, con una flora y fauna únicas, que los hacen un centro de endemismo reconocido y que han sido propuestos como refugios paleoecológicos (Huber 1987, 1994; Rull 2004a, 2004b, 2005a, 2005b). Huber (1987, 1988) agrupa a los tepuyes en 5 sectores, Nor-Occidental, Centro-Sur, Oriental, Centro-Oriental y Sur, en función de su fisiografía y fitogeografía (figura 4); y clasifica el relieve de la región Guayana de acuerdo a su elevación en tierras bajas (0–500 m), tierras medias (500–1500 m) y tierras altas (>1500 m) (Huber, 1995a).

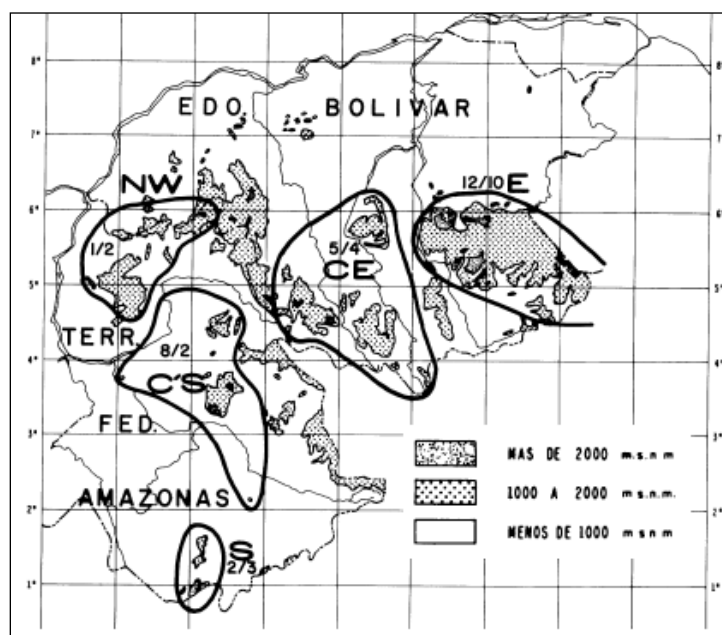


Figura 4. Subdivisión de los tepuyes venezolanos basado en la geología, fisiografía y fitogeografía de la región. NW=Sector Nor-Occidental; E=Sector Oriental; CE= Sector Centro-Oriental; CS=Sector Centro-Sur; S= Sector Sur (Tomado de Huber, 1988).

Pantepui es una de las cuatro provincias en las que se divide la región de la Guayana Venezolana, la cual comprende toda la extensión del país al sur del río Orinoco, abarcando la totalidad de los estados Amazonas y Bolívar, extendiéndose hasta Brasil, Colombia y las Guyanas, aunque el 90% de su extensión se ubica en Venezuela (McDiarmid y Donnelly, 2005). Incluye áreas de altas elevaciones (> 1500 m), abarcando un área de aproximadamente 5.000 Km^2 , con suelos arenosos y graníticos, de la era proterozoica, a lo que se le denomina Formación Roraima. El basamento granítico que presenta esta región se formó hace aproximadamente 0,8–3,6 billones de años. Los suelos en la región son de tipo histosoles y entisoles, ligeramente acidificados, con pocos nutrientes, tal que incluso algunos tepuyes tienen cimas desnudas y la flora y fauna son particularmente únicas, lo que se puede traducir en una zona de alto endemismo (Huber, 1994; Rull, 2005a). La Sierra de Lema se eleva desde los 200 m hasta los 1400 m y rodea la sección Norte de la Gran Sabana. Podría representar biogeográficamente el límite septentrional del Escudo Guayanés, ya que la continuación al Norte está constituida por llanuras boscosas de características paisajísticas de tipo Guayano-Amazónicas hasta unos 80 km aprox. al sur del Río Orinoco, donde se produce una mezcla entre el biotopo llanero y elementos guayaneses (Barrio-Amorós, 1998; Barrio-Amorós y Duelman, 2009).

El clima de esta región es húmedo – subtropical y templado húmedo y superhúmedo (Andressen, 2007) –, en especial hacia el este del Pantepui. La precipitación es alta hacia el sureste de la provincia (2500–3500 mm) y el ambiente es submicrotérico, donde la temperatura media anual oscila entre 8° y 18°C . Es característica la alta nubosidad que se presenta en el Pantepui, o en la región en general. Los tepuyes más altos tienen una temperatura media anual por debajo de los 10°C . A partir de los 1200 m se observa un cambio distintivo en las características de los ecosistemas tepuyanos que los diferencia de otros ecosistemas en la región (Hoogmoed, 1979; Huber, 1987).

La vegetación del Pantepui es diversa, tanto florística como ecológicamente. Posee una diversidad cosmopolita, endémica, amazónica, andina, neotropical y guayanesa, de la cual cerca del 40% de los grupos presentes en esta región están restringidos a la zona (Huber, 1987). Presenta vegetación de bosques montañosos en las pendientes de los tepuyes, bosques nublados que se encuentran entre los 1500 y 2000 m, donde son abundantes las plantas epífitas, orquídeas, líquenes y helechos. En las cimas son abundantes los bosques tepuyanos de bajo crecimiento, pastizales y prados de alta montaña, así como los arbustales tepuyanos con vegetación esclerófila (Hoogmoed, 1979; Huber, 1995b). Los bosques siempreverdes de baja altura (6–25 m) se encuentran en algunas pendientes e incluso en algunas cimas de tepuyes, en elevaciones altas o relativamente altas (800–2600 m). Estos bosques suelen ser poco diversos, pero entre las plantas de bajo crecimiento son abundantes las bromelias. Los matorrales de *Bonnetia* (Theaceae) son abundantes e importantes en estos ecosistemas, ya que son indicadores de las condiciones edáficas locales (suelos rocosos principalmente). Las sabanas se distribuyen principalmente en tierras bajas, y las que se ubican en tierras altas varían en su composición de acuerdo a cada tepui, conformadas por elementos de las familias Ericaulaceae, Rapataceae, Sarraceniaceae y Xiridaceae. Los pastizales de tierras altas son raros, pero se han conseguido algunos en zonas anegadas o inundables en el Auyán-tepui, Macizo de Chimantá, Sierra de Maigualida y Cerro Marahuaka. Las formaciones de plantas pioneras se consiguen en afloramientos de granito a bajas elevaciones o expuestas a las areniscas, con una composición que va desde algas costrosas hasta arbustales y árboles enanos (Huber, 1987, 1995b).

En cuanto a su fauna, el Escudo Guayanés es altamente diverso debido a la gran cantidad de hábitats que generan diferentes formas de vegetación, y a la gran variedad de microclimas que generan los gradientes altitudinales desde las bases hasta las cimas de las montañas, con un relativamente alto grado de endemismo (Huber, 1994, 1995a, 1995b; Hollowell y Reynolds 2005).

Aunque la mayor diversidad está representada por especies de tierras bajas (Hoogmoed y Gorzula 1979), en las tierras altas existen comunidades donde predominan las especies endémicas o de distribución restringida, lo cual es una característica que fundamenta la importancia de esta bioregión (Funk y Berry, en Hollowell y Reynolds 2005). Sin embargo, el vacío de información con respecto a la fauna de la Guayana, en particular para el grupo de anfibios y reptiles, es relativamente grande, haciéndose esa limitación mayor para la región del Pantepui y para los tepuyes, tanto del estado Amazonas como del estado Bolívar (Barrio, 1998; Barrio-Amorós y Molina 2006).

El Parque Nacional Canaima, ubicado al este del estado Bolívar, posee el mayor número de complejos tepuyanos de la Guayana Venezolana, y algunos de ellos tienen el mayor número de especies y diversidad ecológica del Pantepui, como el Macizo de Chimantá y el Auyán-tepui, (Gorzula y Señaris, 1999; McDiarmid y Donnelly, 2005), donde se presenta un mayor endemismo de anfibios que de reptiles, quizás por la tendencia de los reptiles de tener rangos de distribución más amplios (McDiarmid y Donnelly, 2005). Señaris y col. (2009b) indican que de las 31 especies de anuros endémicos en este parque, 84% son de tierras altas (Pantepui) y el 16% restante pertenecen a elevaciones intermedias. Es importante mencionar que gran parte de las especies de anfibios de la Guayana tienen baja capacidad de dispersión (en comparación con las aves, por ejemplo) y presentan distribuciones restringidas o endémicas de la Provincia de Pantepui. Finalmente, el grupo de los anfibios anuros tiene un alto grado de endemismo y muchas de las especies muestran distribuciones restringidas, generando que esta provincia sea una de las regiones con mayor endemismo de este grupo taxonómico, junto con la Cordillera Andina y la Cordillera de la Costa (Barrio-Amorós y Torres, 2010).

Grupo de Estudio

Entre los grupos de anfibios más reconocidos de la fauna tepuyana se encuentran los géneros *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla*. Las bondades de estudiar estos géneros en particular radican en que tienen tiempos de diversificación cercanos entre sí, entre los 50 y 20 Millones de años (Kok y col., 2012; Salerno y col., 2012; Salerno y col., 2014), los datos de distribución geográfica existentes son relativamente completos y se encuentran restringidos a las tierras altas tepuyanas, aunque existen excepciones, como *Tepuihyla rodriguezi* y *Stefania scalae*, que tiene una distribución más amplia, abarcando desde tierras bajas a tierras altas (Myers y Donnelly, 2008; Barrio-Amorós y Duellman, 2009; Salerno y col., 2012).

Es importante señalar que Myers y Donnelly (1997) diferencian el llamar “fauna del Pantepui” a la asociada a elevaciones muy altas de la región Pantepui, e indican que este término se usa un poco más ampliamente, incluyendo fauna de algunas tierras bajas y sabanas de altura. Así que tres grupos de interés de este trabajo calzan perfectamente en esta clasificación, pues si bien son reconocidos por sus restricciones altitudinales, algunas especies que las componen presentan distribuciones altitudinales de menor elevación. Barrio (2001) realizó una lista de especies venezolanas con riesgos de extinguirse en el futuro más próximo, dónde se incluyen *Oreophrynella nigra*, *O. vasquezii*, todas las especies de *Stefania*, *Tepuihyla aecii*, *T. edelcae*, *T. galani*, *T. luteolabris* y *T. rimarum*, entre otras especies. Una característica de interés de estos tres géneros es que dos de ellos, aquellos de distribución más elevada poseen desarrollo directo (*Oreophrynella* y *Stefania*), mientras que el tercero de distribución altitudinal más amplia, *Tepuihyla*, presenta desarrollo indirecto.

Género *Oreophrynella* Boulenger 1895 (Anura: Bufonidae)

Las especies que conforman al género *Oreophrynella* son reconocidas como especies endémicas de las montañas altas del Escudo Guayanés y emblemáticas de los tepuyes de la Guayana Oriental (Venezuela y Guayana Esequiba) en la cadena Pakaraima: Roraima-Illú, Wei-Assipu-tepui y el Monte Ayanganna (Lathrop y MacCulloch, 2007; Señaris y col., 2005; Señaris y col., 2009b). Actualmente se reconocen seis especies para Venezuela de las nueve que se han descrito: *Oreophrynella quelchii* Boulenger, 1895, *O. nigra* Señaris, Ayarzagüena y Gorzula, 1994, *O. huberi* Diego-Aransay y Gorzula, 1987, *O. vasquezi* Señaris, 1995, *O. cryptica* Señaris, 1995, y *O. macconnelli* Boulenger, 1900 (Señaris y col. 2005; Kok, 2009).

Inicialmente se consideraba que las especies de *Oreophrynella* eran endémicas de cada tepui donde se encuentran, hasta que se observó que algunas de ellas habitan más de un tepui (Señaris, 1995; Myers, 1997; Myers y Donnelly, 1997, 2001; Lathrop y MacCulloch, 2007; Kok, 2009; Kok y col., 2012). Kok (2009) define cuatro grupos de especies diferenciados por características morfológicas y ecológicas: un grupo de tierras altas (“uplands”) con membrana basal interdigital y hábitos arbóreos compuesto por *O. dendronastes* y *O. macconnelli*; un segundo grupo de tierras muy altas (“highlands”) con membranas interdigitales intermedias y hábitos terrestres integrado por *O. nigra*, *O. quelchii* y *O. vasquezi*; un tercer grupo de especies de tierras muy altas con membranas interdigitales basales a intermedias y hábitos terrestres que contiene a *O. cryptica* y *O. huberi*; y un cuarto grupo de especies de tierras muy altas, con membranas interdigitales bien desarrolladas y hábitos terrestres conformado por *O. seegobini* y *O. weiassipuensis*.

Señaris y col. (1994) señalan, acerca de las semejanzas entre especies de tepuyes vecinos, que pudo haber ocurrido contacto parcial e hibridación entre poblaciones contiguas a través de un descenso, de al menos 500 m, de los ecosistemas tepuyanos producido durante períodos de

glaciación. Por otro lado, de acuerdo a las características que mencionan Van Bocxlaer y col. (2010), el género *Oreophrynella* posee fenotipos de baja habilidad de dispersión, lo que hace que los cambios adaptativos que se produzcan, ocurran de manera lenta. Esto lo hace vulnerable a los cambios rápidos de condiciones ambientales que se estiman en el futuro próximo (Andressen, 2007).

Las especies que componen el género *Oreophrynella* poseen un área de distribución muy pequeña, tal como reportan Molina y col. (2009), como el caso de *O. huberi* que presenta solo 0.6 km², y *O. nigra*, *O. quelchii* y *O. vasquezi* que tienen una distribución potencial estimada entre 6 km², 25 km² y 40 km², respectivamente.

Entrando en el campo de la conservación de la biodiversidad, durante la década de los 90's tres especies de *Oreophrynella* fueron consideradas como especies amenazadas en una lista de fauna en riesgo de disminución poblacional (Vial y Saylor, 1993, en Barrio, 2001); por otro lado, este grupo posee fuertes limitaciones geográficas, lo que aumenta la importancia de tomar medidas para su conservación. Actualmente, el Libro Rojo de la Fauna Venezolana (Rodríguez y Rojas-Suárez, 2008) incluye cuatro de las seis especies descritas para Venezuela, *Oreophrynella huberi*, *Oreophrynella nigra*, *Oreophrynella quelchii* y *Oreophrynella vasquezi*, bajo la categoría Vulnerable, mientras que *Oreophrynella cryptica* ha sido considerada como Casi Amenazada. Es probable que las otras dos especies no hayan sido incluidas aún por no tener información suficiente de las mismas (Márquez, Ingrid. Com.Pers.).



Figura 5. Especies del género *Oreophrynella*. **A:** *Oreophrynella macconnelli* (foto: Philippe Kok), **B:** *Oreophrynella quelchii* (foto: César Barrio-Amorós), **C:** *Oreophrynella nigra* (foto: Stefan Gorzula), **D:** *Oreophrynella huberi* (foto: Ximenamaria Rausseo).

Género *Stefania* Rivero 1968 (Anura: Hemiphractidae)

El género *Stefania* está representado en Venezuela por 12 especies de las 19 que se han descrito hasta ahora, por lo tanto, la mayor parte del género (cerca del 60%) se distribuye en nuestro país, en particular de la Guayana Venezolana (Barrio- Amorós y Fuentes, 2003), mientras que el resto se distribuye en Guayana Esequiba y Brasil (Sinsch y Juraske, 2006), a excepción de una especie que ha sido reportada únicamente en Brasil (Carvalho y col., 2010). El género se encuentra principalmente en el sector occidental del Escudo Guayanés, desde las tierras bajas, medias y altas y algunas especies tienen distribuciones restringidas a la Provincia Pantepui (Rivero, 1970; Señaris y col., 1996; Barrio-Amorós y Fuentes, 2003; Carvalho y col., 2010). Este grupo ha sido observado en quebradas o ríos rocosos enmarcados por bosques en las tierras medias, o herbazales-arbustales en las tierras altas (Señaris y col., 1997; Señaris y col., 2009b).

El género *Stefania* ha sido dividido en dos grupos con base a diferencias morfológicas y distribución geográfica, el grupo *evansi* y el grupo *goini*. El primero es de distribución más amplia,

habita zonas de tierras bajas y medias, con cabeza tan ancha como larga o más larga que ancha como característica más relevante, y está conformado por *Stefania evansi*, *S. percristata*, *S. marahuaquensis*, *S. riae*, *S. roraima*, *S. scalae* y *S. woodleyi*. El grupo *goini* se encuentra principalmente en las cimas tepuyanas y la característica más representativa es poseer la cabeza más ancha que larga; este grupo está constituido por *Stefania ginesi*, *S. goini*, *S. oculosa*, *S. riveroi*, *S. satelles* y *S. schuberti*.

Las especies presentes en Venezuela son las siguientes: *Stefania breweri*, *S. ginesi*, *S. goini*, *S. marahuaquensis*, *S. oculosa*, *S. percristata*, *S. riae*, *S. riveroi*, *S. satelles*, *S. scalae*, *S. shuberti* y *S. tamacuarina*. Aunque *S. evansi* ha sido listada para el país (La Marca, 1992, 1997; Barrio-Amorós, 1998), se cree que es debido a una confusión con *S. scalae*, lo que significa que no existen registros confirmados de esta especie. Por otro lado, debido a los hallazgos ocurridos en el tepui Roraima de lado de Guayana Esequiba y en la Serranía de la Neblina del lado de Brasil, de ejemplares de *S. roraimae* y *S. neblinae*, podría pensarse que estos podrían también hallarse del lado de Venezuela, pero aún no ha sido confirmado.

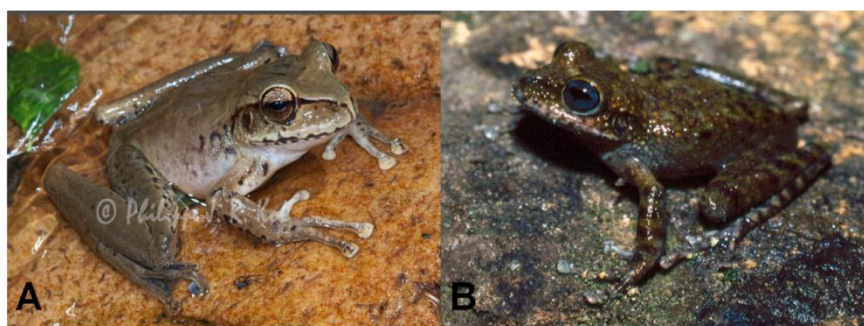


Figura 6. Especies del género *Stefania*. **A:** *Stefania scalae* (foto: Philippe Kok), **B:** *Stefania ginesi* (foto: César Barrio-Amorós).

Señaris y col. (1996) sugieren una hipótesis de origen y relaciones entre las especies del género *Stefania*. Indican que la especies del grupo *goini* (altotepuyanas) pueden proceder de

grupos de tierras bajas o medias (grupo *evansi*). Además, emplean la hipótesis del descenso de los ecosistemas tepuyanos durante períodos de glaciaciones para explicar la similitud entre algunas especies de este género, donde pudo haber ocurrido contacto e intercambio genético entre algunas poblaciones altotepuyanas, como el caso de *Stefania ginesi*, *S. schuberti* y *S. satelles*. Por otro lado, los resultados obtenidos por Salerno y col. (2012) en su estudio de radiación de especies endémicas de los tepuyes son consistentes con esta hipótesis, dando soporte a la hipótesis biogeográfica de Desplazamiento Vertical propuesta por Steyermark y Dunsterville (1980). En otro aspecto, actualmente sólo *Stefania breweri* y *Stefania riveroi* son las especies de este grupo que se encuentran en el Libro Rojo de la Fauna Venezolana (Rodríguez y Rojas-Suárez, 2008) bajo categoría de Vulnerable.

Género *Tepuihyla* Ayarzagüeña, Señaris y Gorzula 1993 (Anura: Hylidae)

Este grupo de anfibios es casi endémico de la provincia Pantepui (Ayarzagüeña y col., 1992; Mijares-Urrutia y col., 1999; Faivovich y col., 2005; Myers y Donnelly, 2008), de allí el nombre del grupo. Casi todas las especies se ubican exclusivamente en esta provincia, la mitad de ellas en un solo tepui y las otras en tepuyes adyacentes. Habitan desde las tierras bajas hasta las tierras altas del Escudo Guayanés a partir de los 400 m de elevación, lo que significa que tienen una distribución amplia y alopátrica dentro de los límites venezolanos, incluyendo la zona en reclamación, estando ausentes solo en la provincia Oriental del Escudo Guayanés. Esto sugiere que esa región posee ambientes actualmente poco habitables para las especies del género (Salerno y col., 2012). Todas las especies de *Tepuihyla* tienen distribución alopátrica, en hábitats montanos y submontanos (Salerno y col., 2012), y en diferentes microhábitats tepuyanos, como bromelias, rapatáceas, áreas rocosas, grietas y charcas poco profundas (Ayarzagüeña y col. 1992; Duellman, 1997; Myers y Donnelly, 2008).

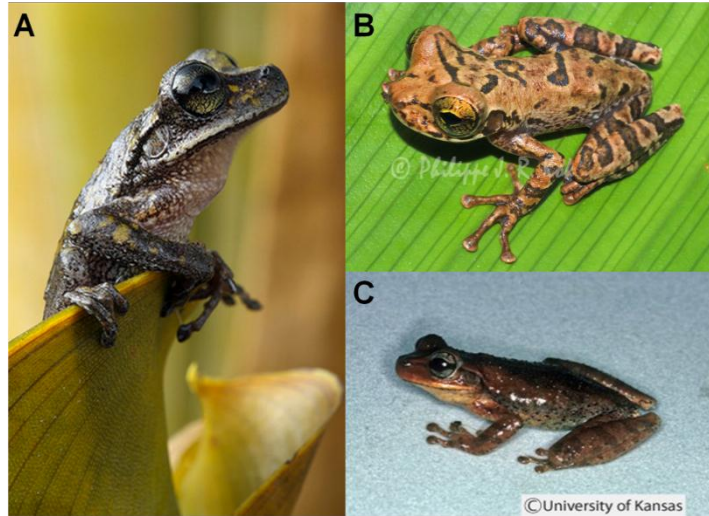


Figura 7. Especies del género *Tepuihyla*. **A:** *Tepuihyla edelcae* (foto: Brad Wilson), **B:** *Tepuihyla exophthalmus* (foto: Philippe Kok), **C:** *Tepuihyla rodriguezi* (foto: University of Kansas).

Se han reportado seis especies para Venezuela pertenecientes a este género, de las siete descritas actualmente, *Tepuihyla aecii*, *T. edelcae*, *T. luteolabris*, *T. exophthalmus*, *T. rimarum* y *T. rodriguezi*. *Tepuihyla warreni* ha sido descrita para Guayana Esequiba en el Roraima-tepui y el Monte Ayanganna, y se conoce muy poco sobre su biología (Reynolds y col., 2014). Geográficamente, este grupo posee varios aspectos interesantes a considerar por los investigadores, como el hecho de que *T. rodriguezi* tiene la distribución altitudinal más amplia, 400–1400 m (MacCulloch y Lathrop, 2005; MacCulloch y col., 2007; Myers y Donnelly, 2008; AmphibiaWeb, 2014; American Museum of Natural History, 2014). Por otro lado, *Tepuihyla rimarum* es la única especie del género que está identificada como especie amenazada en el Libro Rojo de la Fauna Venezolana (Rodríguez y Rojas-Suárez, 2008) bajo la categoría de Vulnerable.

METODOLOGÍA

Aspectos Generales

Datos Biológicos

Se realizó una búsqueda exhaustiva de datos de distribución geográfica y altitudinal de las especies de los géneros *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla* de la Provincia Pantepui venezolana. Para ello se visitaron las colecciones herpetológicas del Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV), Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS) y el Museo de la Estación Biológica Rancho Grande (EBRG). Se consultó además, los catálogos electrónicos de HerpNet y publicaciones científicas relacionadas con la herpetología del Escudo Guayanés con información lo más detallada posible y relevante de los grupos de estudio, compilando la siguiente información básica: número de catálogo, identificación taxonómica y localidad geográfica de colecta incluyendo las coordenadas geográficas de la misma (latitud, longitud) y la altitud. Adicionalmente, se agregó la fecha de colecta como dato de confianza para concordar los datos de la literatura con lo compilado en los diferentes catálogos. Cuando se presentó el caso de uno o más registros de los tepuyes orientales con localidades sin datos de coordenadas geográficas, estas fueron asignadas mediante la lista de lugares georreferenciados del Parque Nacional Canaima ofrecido por Señaris y col. (2009a). Esto con el fin de tener una base de datos georreferenciada en su totalidad o mediante consulta de expertos. Las coordenadas geográficas provenientes de catálogos electrónicos y publicaciones periódicas que no estaban representados por ejemplares dispuestos en las colecciones nacionales fueron cuidadosamente comprobadas usando Google Earth (en línea: <http://earth.google.es>), Mapas de América (<http://mapasamerica.dices.net/venezuela/>) y los lugares georreferenciados por Señaris y col. (2009a) del Parque Nacional Canaima. Aquellas coordenadas con discrepancias entre localidad,

coordinada y altitud, fue sacada del conjunto de datos empleados en el análisis. Para las discrepancias en la verificación entre coordenadas y altitud, el criterio empleado para evaluar la fiabilidad de dicha información fue que el valor de la altitud asociada con dicha coordenada en Google Earth no se desviara más de 300 m de la altitud indicada en el conjunto de datos original y que se ajustara al rango de distribución altitudinal del grupo taxonómico. Adicionalmente, aquellos ejemplares que no tenían identificación a nivel de especie se les consideró como *Oreophrynella* sp., *Stefania* sp., y *Tepuihyla* sp., respectivamente. Considerando que una gran cantidad de los registros venezolanos proceden de zonas muy cercanas a la zona en relación con Guyana –llamada Guayana Esequiba–, y de la frontera con Brasil, se anexaron al estudio los registros de las especies presentes en Venezuela que se han observado en ambas regiones. A continuación, en la Tabla 1, se muestran en detalle la cantidad de registros por especies que fueron empleados en los modelos de distribución geográfica.

Tabla 1. Detalle de registros y localidades por género, empleados en el estudio.

Género	País/Estado/Región	Especie	n° de registros	n° de localidades analizadas
<i>Oreophrynella</i>	Venezuela - edo. Amazonas y Bolívar / Guayana Esequiba	<i>O. cryptica</i>	2	1
		<i>O. huberi</i>	3	1
		<i>O. macconnelli</i>	8	7
		<i>O. nigra</i>	7	3
		<i>O. quelchii</i>	51	5
		<i>O. vasquezi</i>	46	10
		<i>Oreophrynella</i> sp.	23	6
		Total	140	33
<i>Stefania</i>	Venezuela - edo. Amazonas y Bolívar / Brasil - edo.	<i>S. breweri</i>	1	1
		<i>S. ginesi</i>	104	13
		<i>S. goini</i>	5	1

	Roraima	<i>S. marahuaquensis</i>	1	1
		<i>S. oculosa</i>	1	1
		<i>S. percristata</i>	3	1
		<i>S. riae</i>	13	4
		<i>S. riveroi</i>	7	1
		<i>S. satelles</i>	18	6
		<i>S. scalae</i>	115	22
		<i>S. schuberti</i>	18	3
		<i>S. tamacuarina</i>	2	2
		<i>Stefania</i> sp.	11	6
		Total	299	62
<i>Tepuihyla</i>	Venezuela - edo. Amazonas y Bolívar / Guayana Esequiba	<i>T. aecii</i>	9	1
		<i>T. edelcae</i>	277	52
		<i>T. exophthalmus</i>	2	1
		<i>T. luteolabris</i>	13	3
		<i>T. rimarum</i>	17	1
		<i>T. rodriguezi</i>	32	9
		<i>Tepuihyla</i> sp.	12	7
		Total	362	74

Datos Ambientales

Las variables escenopoéticas son aquellas variables predictivas que intervienen en la dinámica de las especies sin llegar a verse afectadas por ellas. Las capas de las variables predictoras de las distribuciones potenciales actuales a utilizar deben tener relevancia biológica y ecológica para las especies consideradas.

Para la generación de los modelos de distribución actual, las capas de variables escenopoéticas predictoras se consiguieron del sitio Web de WorldClim (en línea: <http://www.worldclim.org>; Hijmans y col., 2005), portal que tiene disponibles capas de resolución

de 30 segundos de arco (lo cual implica celdas de 1 km² aproximadamente) para las siguientes variables: temperatura promedio, temperaturas mínimas y máximas, precipitación promedio anual, altitud y bioclimáticas (bioclim) (Hijmans y col., 2005). Las variables escogidas para la realización del modelo de distribución fueron las bioclimáticas, que forman un conjunto de 19 variables (Tabla 2). El conjunto de datos obtenidos en línea se corresponden tanto a condiciones actuales (1950 – 2000) como para condiciones futuras del 2050 (período 2041 – 2060 y el 2070 (2061 – 2080); estas últimas están supeditadas a los escenarios de cambio climático propuestos por el IPCC (2013).

Recordemos que en los escenarios climáticos sugeridos en el último reporte del IPCC (2013), se evalúa el forzamiento radiativo (FR), que no es más que la diferencia de calor que entra y sale de la atmósfera respecto a lo estimado en condiciones pre-industriales. Para efectos de este trabajo, se decidió trabajar con un escenario de tendencia estable de FR para el año 2100, el RCP4.5. Este es un escenario intermedio entre el RCP2.6 y el RCP 8.5 sugieren la disminución o aumento (respectivamente) de FR de acuerdo a la toma de medidas de mitigación de las concentraciones de calor.

Tabla 2. Descripción de las variables bioclimáticas empleadas en el Modelo de Distribución de Especies de los géneros de estudio.

Variable	Característica
Bio1	Temperatura (T) Anual
Bio2	Promedio del Rango Diurno mensual (Tmax - Tmin)
Bio3	Isotermalidad [(Bio2/Bio7)*100]
Bio4	Estacionalidad de Temperatura (desviación estándar*100)
Bio5	Tmax del mes más caliente
Bio6	Tmin del mes más frío
Bio7	Rango de Temperatura anual (Bio5 - Bio6)

Bio8	Tmedia del trimestre más húmedo
Bio9	Tmedia del trimestre más seco
Bio10	Tmedia del trimestre más caliente
Bio11	Tmedia del trimestre más frío
Bio12	Precipitación (P) anual
Bio13	P del mes más húmedo
Bio14	P del mes más seco
Bio15	Estacionalidad de Precipitación (Coeficiente de variación)
Bio16	P del trimestre más húmedo
Bio17	P del trimestre más seco
Bio18	P del trimestre más caliente
Bio19	P del trimestre más frío

La información temática para la generación de modelos de distribución a futuro se obtuvo del mismo sitio web, el cual tiene disponible las capas de los escenarios propuestos de cambio climático para los períodos 2040-2060 (período 2050) y 2060-2080 (período 2070) de acuerdo al Quinto Reporte de Evaluación del IPCC (IPCC, 2013).

Calidad y Sesgo de los datos

En términos generales, cuando se realiza un muestreo no aleatorio de una localidad, la información que se obtiene suele poseer sesgo espacial, y al realizar análisis espaciales con dicha información, la calibración es pobre o al menos poco confiable (Veloz, 2009), y la acción predictiva del modelo es menor (Phillips, 2008), en especial en aquellos que usan solo datos de presencia, pues este tipo de datos ofrece información sobre la presencia de una especie en un sitio específico pero no la ausencia de la misma en otras áreas (Rojas y Lew, 2009). En general, los patrones de distribución que se infieren para uno o varios grupos taxonómicos, en especial a nivel de especie, tienen una ligera desviación pues las colecciones están llenas de registros obtenidos en muestreos de campo que suelen realizarse por regiones de fácil acceso mediante carreteras y ríos (Rojas y

Lew, 2009; Veloz, 2009). En el caso del Parque Nacional Canaima, Rojas y Lew (2009) indican que las localidades más evaluadas se ubican a lo largo del eje Troncal 10 (carretera El Dorado – Santa Elena de Uairén), el cual atraviesa el parque de Norte a Sur en su margen oriental; el eje San Ignacio de Yuruaní – Roraima – Kukenán, en el extremo Sur – Este; el sector Kavanayén en el sector Centro – Norte, y los tramos del Auyán-tepui y Macizo de Chimantá al Norte y Sur del sector occidental del parque, respectivamente.

Para efectos de este trabajo, y considerando que la cercanía entre registros implica un error en el modelo debido a la autocorrelación espacial, se realizaron los ajustes necesarios para que el muestreo de los datos en el programa utilizado escogiera registros con una distancia mínima de 2 km entre sí para cada conjunto de datos.

Herramientas de análisis

Para la obtención de las distribuciones geográficas actuales y potenciales de los géneros *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla*, así como los posibles cambios en los patrones de distribución geográfica potencial en un conjunto de escenarios posibles generados por el cambio climático, se emplearon dos herramientas computacionales que trabajan con datos de presencia (no consideran las ausencias).

Modelo de Máxima Entropía: Maxent 3.3

Es un modelador de nicho ecológico con enfoque de máxima entropía (Phillips y col. 2006), y uno de los más efectivos en la estimación de distribución potencial, en especial cuando el número de registros es bajo (Elith y col., 2006; Hernández y col., 2006; Giovanelli y col., 2008; Wisz y col., 2008; Blair y col. 2012). Maxent realiza aproximaciones de probabilidades de distribución de máxima entropía (la probabilidad más cercana a la uniformidad) con datos de ocurrencia incompleta, es decir, datos de presencia únicamente. Aunque en diversos estudios, el análisis de

área de distribución de especies con datos de presencia es limitado (Elith y col., 2011; Peterson y col., 2011), dependiendo del enfoque del análisis, como el caso de identificación de áreas potencialmente habitables, es recomendable trabajar con este tipo de datos y no con los de ausencia ya que estos últimos no proporcionan características del nicho fundamental en concreto, puesto que significan que un área no es accesible o apropiada para dicha especie (ausencias verdaderas), o que no se ha detectado (Pearson y col., 2007; Elith y col., 2011; Peterson y col., 2011).

El funcionamiento de Maxent (Phillips y col. 2004) tiene su base en una aproximación del valor del nicho del grupo de estudio empleando una serie de variables climáticas o variables de envoltura climática predichas, estimando así el área que mejor represente las condiciones conocidas para dicho grupo (Elith y col., 2011, Scheldeman y Van Zonneveld, 2011). El valor esperado (valor medio predicho por el modelo) de cada variable independiente debe coincidir con su media empírica (valor medio observado al muestrear las variables independientes con los datos de presencia de partida). A pesar de la variedad tecnológica que facilita este tipo de análisis, son pocos los programas computarizados que pueden usar únicamente datos de presencia del grupo de estudio, mientras que otros programas necesitan datos de presencia/ausencia, y esos últimos no siempre están disponibles (Phillips y col., 2006; Phillips y Dudík, 2008). Maxent es un software libre, sencillo y disponible en línea que puede usar conjuntos de datos de presencia para realizar análisis de modelo de nicho y de distribución geográfica empleando algoritmos de máxima entropía, realizando así mejores representaciones espaciales de los patrones de distribución geográfica potencial (Elith y col., 2011). La forma de acción de esta herramienta consiste, a modo generalizado, en colocar probabilidades de ocurrencia a cada uno de los píxeles de la imagen, siendo $y=1$ (y =probabilidad de presencia de la especie) si la especie está presente e $y=0$ si está ausente, y para los intermedios, realiza una serie de cálculos bayesianos —estos cálculos permiten

que se modifique el valor de una probabilidad estimada cuando se añade nueva información a los datos (Molinero, 2002)— a partir de funciones de relaciones entre las características (o covariables) que presenten los píxeles con $y=1$ (estrategia máxima), de manera que mientras la relación de caracteres en un píxel sea similar o igual a esta, entonces la probabilidad de ocurrencia de la especie en cuestión será mayor (Phillips y col., 2004; Ward, 2007; Phillips y Dudik, 2008; Elith y col., 2011). En el presente estudio usamos la versión de *Maxent* 3.3 (disponible en línea en <https://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>).

DIVA-GIS

DIVA-GIS (<http://www.diva-gis.org>) es un programa de computación que ha sido empleado para generar mapas de distribución actual y potencial en estudios de modelo de nicho ecológico (Graham y Hijmans, 2006; Pearson y col., 2007; Phillips y Dudik, 2008; Elith y col., 2011; Kumar, 2012). Es un software libre de mapeo y análisis de datos geográficos y cartográficos para computadoras, de fácil uso. Es también una herramienta que utiliza un método mecanístico para modelar la distribución geográfica. Con el auge de análisis y modelos de nicho, muchos autores se han decantado por emplear DIVA-GIS, para generar la representación cartográfica de las distribuciones geográficas y hacer operaciones con las capas de información generadas por el modelo.

Generación de los mapas de distribución actual por puntos o localidades

A fin de determinar la distribución puntual de los grupos de estudio en la Provincia Pantepui Venezolana, con base en los datos recolectados, se usó el programa DIVA-GIS Versión 7.5. Esta herramienta ayudó a generar un conjunto de mapas de puntos o localidades con presencia de las especies estudiadas. Para ello se utilizaron las capas de los límites fronterizos de Venezuela y de relieve disponible en el portal web de DIVA-GIS (<http://www.diva-gis.org>). La capa de elevación

tiene una resolución de 30 segundos de arco (celdas de 1 Km² aprox.) (Scheldeman y col., 2007; Sunil y col., 2009). Mediante la herramienta DIVA-GIS se generó una serie de mapas de áreas de distribución en función de las ocurrencias de las especies de los géneros *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla*.

Generación de los mapas y modelos de distribución potencial actual

Con el objetivo de establecer los patrones de distribución geográfica potencial de los géneros de estudio se trabajó con la base de datos utilizada para definir los mapas de puntos de la sección anterior y se emplearon las variables bioclimáticas mundiales previamente ajustadas hasta lograr abarcar la región de Venezuela, Brasil, Guayana Esequiba y Colombia que incluyen al Escudo Guayanés —área que se usó para proyectar los modelos de distribución—, para el intervalo de tiempo más reciente (1950–2000) disponibles en WorldClim, con una resolución de 30 segundos de arco (Kumar, 2012). La extensión del área con el cual se realizó el modelo estuvo compuesta por el área circundante a los puntos de presencia de cada género estudiado. Por otro lado, este estudio estuvo limitado a modelar estos grupos de anfibios con más de 10 localidades registradas, debido a que un menor número de registros se transforma en errores de estimación de la distribución potencial (Hernández y col., 2006; Pearson y col., 2007; Peterson y col., 2011; Sánchez y col., 2015), en especial considerando el alto grado de endemismo del Pantepui (Rödder y col., 2010). Adicionalmente, si se considera la capacidad de movilidad de una especie como componente del área potencial, entonces cualquier área similar estimada por el modelo es un potencial área habitable siempre que esté dentro del rango de dispersión de la especie, mientras que aquellas áreas que cumplan solo con las condiciones ambientales específicas son consideradas como áreas idóneas. Este tipo de áreas podrían tener importancia de conservación para reubicar una especie amenazada o analizar posibles áreas de colonización de una especie invasora, entre otras.

Con respecto a las variables analizadas, se realizó una matriz de correlación (correlación de Spearman, ρ) entre estas para escoger un número de variables que fueran independientes entre sí, puesto que la dependencia entre ellas como variables predictoras puede generar redundancia en el modelo. Además, se tomaron en consideración el análisis Jackknife que realiza el programa Maxent para comparar con la matriz de correlación y discriminar mejor la selección de las variables. Se consideró muy correlacionadas las variables con un valor de $\rho > 0.75$ (matriz de correlación) y las más contribuyentes aquellas con $AUC > 0.8$ (Jackknife).

A los fines de calibrar, validar y evaluar los modelos generados, el conjunto de datos fue dividido en dos partes, un 75% se empleó en la calibración de los datos y el restante 25% compuesto de datos escogidos aleatoriamente, se usó en la evaluación del modelo (Pearson y col., 2007; Marmion y col., 2009).

En primera instancia, se realizó un modelo de distribución con las 19 variables bioclimáticas para modelar la distribución geográfica potencial, usando el modelo de máxima entropía que ofrece la herramienta Maxent (Phillips y col., 2006) con las configuraciones básicas del software, con muestreo aleatorio, separación de un 25% de muestra para la evaluación del modelo, validación cruzada (crossvalidate) (n° de registros totales/ n° de réplicas), generación de curvas de respuesta de variables y procedimiento de simulación Jackknife para determinar la importancia de las variables. Esta herramienta modela el área de estudio como un mapa de celdas a una resolución de 30 segundos de arco, integrando luego la distribución ocupada de la especie o género a modelar y las condiciones ambientales que caracterizan cada celda del mapa. Finalmente se clasificaron las celdas del mapa en idóneas o no idóneas de acuerdo a la probabilidad de similitud con las condiciones del área ocupada, generando un mapa de gradiente de áreas idóneas para la presencia de la especie o género en estudio que representa su distribución geográfica

potencial (Phillips y col., 2004; Hernández y col., 2006; Hijmans y Graham, 2006; Phillips y col. 2006; Raxworthy y col., 2007; Phillips y Dudik, 2008).

En las validaciones de las predicciones del modelo se usaron los métodos de AUC (ver más adelante) y Jackknife; este último genera un modelo nulo a partir de la permutación múltiple de los datos y calcula la contribución relativa de cada variable al modelo, evidenciando las exigencias ecológicas de cada especie. Estos análisis los generó Maxent, de forma que hace evidente si el modelo generado es significativo y ajustado a las condiciones y requerimientos necesarios de cada grupo de estudio (Fielding y Bell, 1997; Hernández y col., 2006; Giovanelli y col., 2008; Marmion y col., 2009; Adrimasimanana y Cameron, 2013). A partir de este primer modelo, se comparó el resultado del análisis Jackknife de las variables con el análisis de correlación, lo que sirvió para seleccionar el conjunto de variables que generaran un mejor modelo, las cuales se muestran en la tabla 3. Finalmente, se realizó un segundo modelo con las variables seleccionadas. Si bien algunas de estas variables seleccionadas presentan correlación entre sí, fueron consideradas podrían explicar diferentes factores en la distribución de los grupos de estudio. La selección de variables a partir de la relación entre ellas es una metodología usada en los modelos de distribución de especies, y produce resultados más precisos y confiables (Porfirio y col., 2014) de forma que esta fue la aproximación que usamos para realizar los modelos de distribución de los grupos de estudio.

Tabla 3. Conjuntos de variables bioclimáticas empleadas en el modelo de distribución geográfica para los géneros *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla*.

Variable	<i>Oreophrynella</i>	<i>Stefania</i>	<i>Tepuihyla</i>
Bio1			
Bio2			
Bio3			

Bio4			
Bio5			
Bio6			
Bio7			
Bio8			
Bio9			
Bio10			
Bio11			
Bio12			
Bio13			
Bio14			
Bio15			
Bio16			
Bio17			
Bio18			
Bio19			
Total	10	9	9

Para evaluar las predicciones del modelo se siguió el procedimiento usado por Hernández y col. (2006), el de Giovanelly y col. (2007) y Adrimasimanana y Cameron (2013), denominado diagrama Receptor de Funcionamiento Característico (ROC, por sus siglas en inglés, Receiver Operating Characteristic plot). Este método genera una curva que mide la sensibilidad respecto a la especificidad, lo que representa de forma gráfica las tasas de omisión (falsos negativos) respecto a las tasas de comisión (falsos positivos) predichas. Esto se explica mejor en la matriz de confusión de la Tabla 4. El error de comisión se da cuando una ausencia real es predicha como una presencia (falso positivo). Un error de omisión es cuando una presencia real es predicha como ausencia por el modelo (falso negativo). Por lo tanto, la sensibilidad, especificidad, el AUC y ROC son derivadas de la Tabla 4. La sensibilidad y especificidad miden las tasas de omisión y comisión.

Sensibilidad indica fracción de presencias verdaderas o fracción real positiva: $\# \text{ verdaderos positivos} / \text{verdaderos positivos} + \text{falsos negativos}$. A mayor sensibilidad, menores errores de omisión comete el modelo. Especificidad es la fracción negativa real, esto es: $\# \text{ de verdaderos negativos} / \text{todos los negativos reales (falsos positivos} + \text{verdaderos negativos)}$. A mayor especificidad, menores errores de comisión se cometen. Respecto al área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés, Area Under the Curve), cuando esta curva tenga una tendencia elevada hacia la izquierda, será una medida de la baja tasa de comisión del modelo, y esto es una indicación de una buena discriminación entre áreas de presencia y ausencia (Bijleveld, 2012). Esta medida de discriminación es lo que hace que el AUC sea una medida de precisión general para este tipo de estudios (Fielding y Bell, 1997; Hernández y col., 2006; Giovanelli y col., 2008; Bijleveld, 2012). De esta manera se evalúa el grado de ajuste, bondad, consistencia, especificidad, sensibilidad y fiabilidad de cada modelo generado.

Tabla 4. Matriz de Confusión (Tomado de Miller, 2010).

		Observado	
		Presencia	Ausencia
Predicho	Presencia	Verdadero Positivo	Falso Positivo
	Ausencia	Falso Negativo	Verdadero Negativo

Generación de los mapas y modelo de la distribución potencial a futuro

Para evaluar los posibles cambios en la distribución geográfica potencial de los géneros de estudio en los escenarios posibles causados por el cambio climático, se consideraron los resultados de la distribución potencial generados en la sección anterior como línea base para compararla con la distribución geográfica predicha bajo un escenario climático sugerido por el Quinto Reporte de Evaluación del IPCC (IPCC, 2013). De los cuatro escenarios evaluados por el

IPCC (2013), se usó aquel que estima una tendencia estable del FR para finales del siglo XXI a través del modelo HadGEM2-ES (modelo generado por el Hadley Center New Global Environmental Model 2 – Earth System) durante el período 2041-2060 (2050) y el 2061-2080 (2070). Esto significa que los modelos generados representan la distribución geográfica potencial de los grupos de estudio para el siglo XXI con una tendencia estable del FR.

Continuando con la línea de trabajo, se procedió de forma similar a la sección anterior, empleando Maxent como modelador y las mismas configuraciones de modelado. Se usó una extensión del área circundante de cada género asociados a los parámetros bioclimáticos actuales como base de predicciones y para modelar la distribución potencial en estas condiciones de cambio climático se proyectó en todo el Escudo Guayanés asociado a las variables bioclimáticas estimadas de acuerdo al escenario RCP4.5 con el modelo HadGEM2-ES. En este caso, no se realizó la comparación entre métodos de análisis de variables, puesto que las variables de predicción son las mismas que se usaron en la sección anterior. Sin embargo, se hizo un segundo modelo empleando solo las variables seleccionadas en la sección previa, de forma que el producto fue un modelo mejor ajustado. Finalmente, para la evaluación estadística, se siguió el mismo procedimiento descrito en la sección anterior, haciendo uso de la curva ROC, los valores AUC que esta curva genera y las estimaciones de tasas de comisión y omisión asociadas a ellos. Esto debido a que las características de ambos modelos son las mismas tanto para modelar en condiciones actuales como en condiciones futuras.

RESULTADOS

Para facilitar al lector la ubicación espacial geográfica en la presentación de los resultados se presenta a continuación, en la figura 8, la distribución de los tepuyes, cerros y macizos que componen el escudo guayanés venezolano y la división por sectores florísticos-ecológicos de esta región que propone Huber (1988).

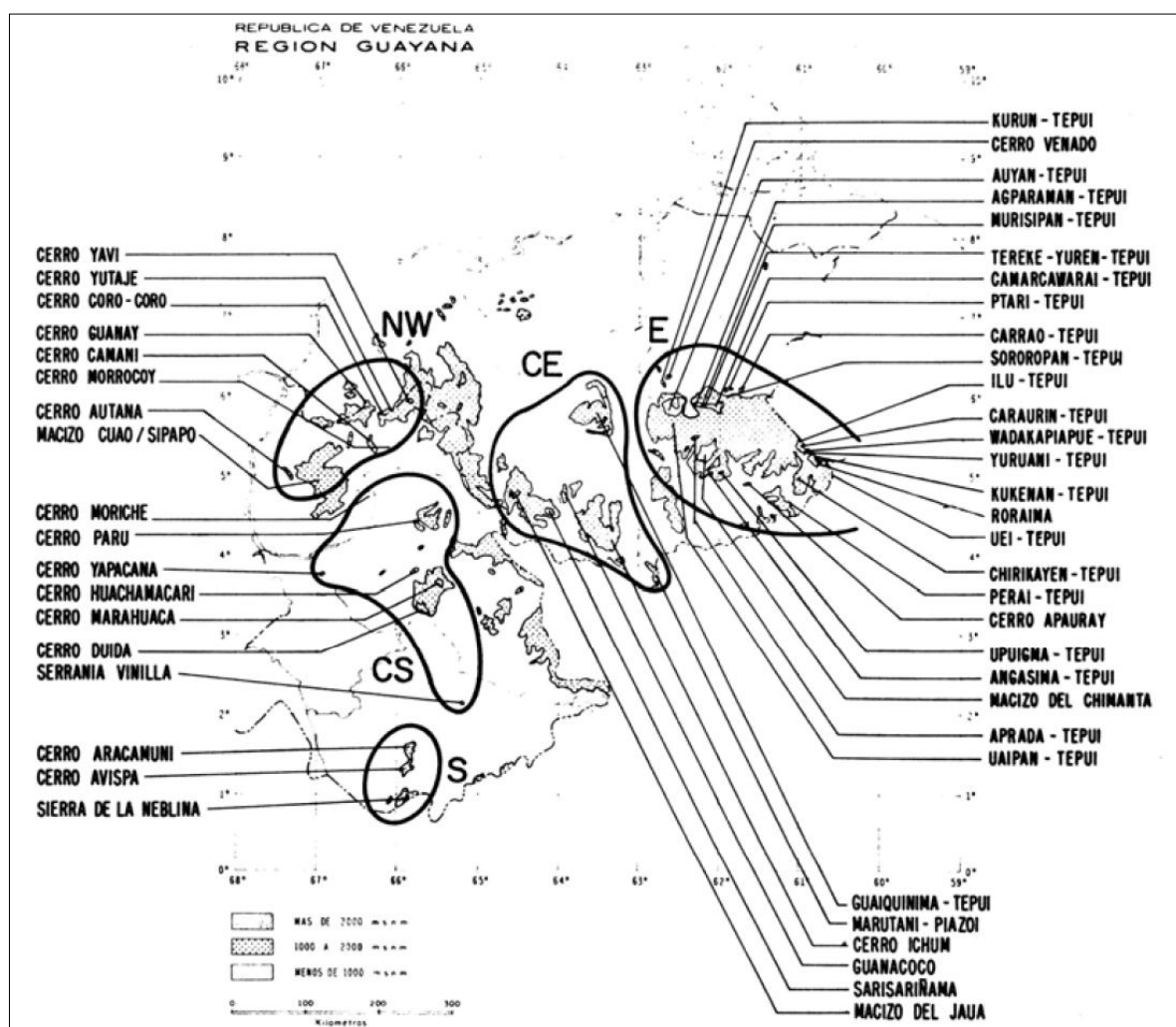


Figura 8. Tepuyes principales de la Provincia Pantepui en Venezuela, indicando los cinco sectores florístico-ecológicos: NW=Sector Nor-Occidental; E=Sector Oriental; CE= Sector Centro-Oriental; CS=Sector Centro-Sur; S= Sector Sur (Tomado de Huber, 1988).

Oreophrynella

El género *Oreophrynella*, en Venezuela, se ubica en las cimas de los tepuyes orientales del país (sector Oriental, de acuerdo a la figura 8), y a una elevación entre 1500 m y 2680 m. Sin embargo, al incluir los registros de Brasil y Guayana Esequiba se produjo una amplitud de la distribución altitudinal de este género, puesto que la altura más baja donde ha sido registrado (fuera de Venezuela) es de 781 m (*Oreophrynella* sp., ROM 46430) (Figura 9).

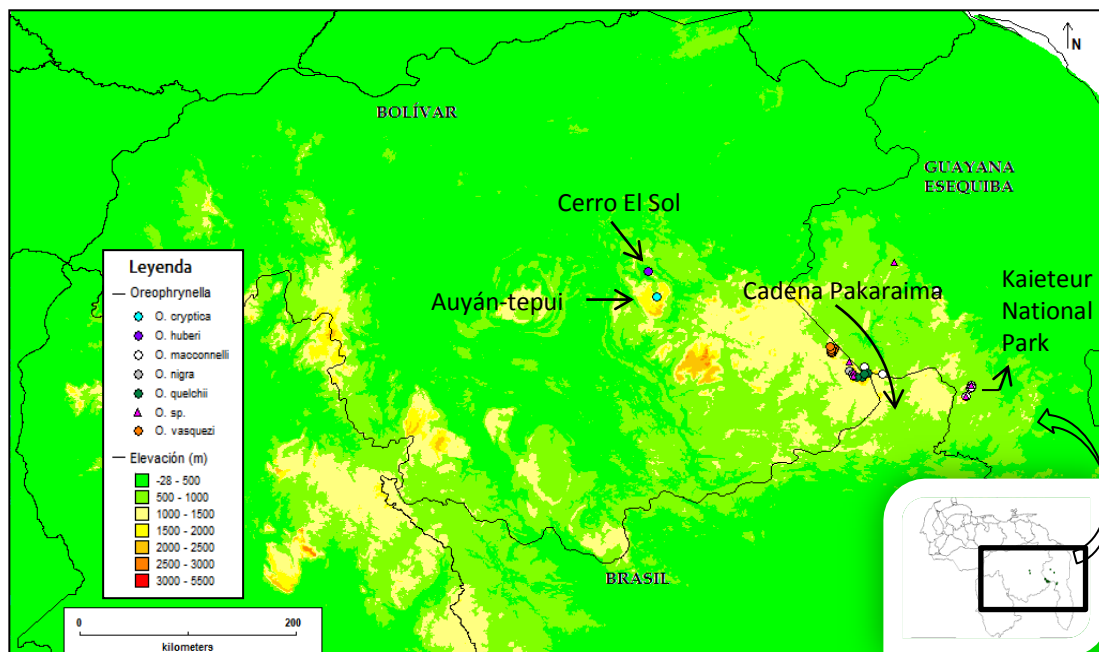


Figura 9. Distribución Geográfica de las especies venezolanas del género *Oreophrynella*.

En el mapa de la figura 9 puede observarse que en el Auyán-tepui solo se ha reportado una especie de *Oreophrynella* (*O. cryptica*), que el siguiente reporte más cercano a este tepui es en Cerro El Sol (*O. huberi*), y que en el Macizo de Chimantá no hay reportes de ninguna de las especies de este grupo. De esta forma es notable que la mayor densidad de registros de este grupo, hasta la fecha, se presenta en la cadena Roraima, en la frontera con Guayana Esequiba, donde se han registrado 3 especies (*O. vasquezzi*, *O. nigra* y *O. quelchii*) y una especie no identificada,. Adicionalmente, en dicha figura se puede observar que en algunas localidades, se

han registrado *O. nigra* (del lado de Venezuela), y *O. macconnelli* (del lado de Guayana Esequiba) junto a una especie de *Oreophrynella* no identificada (*Oreophrynella* sp.). Es curioso que en este estudio *O. macconnelli* no esté representado en Venezuela. En la matriz original solo había dos registros para Venezuela (datos obtenidos de www.herpnet2.org), de los cuales uno de ellos presentaba incongruencias de dos tipos: localidad (coordenadas de Guayana Esequiba y localidad de Venezuela) y de altura indicada en la fase de comprobación de datos. El registro restante no pudo ser comprobado con fidelidad entre la literatura y Google Earth. Por tanto, ambos quedaron fuera del análisis.

Condiciones bioclimáticas actuales

A continuación se presentan los modelos de distribución geográfica del género *Oreophrynella* en función de condiciones bioclimáticas actuales, empleando un total de 19 variables. En la figura 10 se puede observar cómo el área estimada de idoneidad en el área de distribución conocida es muy reducida para este grupo de anfibios. Si bien estas especies se distribuyen en un área muy pequeña y alopátrica al sur de la cadena de tepuyes orientales, las zonas de máxima idoneidad se presentan en las localidades de mayor densidad de registros (ver figura 9). Curiosamente, el modelo de máxima entropía sugiere áreas de alta idoneidad en el sector nor-occidental (sector NW) del Pantepui venezolano, de carácter fragmentada, pero aun así bastante más amplia que lo predicho para el sector donde habita este género.

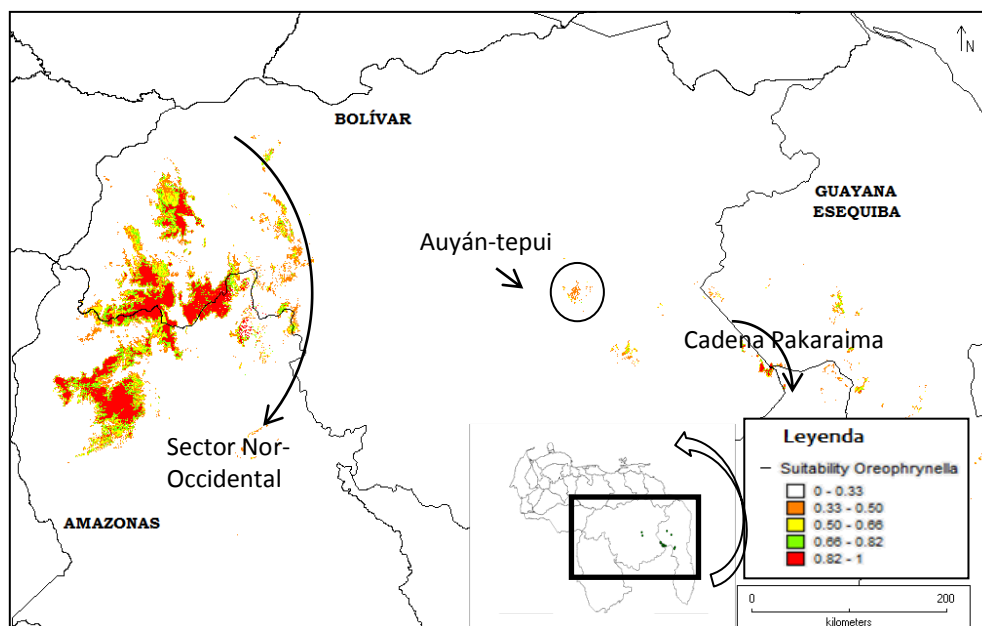


Figura 10. Distribución potencial del género *Oreophrynella* en función de 19 variables bioclimáticas.

De la figura 10 también resalta que el Macizo de Chimantá y el Auyán-tepui tienen probabilidades intermedias de áreas idóneas, a pesar de que en el Auyán-tepui habita *Oreophrynella cryptica*, y que *O. huberi* se ha registrado muy cercano a este tepui (Cerro El Sol).

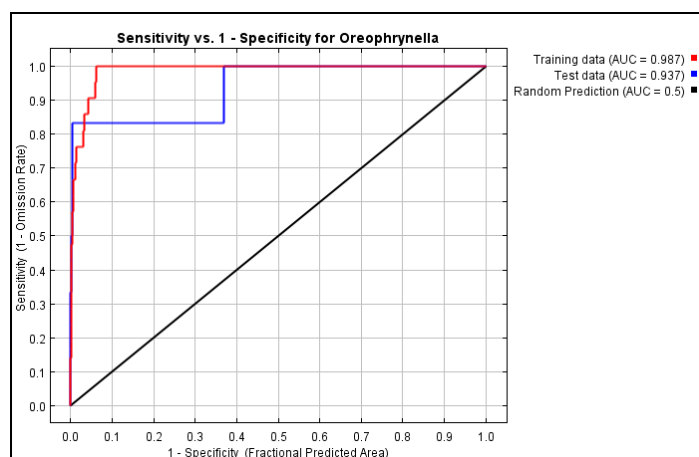


Figura 11. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de *Oreophrynella* en función de 19 variables bioclimáticas.

En la figura 11 se aprecia la evaluación estadística de este modelo para el género *Oreophrynella*. Se puede observar que el valor AUC obtenido es > 0.90 , muy por encima del valor de predicción del azar ($= 0.50$) indicando el buen ajuste del análisis. Comparando los modelos logísticos y acumulativos del enfoque de máxima entropía (ver figura A en el apéndice I), se observa que las tasas de omisión para las muestras de calibración y de prueba son similares y aproximadas a la línea de referencia. A pesar de que el modelo logístico sugiere una tasa de omisión mayor en los datos de evaluación del análisis, tanto la aproximación logística como la acumulativa muestran una baja tasa de omisión, reforzando la noción de un modelo ajustado y por tanto, de predicciones certeras.

En la figura 12 se presenta el resultado de la comparación de variables en cuanto a su relevancia al modelo. Se observa que la mayor contribución de variables por encima del 95% y empleando solo una variable a la vez (barra oscura) son las siguientes: bio 1, bio 5, bio 6, bio 8, bio 9, bio 10 y bio 11. Es importante notar también que en esta comparación sin la variable (barra clara), las 7 condiciones mencionadas contribuyen más del 90% al modelo.

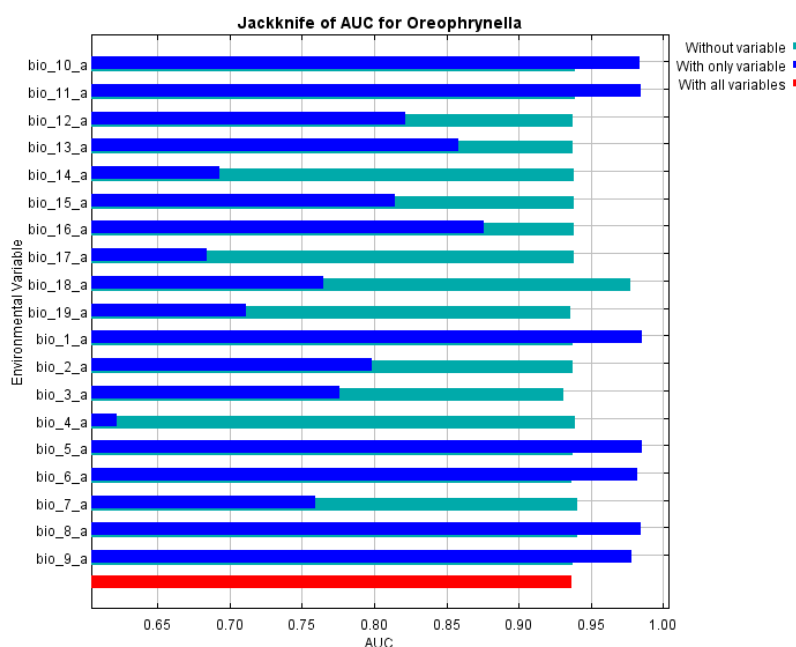


Figura 12. Evaluación de la contribución de las variables bioclimáticas en el Modelo de Distribución Geográfica de *Oreophrynella*.

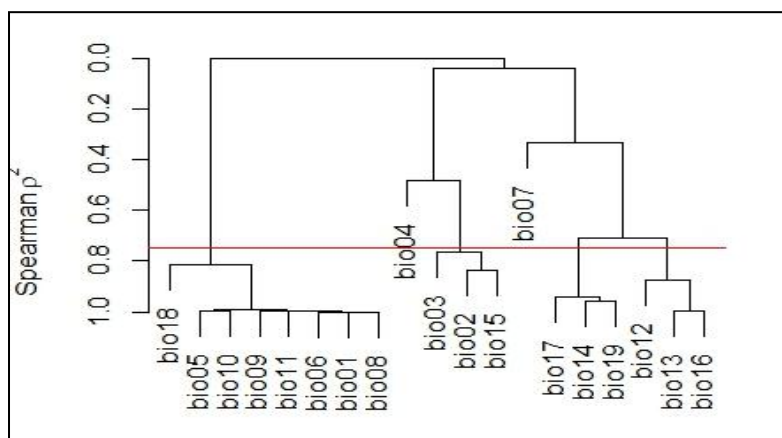


Figura 13. Análisis de correlación de Spearman (ρ) para el género *Oreophrynella* de acuerdo a 19 variables bioclimáticas.

El análisis de correlación de Spearman (ver figura 13) indica la existencia de 3 grupos de variables correlacionadas, y una fuerte correlación de las 7 variables que más contribuyen de acuerdo al análisis Jackknife de la figura 12. Haciendo una comparación entre la definición de cada variable, la relevancia para el género, la contribución al modelo, y la correlación con otras variables, fueron escogidas 10 de ellas para obtener mejores resultados en cuanto a predicciones y ajustes del modelo. Las variables bioclimáticas escogidas fueron las siguientes: bio 3, bio 4, bio 6, bio 7, bio 11, bio 12, bio 14, bio 15, bio 18, bio 19 (ver tabla 3), esto debido a que se consideraron más importantes aquellas variables asociadas con las variaciones de temperatura durante todo el año, los meses extremos de temperatura, la disponibilidad de agua anual, la estacionalidad de la precipitación y la disponibilidad de agua en los trimestres con extremos de temperatura.

En la figura 14 se observa el modelo de distribución geográfica del grupo *Oreophrynella* en función de las 10 variables seleccionadas anteriormente. Aquí se hace evidente que la reducción de variables redundantes afina la predicción del modelo. Esto se traduce en una distribución

potencial en el sector NW más fragmentada que la observada en la figura 10. Aun con este refinamiento del modelo, la predicción asociada en el sector oriental (sector E) del Pantepui venezolano, se mantiene igual o con variaciones poco relevantes.

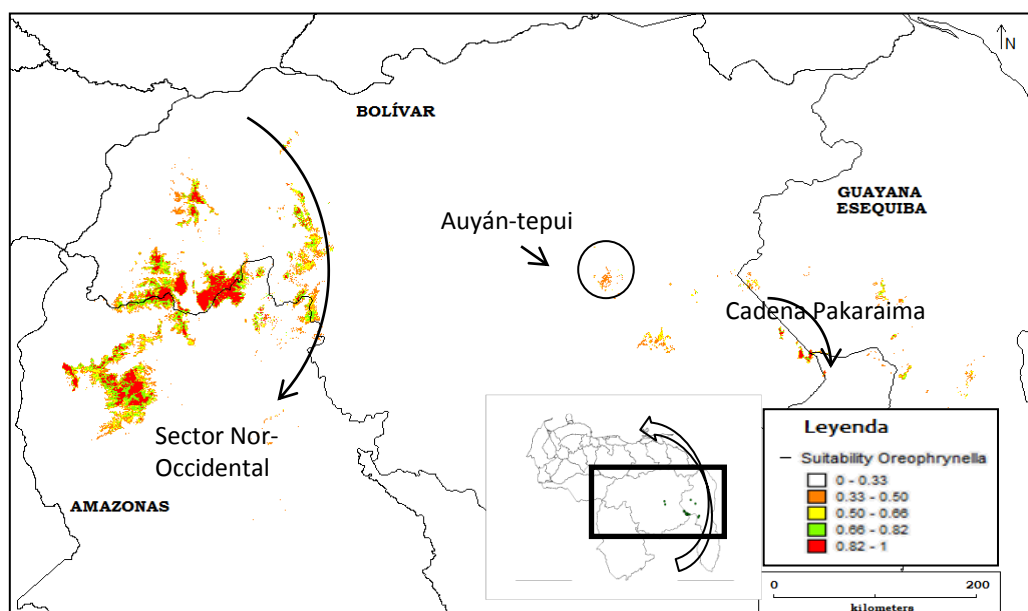


Figura 14. Distribución potencial del género *Oreophrynella* en función de 10 variables bioclimáticas.

Lo observado en las figuras 14 y 10 implica que la distribución conocida para este género no es abarcada por completo por las áreas de idoneidad óptima (idoneidad > 0.80) que predice el modelo. Esto podría deberse a la alta variabilidad de condiciones para el género y la autocorrelación espacial, lo que podría sesgar la habilidad predictiva del algoritmo, considerando que el mayor número de registros se encuentran en los tepuyes fronterizos con Guayana Esequiba en el sector oriental, y las diferencias entre las condiciones de esta cadena de tepuyes, el Macizo del Chimantá y el Auyán-tepui. Adicionalmente, existe la posibilidad de que el género *Oreophrynella* exista hacia el NW del Pantepui, aunque hasta ahora no se haya registrado ninguna especie en esa área.

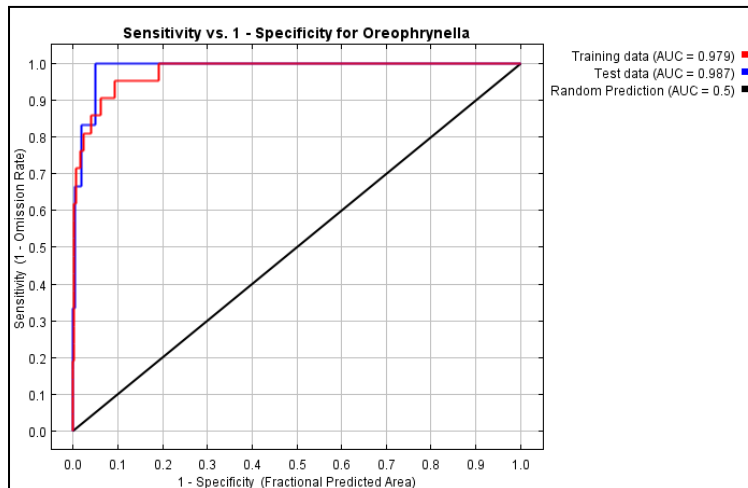


Figura 15. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de *Oreophrynella* en función de 10 variables bioclimáticas.

En la figura 15 se observa que la curva ROC muestra un excelente ajuste del modelo ($AUC > 0.97$), aunque se sugiere que pueda existir un poco de sobreajuste y variaciones en cuanto a las tasas de omisión/comisión resultantes (ver figura B en el apéndice I). Por otro lado, de acuerdo a lo reportado en la Tabla 1, se debería incluir el modelo de distribución geográfica para *Oreophrynella vasquezii*. Sin embargo, de acuerdo a los ajustes considerados para la realización de los modelos, y en particular el ajuste del muestreo de 2 km de distancia entre puntos, el número de registros de esta especie que pudieron haberse usados en el análisis era menor al límite necesario establecido en los detalles metodológicos.

Escenarios de condiciones bioclimáticas a futuro

A continuación se presentan los modelos de distribución geográfica del género *Oreophrynella* en función de condiciones bioclimáticas estimadas en escenarios futuros de tipo RCP4,5 de acuerdo al modelo HadGEM2-ES, empleando las 10 variables seleccionadas en la sección anterior (ver tabla 3).

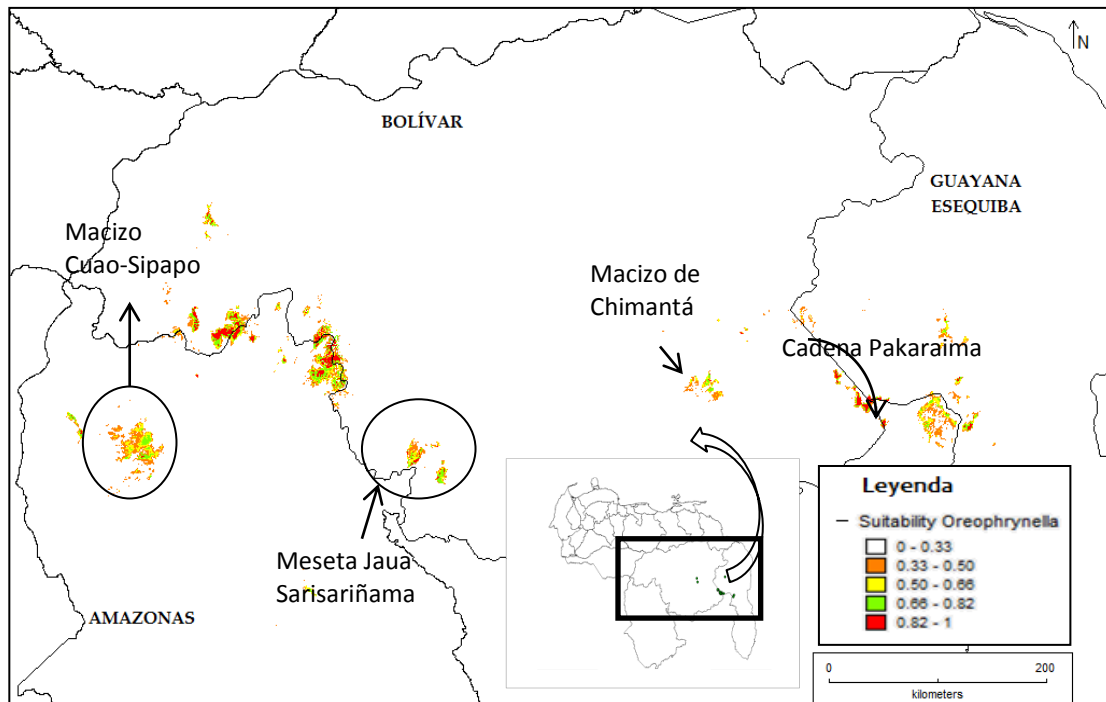


Figura 16. Distribución potencial del género *Oreophrynella* en función de condiciones climáticas para el período 2050.

En esta proyección (figura 16), observamos el mismo caso que en el modelo anterior (figura 10), donde las localidades muestreadas no son abarcadas en su totalidad por las áreas óptimas de idoneidad. Se aprecia además, una reducción de la distribución actual potencial de este género en el Auyán-tepui, pero un ligero aumento en el resto de las localidades donde se ha registrado este género. En la figura 16 observamos que en el Macizo de Chimantá las áreas favorables se ven reducidas al punto de limitar el área más o menos idónea (aunque no óptima, puesto que el grado de idoneidad es $<0,82$) únicamente a los tepuyes nororientales del macizo. Respecto a la distribución potencial, las de áreas idóneas que observamos en la figura 16, se ven reducidas en comparación con lo estimado para condiciones actuales, en especial para el sector NW del Pantepui Venezolano. En este modelo se aprecian áreas favorables más reducidas y fragmentadas en comparación con los modelos en condiciones actuales y surgen zonas pequeñas pero habitables en el macizo de Cuao-Sipapo, en Jaua-Sarisariñama y Huachamacari-Marahuaka.

También se destaca una ligera variación positiva en la zona fronteriza entre la Guayana Esequiba y el estado Roraima de Brasil, aunque las probabilidades de idoneidad se mantengan intermedias (idoneidad < 0.60).

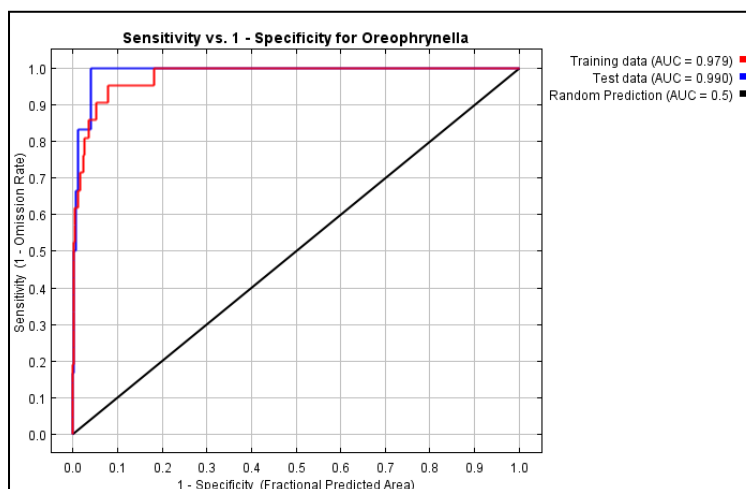


Figura 17. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de *Oreophrynella* en función de condiciones climáticas para el período 2050.

En la figura 17 observamos valores AUC > 0.97, lo cual indica un buen ajuste del modelo de proyección para el período 2050. También se observa mayor sobreajuste en el conjunto de datos de prueba con respecto a los datos de calibración. Esto se confirma al comparar las curvas de omisión de este modelo desde los enfoques logístico y acumulativo (ver figura C en el apéndice I), lo cual indica que aunque la tasa de omisión es baja, la relación de omisión en el conjunto de datos de prueba es mayor a la de datos de calibración. En la figura 18 se presenta la proyección de la distribución geográfica potencial del género *Oreophrynella* para el período 2070.

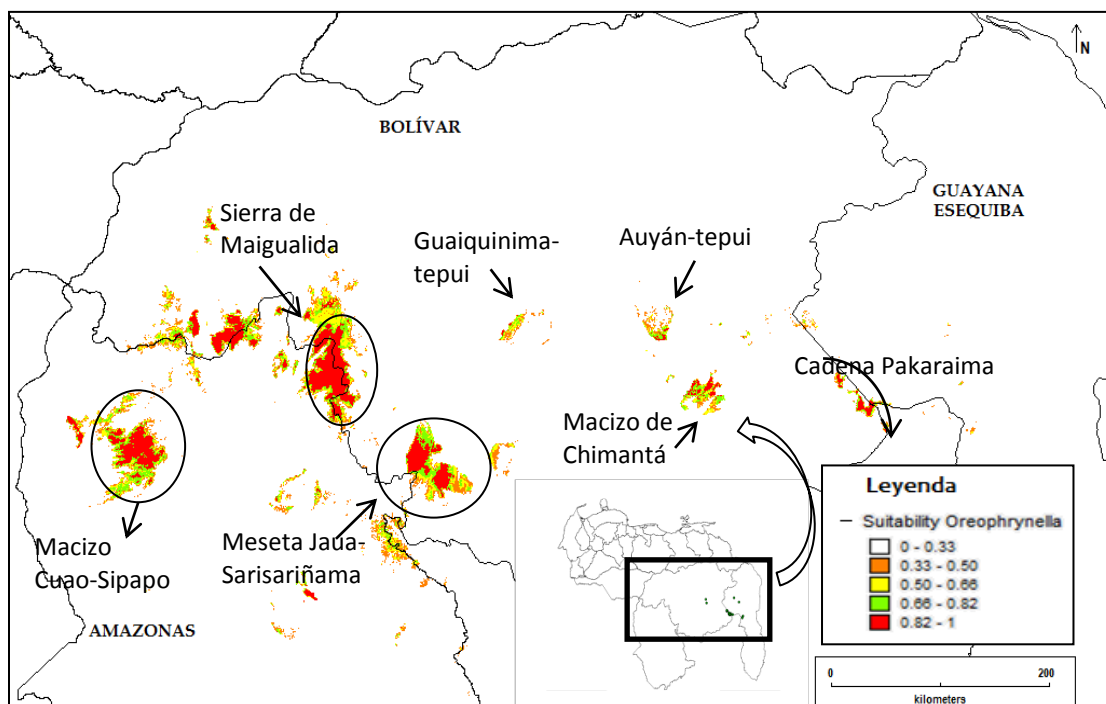


Figura 18. Distribución potencial del género *Oreophrynella* en función de condiciones climáticas para el año 2070.

En esta proyección observamos un aumento generalizado de áreas idóneas en el sector NW, E y centro-oriental (sector CE) respecto a la proyección para el período 2050 (figura 16). Esto implica una ampliación de las áreas de distribución actual conocida. En este aspecto, se aprecia que las áreas óptimas son las zonas de mayor altitud de la Sierra de Maigualida, la Serranía Guanay, la Meseta Jaua–Sarisariñama y la de Cuao-Sipapo. Adicionalmente, se nota una disminución de probabilidades de idoneidad en el Pantepui del lado de Guayana Esequiba.

Con el visible aumento de las áreas potenciales en el modelo para el período 2070 respecto al 2050, el estudio sugiere una contracción de las condiciones ambientales para mediados del siglo XXI que luego vuelven a ampliarse para el 2070. Esto se traduce en un alto riesgo de pérdida de hábitat para mediados de siglo (incluso la extinción casi segura) de las poblaciones de este género en el Auyán-tepui y de *Oreophrynella* sp. en la zona más septentrional de la Guayana Esequiba. Si

las poblaciones actuales del género *Oreophrynella* sobreviven las limitaciones ambientales que se estiman, es probable que su distribución sufra una ampliación para finales de siglo. Para sustentar esta hipótesis es necesario aplicar esta metodología para periodos temporales 2100–2200.

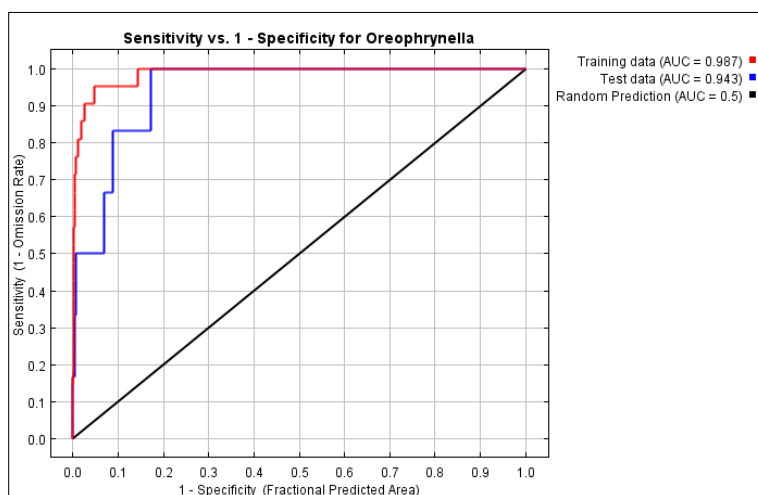


Figura 19. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de *Oreophrynella* en función de condiciones climáticas para el período 2070.

En la figura 19 se muestra la curva ROC para la proyección al período 2070 del género *Oreophrynella*, indicando además, un AUC > 0.90 que sugiere un buen ajuste del modelo, incluso un mejor ajuste respecto a la proyección para el período 2050 (figura 17). Sin embargo este modelo presenta una ligera sobreestimación de las predicciones, por lo que es probable que el área potencial estimada por el modelo sea superior al área potencial real (ver figura D en el apéndice I).

Stefania

El género *Stefania*, en Venezuela, tiene una amplia distribución aunque alopátrica, en el escudo guayanés, siendo la cadena de tepuyes orientales los de mejor representación muestral. En la figura 20 se observa que este género presenta un amplia distribución altitudinal, pues habita en todo el gradiente altitudinal por debajo de los 3000 m.

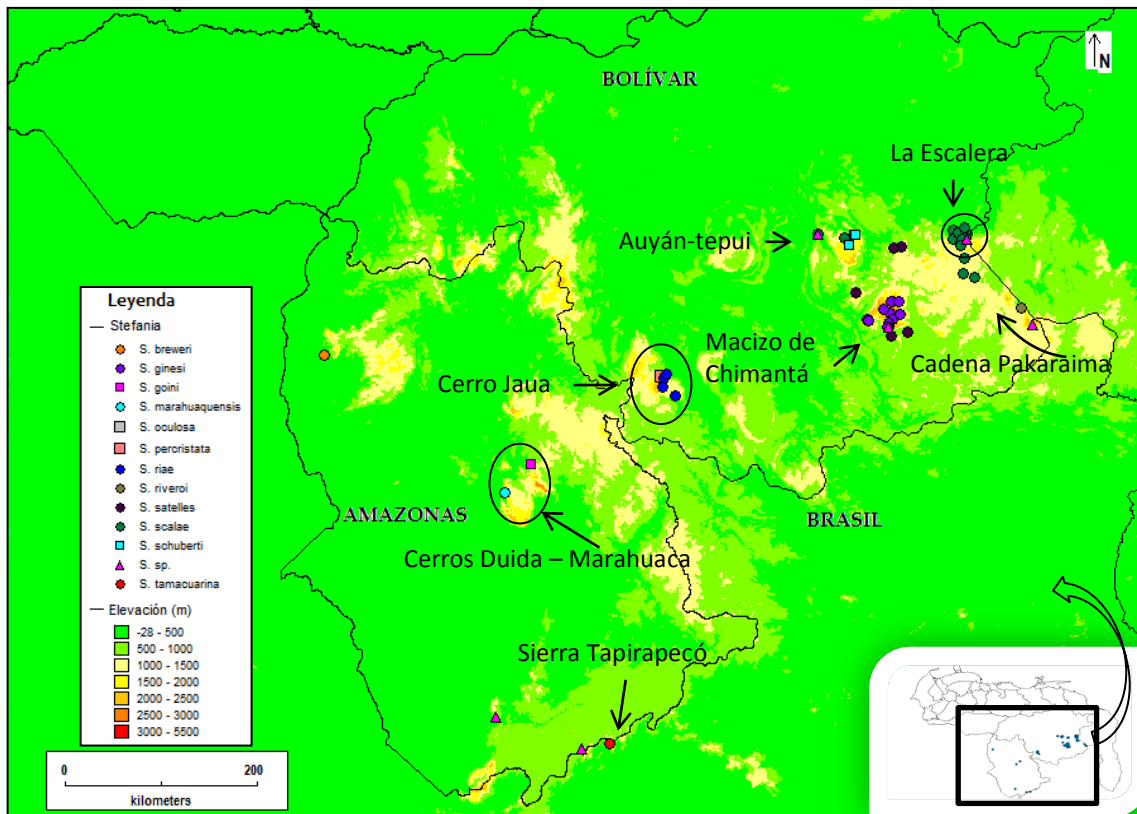


Figura 20. Distribución Geográfica de las especies venezolanas del género *Stefania*.

En la figura 20 se puede observar que existe mayor densidad de registros en el estado Bolívar que en el estado Amazonas. Por otro lado, respecto a la presencia de dos o más especies de este grupo en una misma localidad, se han registrado dos especies, *Stefania scalae*, y *S. ginesi*, junto a una especie de este género no identificada (*Stefania* sp.); asimismo, *S. oculosa* fue observada en las inmediaciones de *S. pericristata* en el Cerro Jaua (simpatría). Es importante no perder de vista que la mitad de las especies de este grupo han sido registradas para una sola localidad, y la otra mitad, aunque habiten en dos o más tepuyes, no se encuentran en más de un sector florístico-ecológico. Siguiendo esta línea, *S. scalae* y *S. ginesi* son las especies de este grupo con mayor número de registros y localidades (ver Tabla 1), sin embargo, en la figura 9 se observa que *S. ginesi* está restringido al Macizo de Chimantá y los tepuyes adyacentes -Eruoda, Abakapá y Churi-, en altitudes entre 1850 y 2600 m; mientras que *S. scalae* tiene una distribución asociada a

elevaciones menores -entre 130 y 1360 m-. Por el contrario, las especies que solo han sido reportadas en una sola localidad tienen la particularidad de encontrarse en áreas poco exploradas hasta la fecha o de difícil acceso, como lo son la Sierra Tapirapécó, el Cerro Marahuaka o Yuruaní-tepui.

Condiciones bioclimáticas actuales.

A continuación se presentan los modelos de distribución geográfica potencial para el género *Stefania*. Lamentablemente, las estimaciones generadas para *Stefania ginesi* y *S. scalae* presentaron altos grados de sobreestimación y subestimación, y este grado de desajuste implica que los modelos obtenidos no son estadísticamente confiables. Por esta razón, a continuación sólo se presentaran los resultados obtenidos para el grupo *Stefania*. En la figura 21 observamos que la distribución conocida del género *Stefania* coincide con las áreas de mayor idoneidad (idoneidad >0.50) en casi todos los puntos de registros, excepto para la localidad de registro de *Stefania breweri* y un registro de *Stefania* sp. al suroeste de Amazonas (ver figura 20). En este modelo, apreciamos que la mayor densidad de áreas favorables está en el sector E del Pantepui venezolano, con áreas óptimas en el Macizo de Chimantá y en la cadena de tepuyes fronterizos con la Guayana Esequiba.

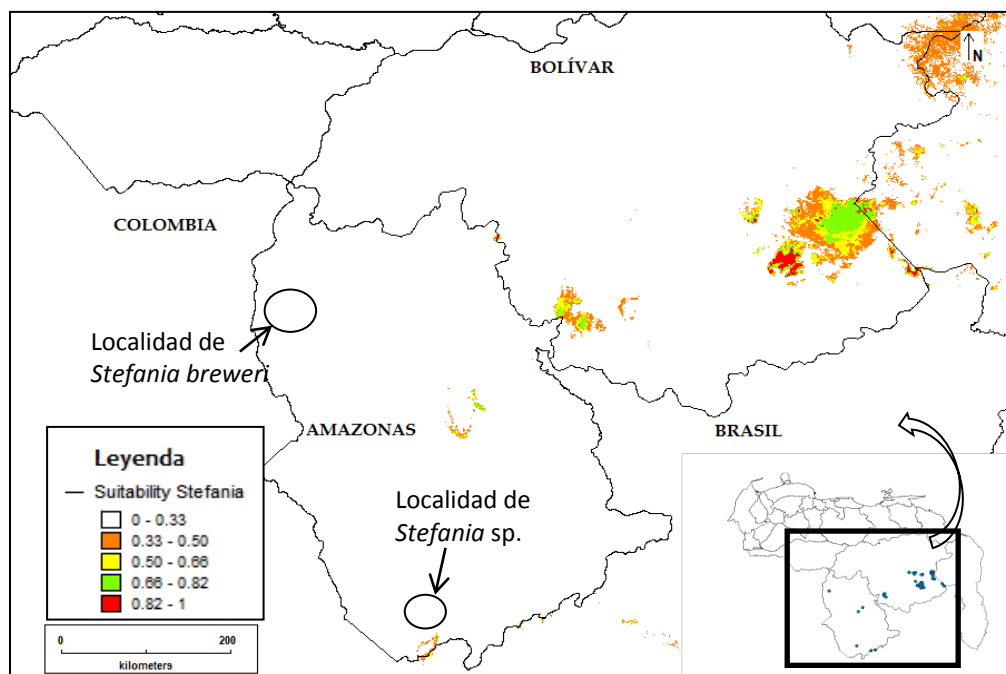


Figura 21. Distribución potencial del género *Stefania* en función de 19 variables bioclimáticas.

La presencia de registros de este género en áreas bajas, hace que el modelo en función de variables bioclimáticas genere estimaciones de distribución potencial en el estado Delta Amacuro y la región norte de la Guayana Esequiba (esto se observa en la parte superior derecha de la figura 21). Sin embargo, esto es un efecto de las variables correlacionadas y se corrige en el siguiente modelo. En la figura 22 se presenta la curva ROC de este modelo para el género *Stefania*, indicando un buen ajuste del modelo con valores de AUC > 0.95. Sin embargo, comparando los altos valores de AUC y las curvas de omisión de este estudio, podemos sugerir que este análisis tiene predicciones sobreestimadas debido a un ligero grado de error de comisión presente en el conjunto de datos de evaluación (ver figura A en el apéndice II).

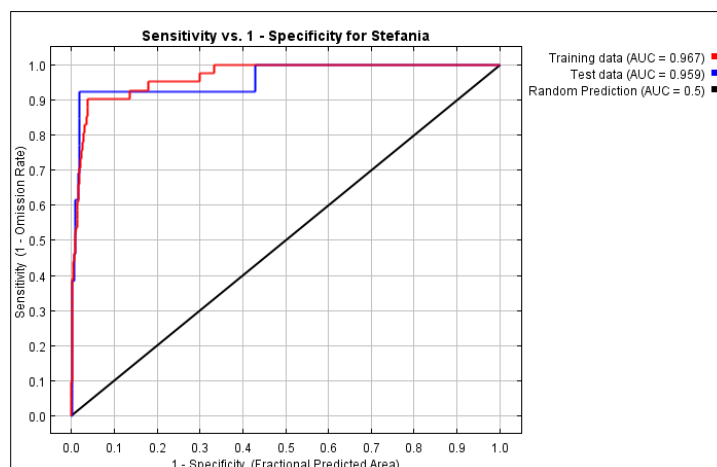


Figura 22. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de *Stefania* en función de 19 variables bioclimáticas.

Debido a este margen de error, que puede ser producido por la autocorrelación espacial o la correlación entre variables, se hizo un análisis de la contribución de las variables y la correlación entre estas. Esto se muestra en las figuras 23 y 24.

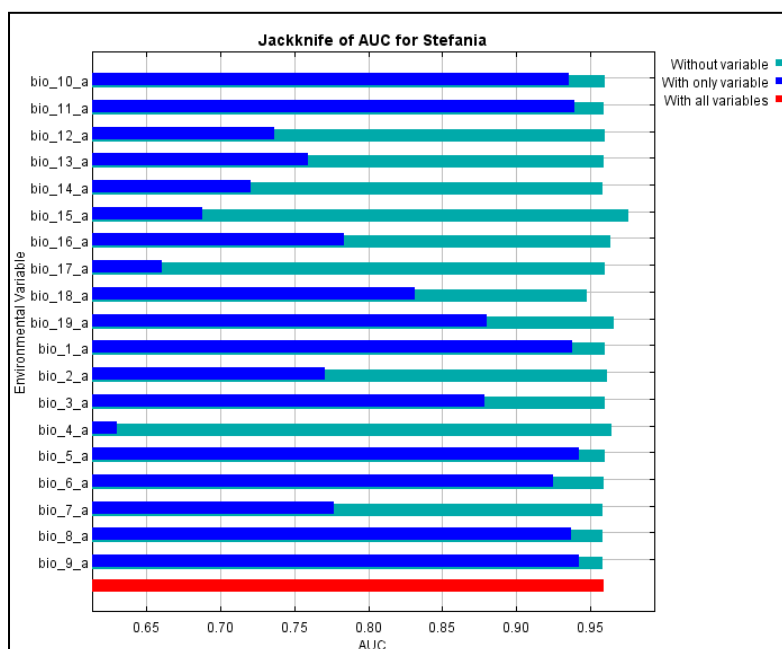


Figura 23. Evaluación de la contribución de las variables bioclimáticas en el Modelo de Distribución Geográfica de *Stefania*.

Observando con detalle el análisis Jackknife que realiza el programa Maxent, observamos que la mayoría de las variables de temperatura (bio 1, bio 5, bio 6, bio 8, bio 9, bio 10 y bio 11) contribuyen en gran medida a este modelo de forma individual (barra oscura). Por otro lado, en el análisis de correlación de la figura 24 se destacan la presencia de 3 grupos de variables con alta correlación ($\rho > 0.75$), donde dicho conjunto de variables está fuertemente correlacionado entre sí.

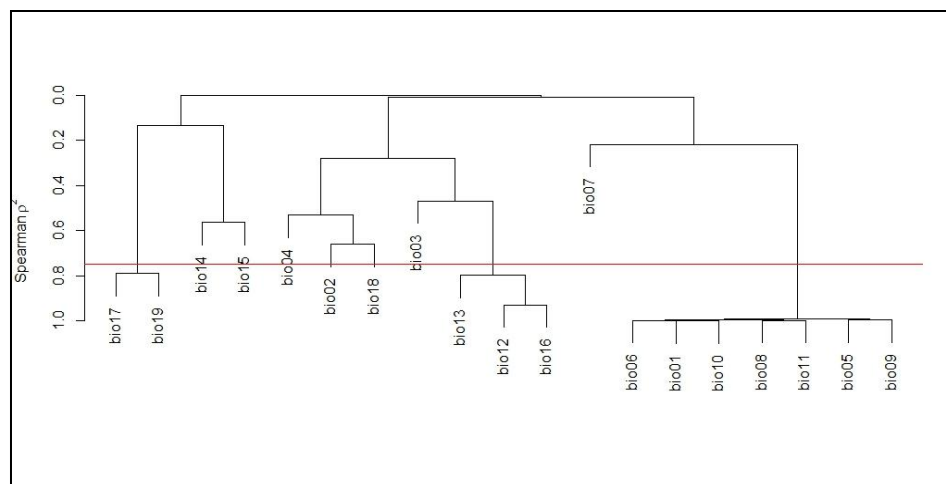


Figura 24. Análisis de correlación de Spearman (ρ^2) para el género *Stefania* de acuerdo a 19 variables bioclimáticas.

Considerando el efecto de la correlación de variables, se realizó un segundo modelo con solo 9 variables que se consideraron importantes de acuerdo a la importancia para la existencia del género *Stefania*, la contribución al modelo (análisis Jackknife) y la correlación con otras variables (ver tabla 3). Tomando en cuenta que este grupo tiene desarrollo directo y parece estar asociado a sustratos rocosos cercanos a fuentes de agua, se tomaron variables de temperatura y de precipitación en meses de máximos y mínimos de temperatura para la realización de los modelos que se presentan a continuación, empezando por el modelo de distribución geográfica del género *Stefania* en función de condiciones bioclimáticas actuales.

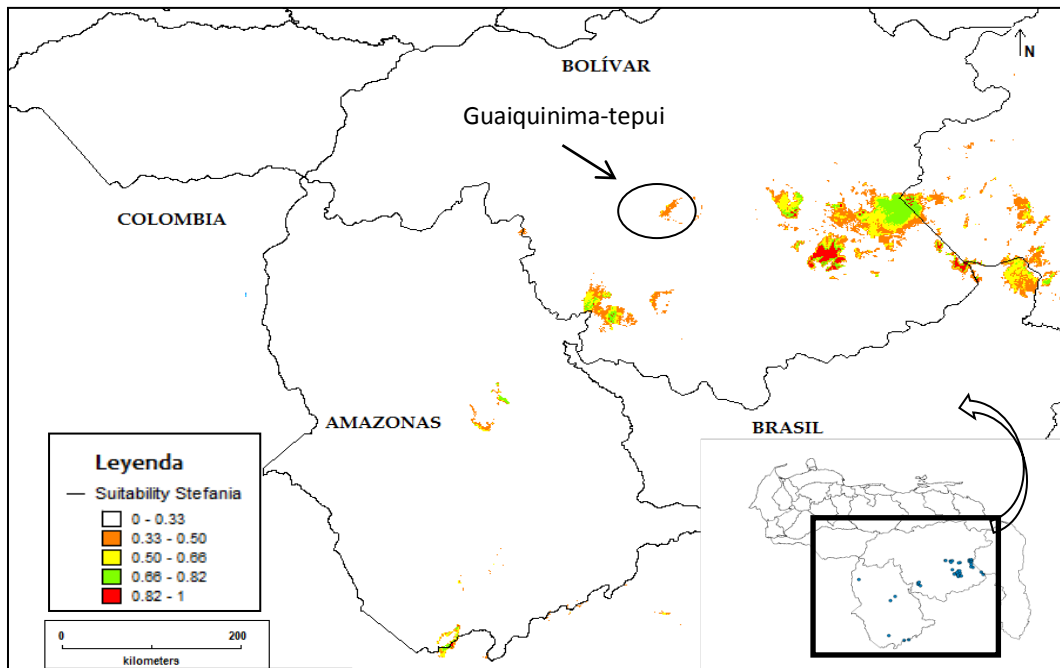


Figura 25. Distribución potencial del género *Stefania* en función de 9 variables bioclimáticas.

En el modelo que se presenta en la figura 25, observamos cómo se refina el análisis. La distribución conocida de este grupo coincide con áreas de idoneidad > 0.50 , y en las localidades de registro se observan probabilidades > 0.66 . Esto sugiere un buen ajuste del modelo y además, áreas potenciales bastante confiables. El área de distribución potencial para *Stefania* no se amplía en gran medida como el de *Oreophrynella*, pero surgen espacios en las áreas más elevadas del Guaiquinima-tepui y en el escudo guayanés de la Guayana Esequiba como áreas de probabilidades intermedias de idoneidad (entre 0.33 y 0.66).

En la figura 26 presentamos la curva ROC del modelo de distribución geográfica de *Stefania* con la reducción de variables. Esto indica un buen ajuste del estudio con valores $AUC > 0.90$, y se confirma con la comparación de las curvas de omisión entre el enfoque logístico y el acumulativo de este análisis ver (figura B en el apéndice II), las cuales muestran la baja tasa de errores de omisión y comisión en el estudio. Considerando que el modelo anterior presentaba un elevado

error en las predicciones (ver figura 22), esta estimación de distribución potencial para este grupo de anuros parece ser más certera.

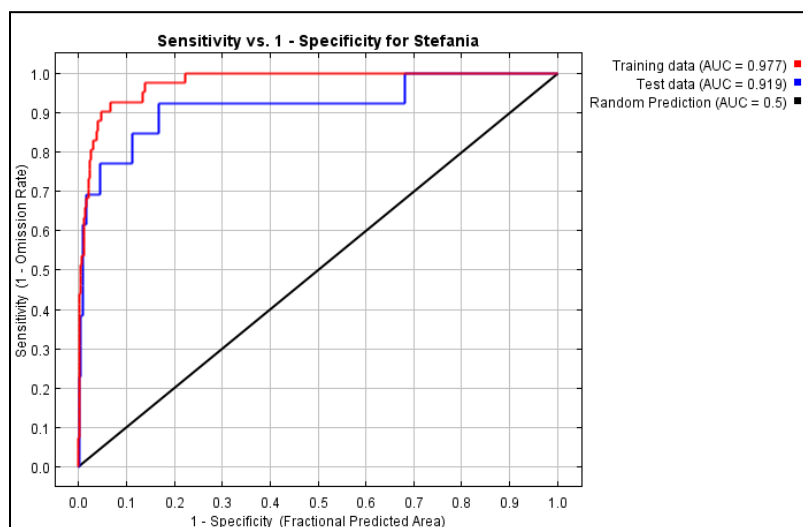
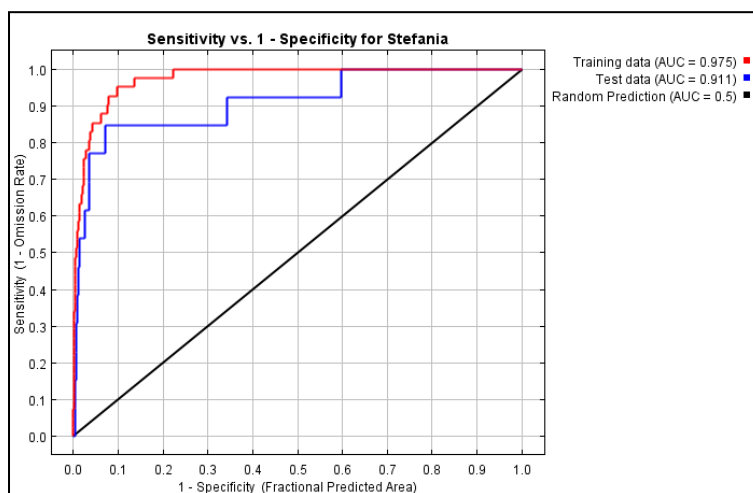
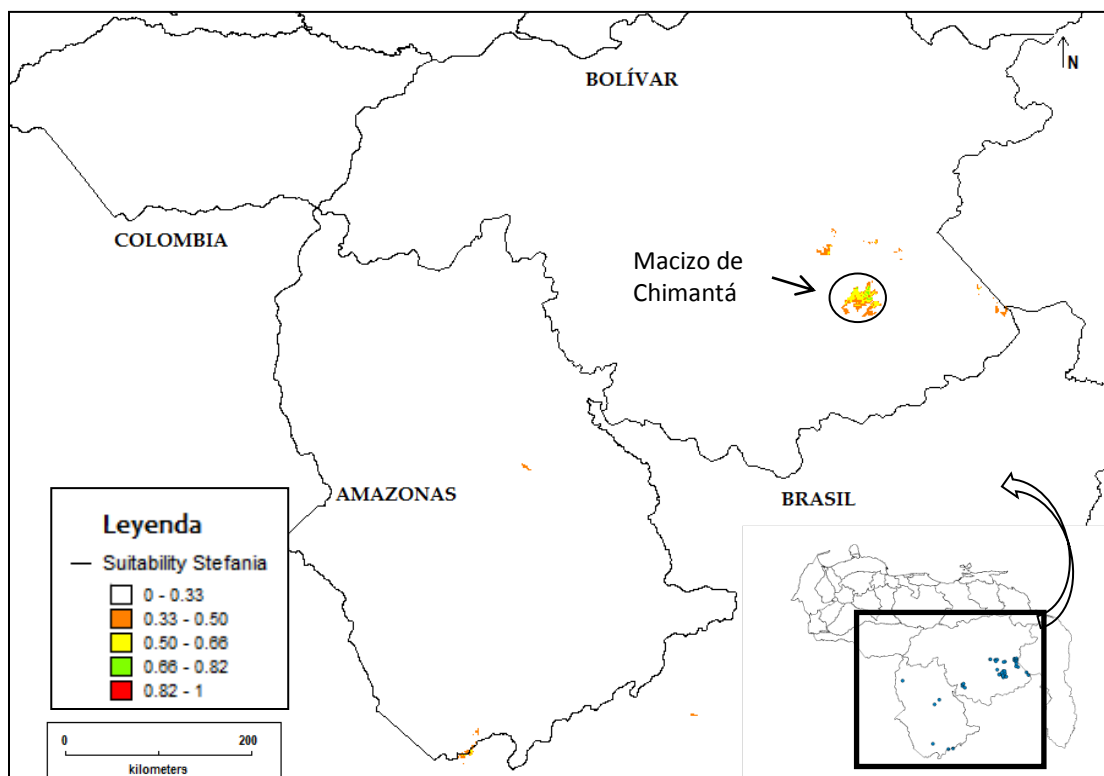


Figura 26. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de *Stefania* en función de 9 variables bioclimáticas.

Escenarios de condiciones bioclimáticas a futuro

A continuación se presentan los modelos de distribución geográfica del género *Stefania* en función de condiciones bioclimáticas estimadas en escenarios futuros de tipo RCP4,5 de acuerdo al modelo HadGEM2-ES, empleando 9 variables seleccionadas en la sección anterior (ver tabla 3). En la figura 27 observamos la reducción de las áreas habitables para el género *Stefania* en su distribución conocida. El modelo predice que sólo las zonas más elevadas donde se ha registrado alguna especie de este grupo mantendrán condiciones medianamente favorables, –pero no óptimas– para su existencia. Esto se traduce en pérdida de hábitat y altos riesgos de extinción poblacional para algunas o casi todas las especies *Stefania*. En la figura 28 observamos la curva ROC asociada al modelo de distribución para el grupo *Stefania* en el período 2050.



Los valores de AUC observados sugieren un buen ajuste del modelo ($AUC > 0.90$), y al considerar las curvas de omisión asociadas a este análisis (ver figura C en el apéndice II), se observa una tasa de comisión ligeramente elevada, aludiendo así que el modelo podría estar subestimando la distribución potencial del grupo. Sin embargo, dichos errores no representan diferencias significativas ($p < 0.05$) que indiquen que el modelo no esté ajustado.

En el modelo que se presenta en la figura 29 se observa como se reduce significativamente las áreas potenciales del género *Stefania*, acrecentando el riesgo de extinciones poblacionales de las especies que componen este grupo en el sector E del Pantepui venezolano. De acuerdo a lo que observamos en esta figura, se puede inferir que sólo *Stefania ginesi* tiene la posibilidad de sobrevivir, dado que es el Macizo de Chimantá el de pronósticos menos críticos entre todas las montañas y cerros de este sector.

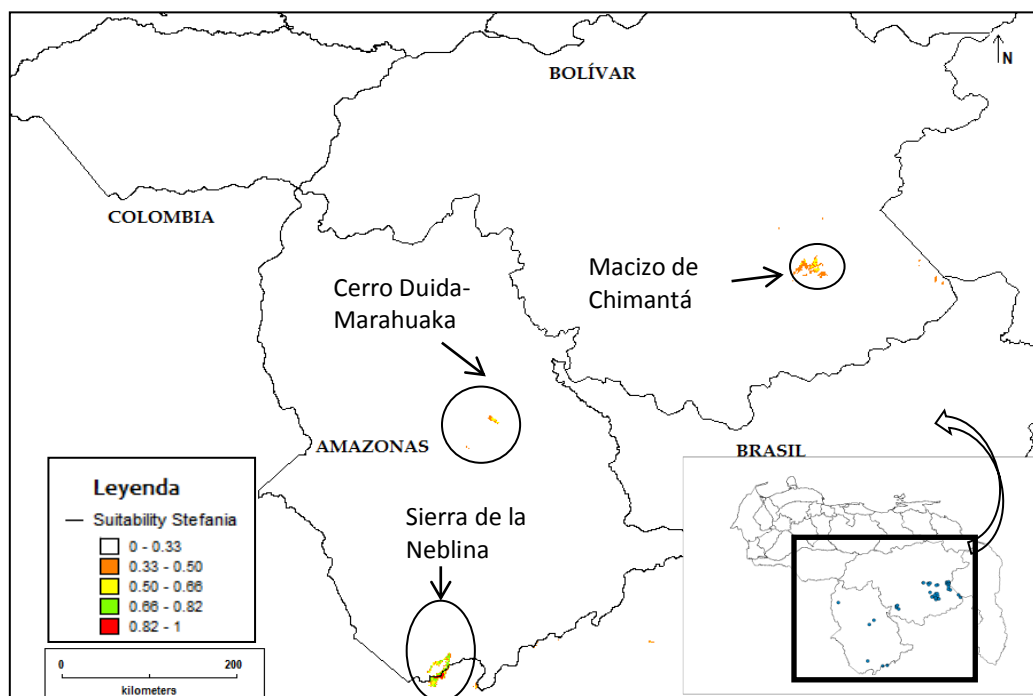


Figura 29. Distribución potencial del género *Stefania* en función de condiciones climáticas para el período 2070.

Respecto a los otros sectores del Pantepui, y contrario a lo que se observa en el sector E, en los tepuyes con condiciones más favorables, Cerro Duida–Marahuaka, Serranía de La Neblina, pareciera que se presenta una ampliación de áreas idóneas respecto a lo que se observó en la figura 27. Sin embargo, este escenario ligeramente ventajoso parece favorecer únicamente a *S. marahuakuensis* y *S. goini* en el Cerro Duida–Marahuaka, y a *S. neblinae* de la Sierra de La Neblina del lado de Brasil. Es decir, el grupo tiene altas probabilidades de extinción para finales del siglo XXI.

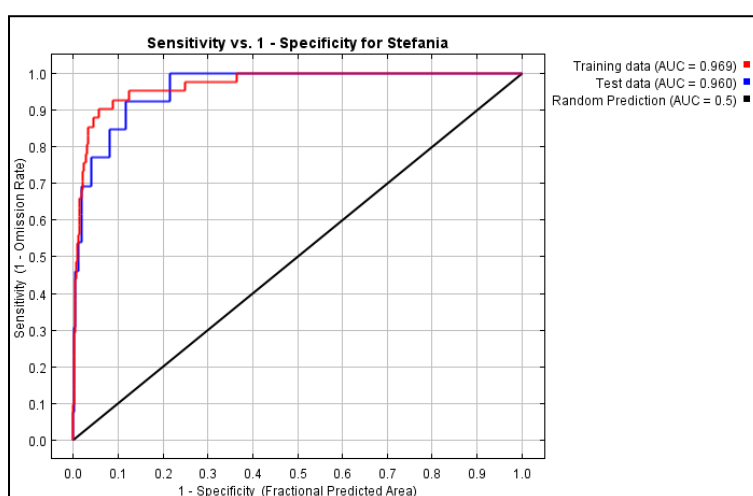


Figura 30. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de *Stefania* en función de condiciones climáticas para el período 2070.

En la figura 30 observamos la curva ROC para este modelo de distribución indicando valores de $AUC > 0.96$, lo que sugiere un buen ajuste del modelo, lo cual se confirma al comparar las curvas de omisión asociadas a este análisis (ver figura D en el apéndice II) y apreciar las bajas de tasas de omisión y comisión del modelo.

Tepuihyla

El género *Tepuihyla*, en Venezuela, tiene una amplia distribución alopátrica en el escudo guayanés, siendo la especie *Tepuihyla edelcae* la de mayor número de registros y localidades. En la

figura 31 se observa que el grupo *Tepuihyla* posee una amplia distribución altitudinal, pues habita en todo el gradiente por debajo de los 3000 m. En Venezuela, la distribución altitudinal de este género abarca los 800–2650 m, pero al agregar los registros fuera de Brasil y Guayana Esequiba, se amplía este intervalo, pues la elevación más baja registrada para una especie de este grupo es 420 m (*Tepuihyla rodriguezi* ROM 42983 y ROM 42984).

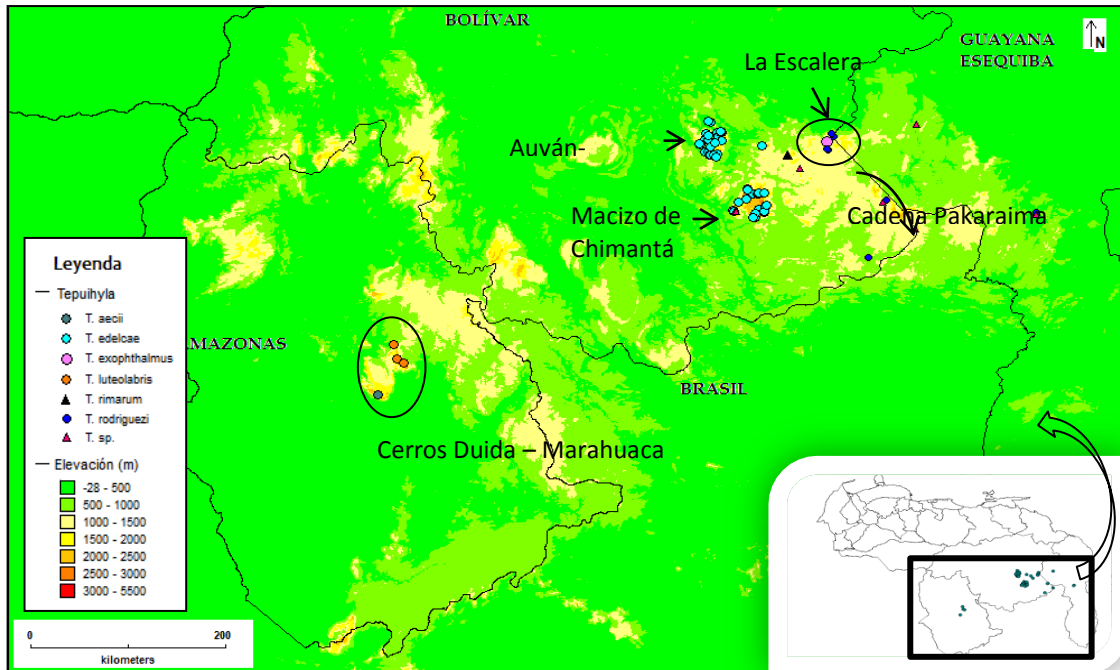


Figura 31. Distribución Geográfica de las especies Venezolanas del género *Tepuihyla*.

Lo primero que resalta de la figura 31 es la gran cantidad de registros de la especie *Tepuihyla edelcae* en el Auyán-tepui y el Macizo de Chimantá, sin restarle importancia al registro único al este del Auyán –en Murisipan-tepui-, a elevaciones entre 1500 y 2600 m. Estas dos montañas no presentan registros de otras especies del grupo *Tepuihyla*, a excepción de dos ejemplares que no fueron identificados a nivel de especie (*Tepuihyla* sp.) en el borde occidental del Macizo de Chimantá. En este punto, y en adelante, tendremos cuidado en lo referente a *Tepuihyla edelcae*, pues actualmente se está dilucidando si ambas poblaciones de esta especie realmente son dos especies diferentes de *Tepuihyla* (Salerno y col., 2014; Salerno y col., 2015). Por

otro lado, en cuanto a las otras especies de *Tepuihyla*, pareciera que el endemismo es de una especie por tepui, exceptuando dos localidades, dónde se han registrado *Tepuihyla rodriguezi* y una especie no identificada de este mismo género, *Tepuihyla* sp. Esto no excluye la posibilidad de que más de una especie de estos hylidos convivan en un mismo tepui o macizo, considerando que algunas especies están en localidades adyacentes, como el caso de *T. aecii* y *T. luteolabris* en el P.N Duida-Marahuaca, y *T. rodriguezi* y *T. exophthalmus*.

Condiciones bioclimáticas actuales.

A continuación se presentan los modelos de distribución geográfica potencial para el género *Tepuihyla* y la especie de este grupo con mayor cantidad de registros observados, *Tepuihyla edelcae*. Como primer acercamiento, se realizó un modelo de distribución geográfica en condiciones climáticas actuales considerando las 19 variables bioclimáticas obtenidas. El resultado se aprecia en la figura 32.

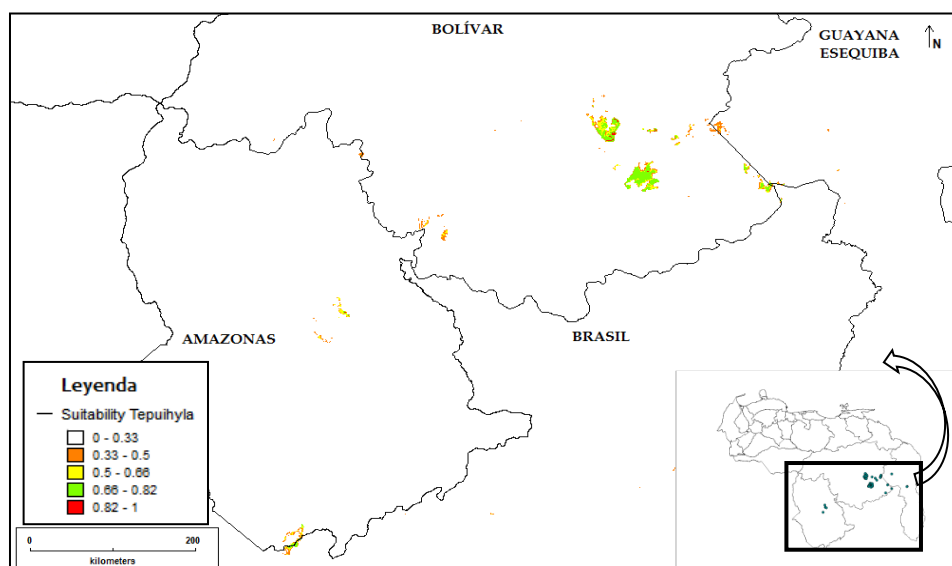


Figura 32. Distribución potencial del género *Tepuihyla* en función de 19 variables bioclimáticas.

En este modelo observamos que la distribución potencial de este género no es de forma continua, tal como se presentó con *Oreophrynella* y *Stefania*, sino más bien en parches, y circundante a las localidades donde se ha registrado este género, exceptuando algunas localidades que fueron subestimadas por el modelo. Adicionalmente, surge la Sierra de La Neblina como un área pequeña favorable (idoneidad > 0.66).

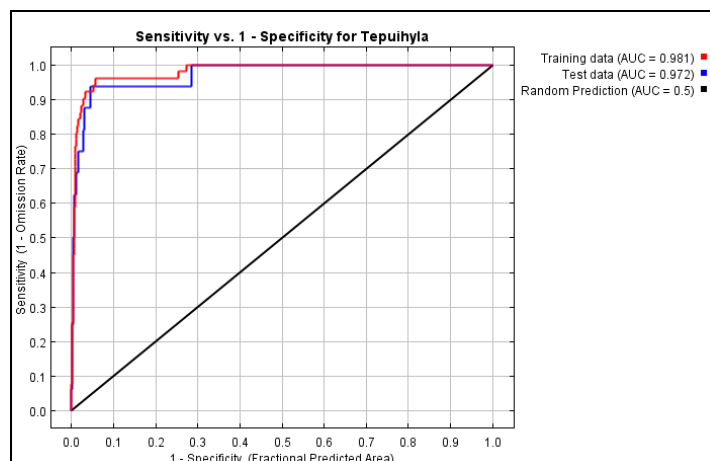


Figura 33. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de *Tepuihyla* en función de 19 variables bioclimáticas.

En la figura 33 reportamos la curva ROC del modelo, con valores de AUC > 0.97 que indican el buen ajuste del mismo. Esto se confirmó al comparar las curvas de omisión que se produjeron empleando dos enfoques, logístico y acumulativo (ver figura A en el apéndice III). Esta comparación relata que hubo pocos errores de omisión y comisión, aunque estos últimos parecieran acumularse más que los de omisión. A pesar de esto, las diferencias que podrían estar causando estos errores no parecieran ser significativos. Por otro lado, el análisis Jackknife que detalla la relevancia de las variables empleadas (figura 34), muestra el mismo patrón de importancia que se presentó en el análisis para *Oreophrynella* y *Stefania*, donde 7 variables bioclimáticas parecen explicar la distribución del grupo por sí solas (barra oscura) (por encima del 90%), siendo la variable bio 5 (temperatura máxima del mes más caliente) aquella que contribuye

al modelo casi en 96% cuando se emplea la variable sola. Posterior a esto, se realizó un análisis de correlación de Spearman para revisar el grado de correlación de todo el conjunto de variables respecto a la distribución del grupo *Tepuihyla* (figura 35) y se observa que las variables están agrupadas en seis conjuntos, y en uno de estos grupos están las siete variables de mayor contribución al modelo.

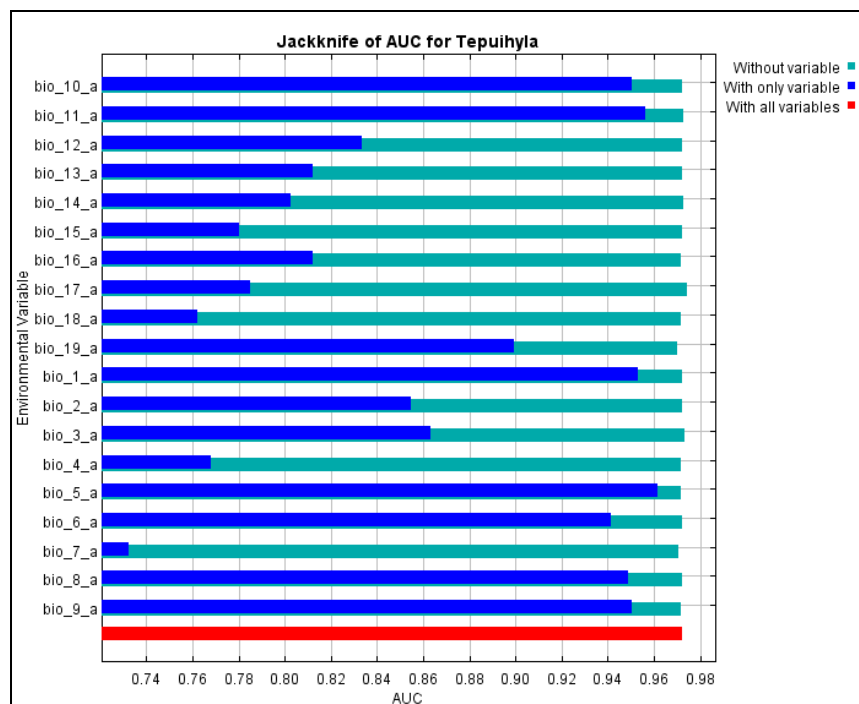


Figura 34. Evaluación de la contribución de las variables bioclimáticas en el Modelo de Distribución Geográfica de *Tepuihyla*.

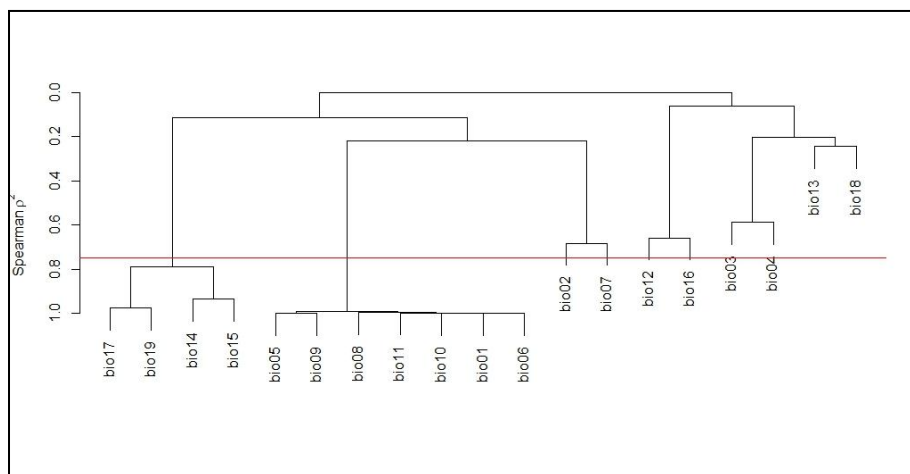


Figura 35. Análisis de correlación de Spearman (ρ) para el género *Tepuihyla* de acuerdo a 19 variables bioclimáticas.

Considerando el grado de correlación entre las variables de mayor contribución, realizamos un segundo modelo empleando solo algunas condiciones seleccionadas de acuerdo a su definición, importancia fisiológica para el grupo, contribución al modelo y correlación con otras variables. Debido a que el grupo *Tepuihyla* posee desarrollo indirecto y las larvas son acuáticas, nos pareció relevante continuar el estudio con variables de isothermalidad, estacionalidad de temperatura, temperaturas del mes más calientes, y temperaturas y precipitaciones trimestrales asociadas a la humedad ambiental. En el modelo de distribución que se presenta a continuación en la figura 36, se observa una distribución potencial más refinada que el observado en la figura 33. En este caso, casi todas las localidades donde se ha registrado el género *Tepuihyla* son abarcadas por áreas habitables (idoneidad > 0.50), aunque el sector de La Escalera, el cerro Duida y otras localidades puntuales son subestimadas por el modelo. Adicionalmente, la Sierra de La Neblina vuelve a aparecer como potencialmente favorable, pero de forma fragmentada. En líneas generales, el área de distribución potencial del género *Tepuihyla* se estima como un conjunto de parches, igual que su distribución conocida. Este resultado es estadísticamente significativo de acuerdo a los valores AUC (AUC > 0.97) que reportamos en la curva ROC del modelo (ver figura 37). Esto indica que el

modelo tiene un muy buen ajuste, y se confirma al comparar las curvas de omisión generadas en el análisis bajo dos enfoques, logístico y acumulativo, donde observamos tasas de omisión y comisión más bajas en comparación con lo observado en el modelo anterior (ver figura B en el apéndice III).

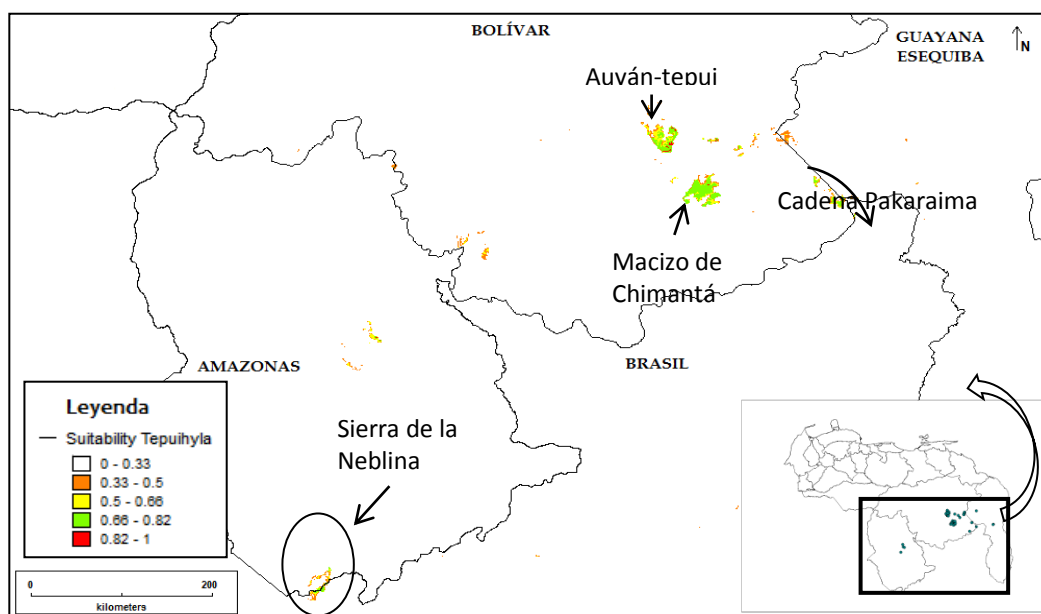


Figura 36. Distribución potencial del género *Tepuihyla* en función de 9 variables bioclimáticas.

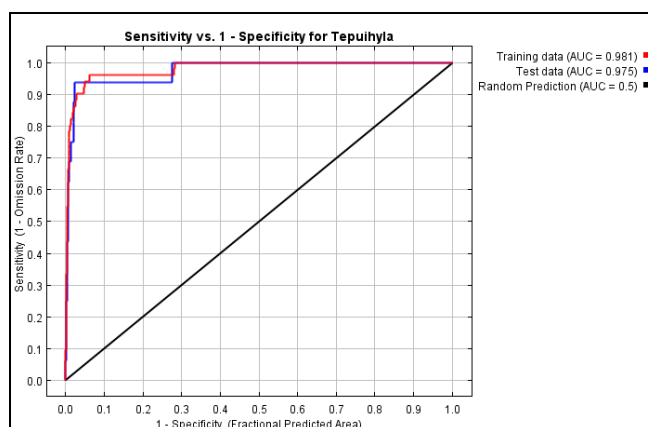


Figura 37. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de *Tepuihyla* en función de 9 variables bioclimáticas.

Escenarios de condiciones bioclimáticas a futuro

A continuación se presentan los modelos de distribución geográfica del género *Tepuihyla* y *Tepuihyla edelcae* en función de condiciones bioclimáticas estimadas en escenarios futuros de tipo RCP4,5 de acuerdo al modelo HadGEM2-ES, empleando 9 variables seleccionadas en la sección anterior (ver tabla 3). En la figura 39 se presenta el modelo de distribución del género *Tepuihyla* para el período 2050. En ella observamos que hay una reducción del área habitable para todas las poblaciones, siendo las poblaciones del Macizo de Chimantá y el Auyán-tepui, aquellas con mayores posibilidades de sobrevivencia. Sin embargo, con el resto de las poblaciones se sugiere un alto riesgo de extinción. Por otro lado, la Serranía de la Neblina se mantiene como área de condiciones óptimas para este período.

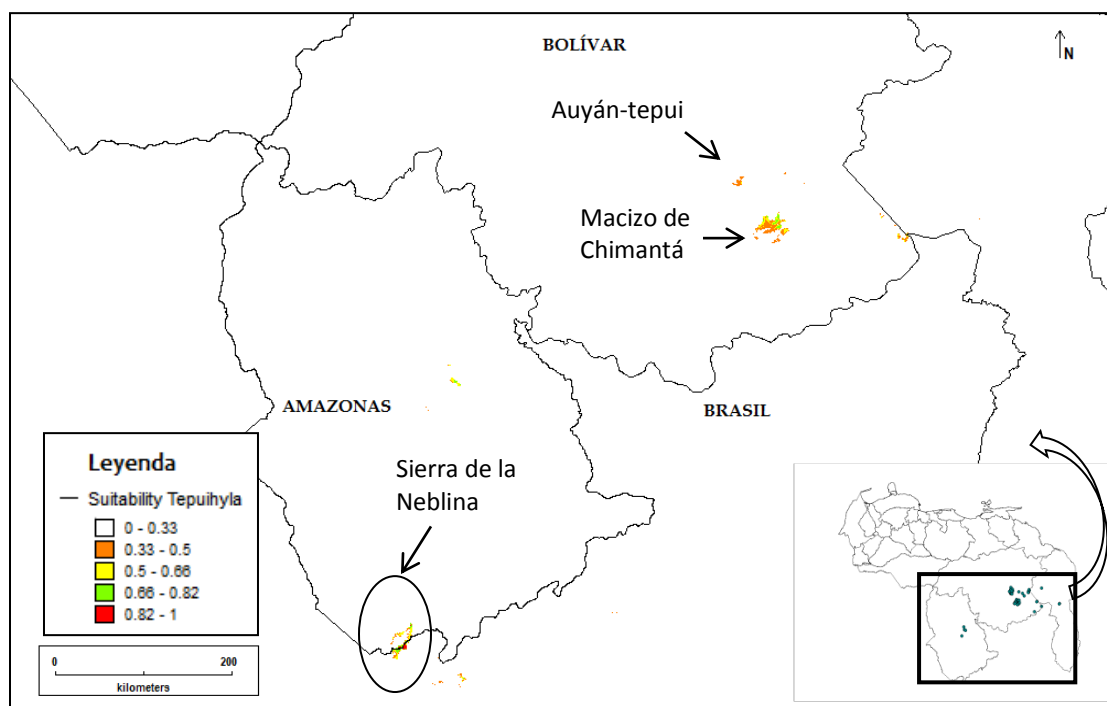


Figura 38. Distribución potencial del género *Tepuihyla* en función de condiciones climáticas para el período 2050.

En la figura 39 observamos la curva ROC del modelo, reportando valores AUC > 0.95. Esto indica el buen ajuste del modelo y las predicciones, aunque de acuerdo a las tasas de omisión y comisión que se obtuvieron (ver figura C en el apéndice III), se produjo una tasa de comisión ligeramente elevada. Sin embargo, esta acumulación de errores (sobreestimar las áreas habitables estimadas) no representa diferencia significativa para el estudio.

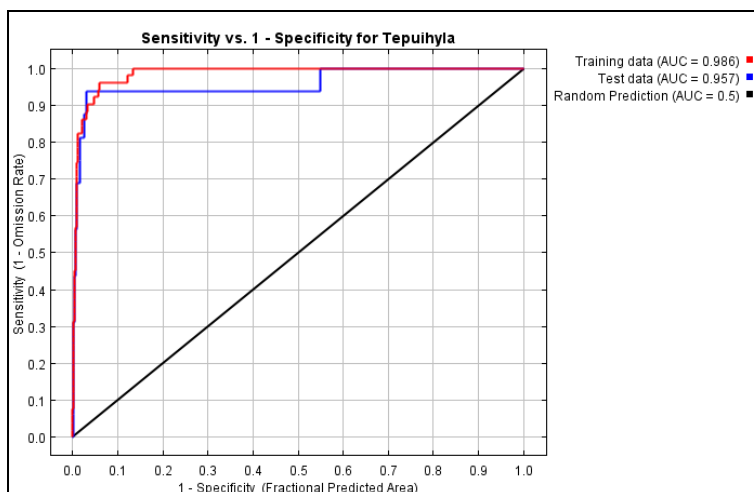


Figura 39. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de *Tepuihyla* en función de condiciones climáticas para el período 2050.

A continuación, en la figura 40, presentamos el modelo de distribución geográfica de *Tepuihyla* para el período 2070. En esta imagen se hace notable como el Auyán-tepui, La Escalera, la cadena Pakaraima y Brasil, se vuelven prácticamente nada favorables, con áreas muy pequeñas de idoneidad baja (aproximadamente < 1 Km² por parche) (extinción muy probable), y el Macizo de Chimantá todavía queda con alguna áreas intermedias de habitabilidad (idoneidad < 0.66) (elevados riesgos de extinción). Adicionalmente, se estima que solo una pequeña parte del Cerro Marahuaca y parches de La Neblina continuarán con áreas intermedias favorables para finales del siglo XXI.

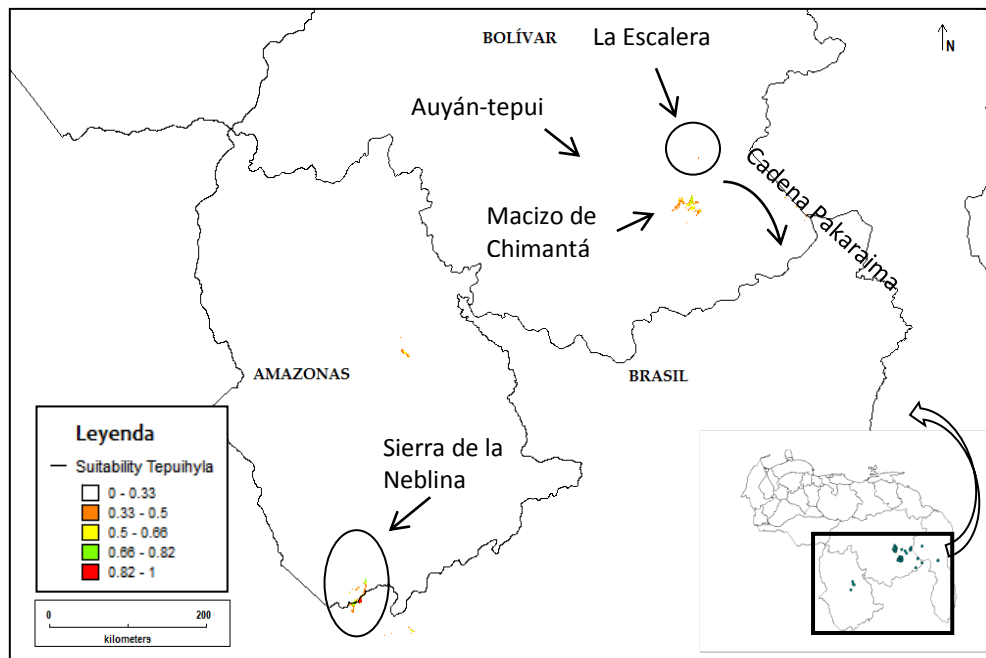


Figura 40. Distribución potencial del género *Tepuihyla* en función de condiciones climáticas para el período 2070.

En la figura 41 se presenta la curva ROC de este modelo, en donde se observa que el AUC toma valores > 0.95 , esto sugiere el buen ajuste de las predicciones del modelo o el sobreajuste del mismo, pero de acuerdo con las tasas de omisión que reportó el modelo (ver figura D en el apéndice III), es acertado decir que las predicciones son certeras y la pérdida de área habitable para el género *Tepuihyla* a finales del siglo XXI será casi total.

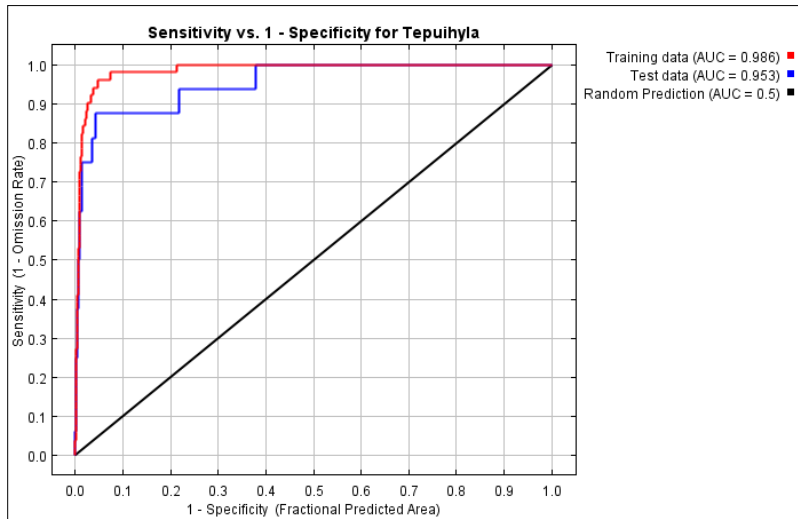


Figura 41. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de *Tepuihyla* en función de condiciones climáticas para el año 2070.

Tepuihyla edelcae

A continuación presentamos el modelo de distribución para la especie *Tepuihyla edelcae* con las mismas condiciones que el modelo elaborado para *Tepuihyla*. Es necesario recordar que de acuerdo a lo compilado en este trabajo, la especie pareciera estar restringida al Auyán-Tepui y el Macizo de Chimantá. Por otro lado, también hay que considerar que esta especie está siendo sometida a análisis filogenéticos, los cuales han arrojado que la población de *Tepuihyla edelcae* del Auyán-tepui es una especie diferente a la población de *Tepuihyla* en el Macizo de Chimantá (Salerno y col., 2014, 2015).

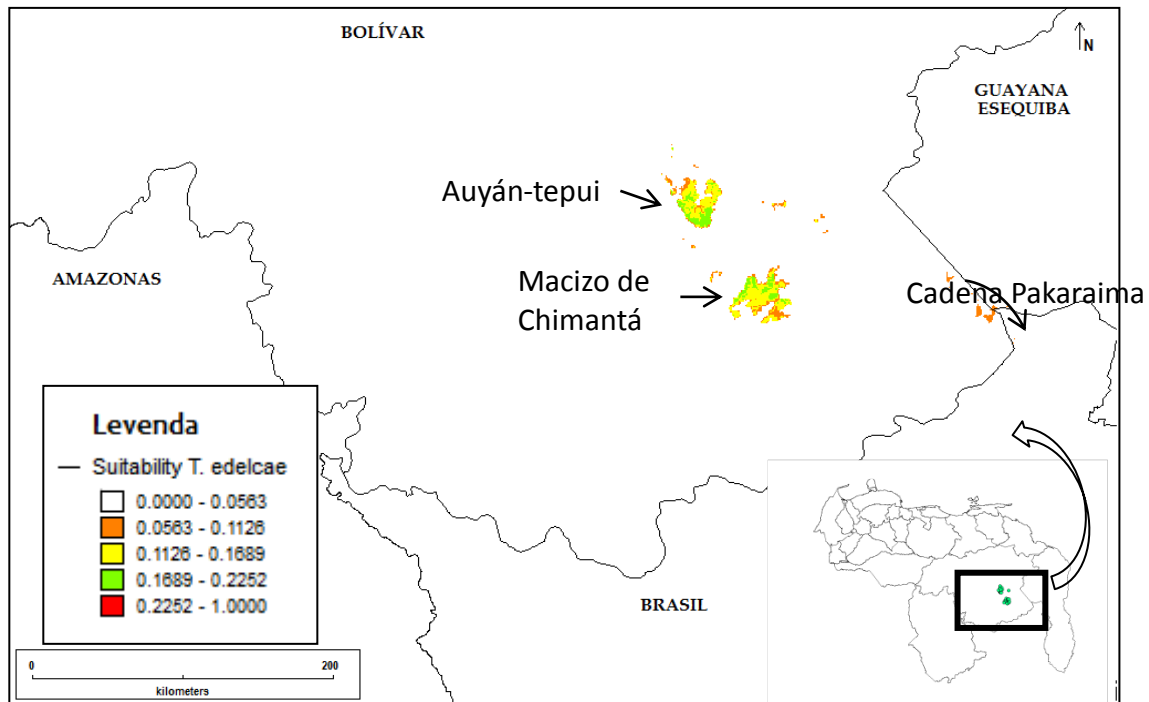


Figura 42. Distribución potencial de la especie *Tepuihyla edelcae* en función de 9 variables

bioclimáticas.

En la figura 42 observamos que las áreas habitables de este grupo de *Tepuihyla* parecieran estar restringidas al sector E del Pantepui. Además, las localidades dónde se han reportado estas ranas son abarcadas por las áreas de mayor idoneidad en el Auyán-tepui y en el Macizo de Chimantá (idoneidad > 0.66). Fuera de estas dos formaciones montañosas, el grado de idoneidad es muy bajo (idoneidad > 0.50) o en áreas muy pequeñas (Ptari-tepui, Aprada-tepui, Roraima, Kukenán-Tepui, Yuruaní-tepui, Ilú-tepui) de elevaciones entre 500–1500 m. En la figura 43 se observa la curva ROC del modelo, con valores $AUC > 0.99$, lo que es un fuerte indicativo del sobreajuste del modelo. Esto generalmente ocurre con grupos de especies muy restringidos y de pocos registros. Sin embargo, este grado de sobreajuste no se corresponde con las tasas de omisión y comisión que generó el modelo (bajas tasas de estos errores) (ver figura A en el apéndice IV).

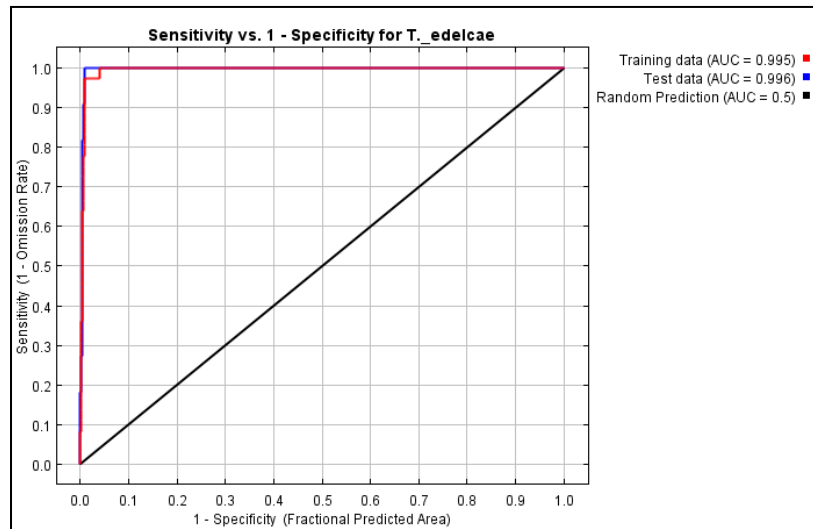


Figura 43. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de *Tepuihyla edelcae* en función de 9 variables bioclimáticas.

Esto significa que las predicciones del modelo son bastante certeras, y que las poblaciones de *Tepuihyla edelcae* efectivamente tienen una distribución muy reducida, con muy pocas áreas potenciales donde puedan habitar fuera del Auyán-tepui y el Macizo de Chimantá.

En la figura 44 se muestran los modelos predictivos del área de distribución geográfica para la especie *Tepuihyla edelcae* y observamos que para el año 2050 el área de distribución conocida para las poblaciones de *T. edelcae* prácticamente desaparece, pues se estima una habitabilidad menor al 50%.

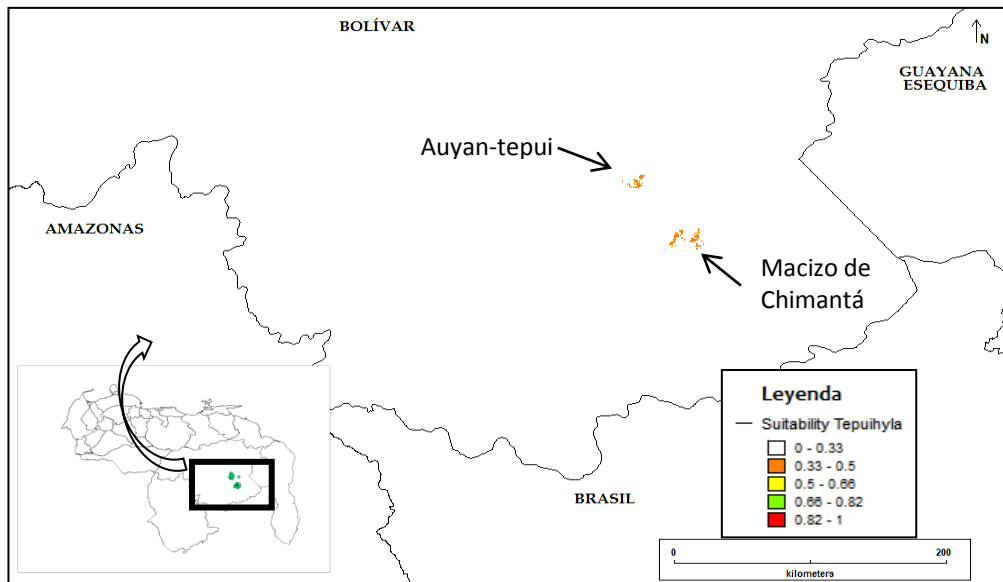


Figura 44. Distribución potencial del género *Tepuihyla edelcae* en función de condiciones climáticas para el período 2050.

Podemos observar además en la figura anterior que no se estiman áreas favorables fuera de las localidades de origen. De forma que esto sugiere un gran riesgo de extinción de hábitat para esta especie. Estadísticamente, este modelo presenta un ajuste casi perfecto ($AUC > 0.99$), de acuerdo a la curva ROC (ver figura 44), y se confirma con las bajas tasas de omisión y comisión asociadas a ellos, aunque el conjunto de datos de evaluación mostraron cierto grado de omisión, que no fue significativo para el modelo (ver figura B en el apéndice IV).

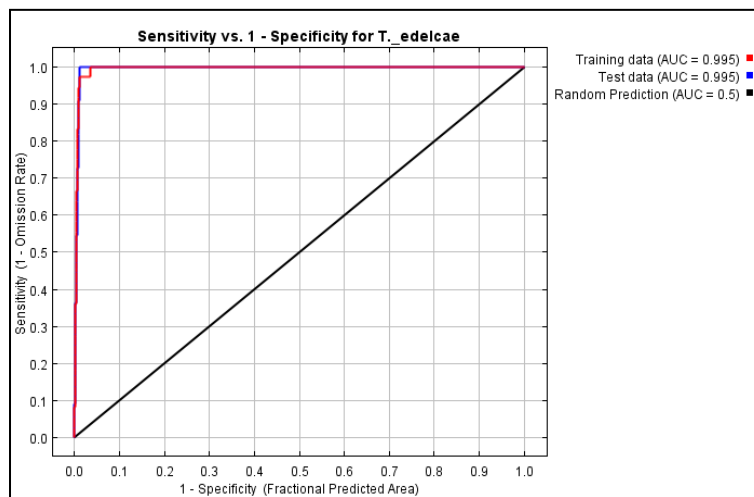


Figura 45. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de *Tepuihyla edelcae* en función de condiciones climáticas para el período 2050.

Por otro lado, para el intervalo de 2070, el modelo se muestra en la figura 46. En esta imagen observamos de entrada que el Auyán-tepui no es considerado como área habitable, lo que significa que esa población de *T. edelcae* tendría muy alto riesgo de extinción para finales del siglo XXI. Respecto a la población del Macizo de Chimantá, pareciera que tiene mejores probabilidades de supervivencia que sus vecinos del norte, sin embargo, la escala de probabilidad es muy baja (idoneidad < 0.22), por lo que el resultado generalizado sugiere que la pérdida de hábitat para ambas poblaciones de *T. edelcae* sería completa para después del año 2070.

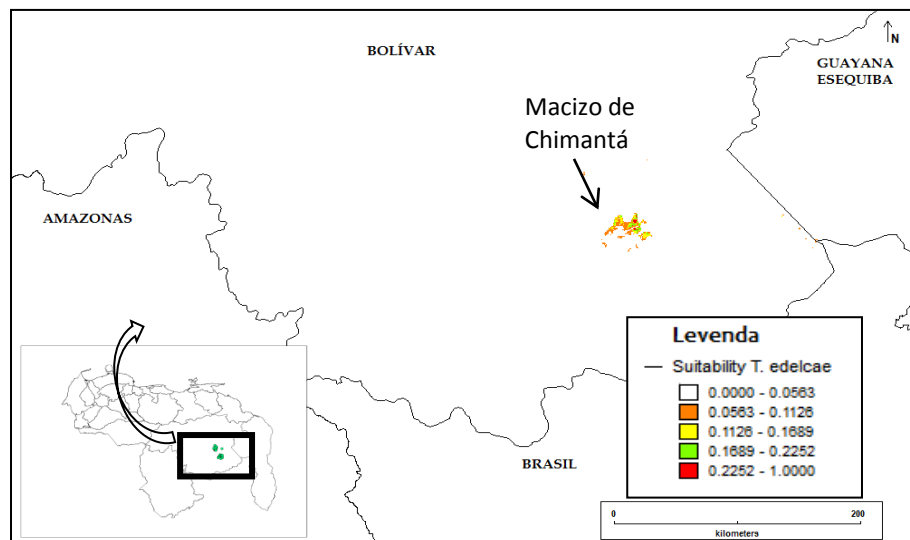


Figura 46. Distribución potencial del género *Tepuihyla edelcae* en función de condiciones climáticas para el año 2070.

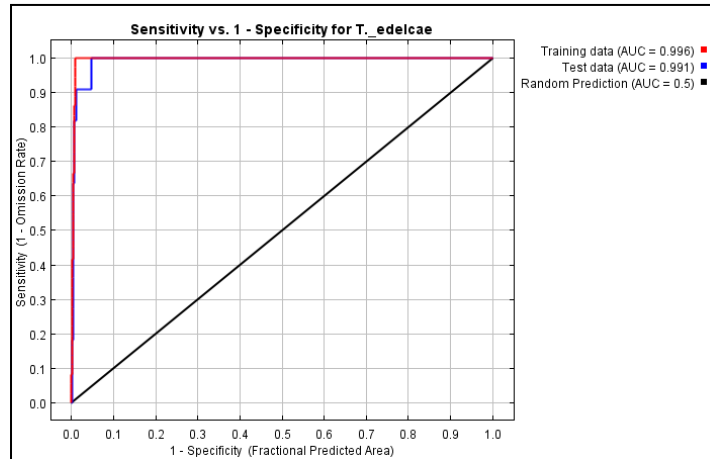


Figura 47. Análisis ROC del Modelo de Distribución Geográfica de *Tepuihyla edelcae* en función de condiciones climáticas para el período 2070.

Finalmente, en la comprobación estadística del modelo, el modelo ROC en la figura 47 arroja valores $AUC > 0.99$, lo que indica un buen ajuste del modelo o sobreajuste del mismo. En este caso, el modelo pareciera estar sobrestimando las predicciones, pues conseguimos una ligera elevación de tasa de comisión en el conjunto de datos de evaluación (ver figura C en el apéndice IV). Esto disminuye aún más las bajas probabilidades de habitabilidad de las poblaciones de *T. edelcae* para el período 2070.

DISCUSIÓN.

Patrones Generales de Distribución Potencial

Cuando comparamos las estimaciones de área de distribución potencial en condiciones actuales y en condiciones futuras (figuras 14, 16 y 18 para *Oreophrynella*; figuras 25 y 29 para *Stefania*; figuras 36 y 40 para *Tepuihyla*; y figuras 42 y 46 para *Tepuihyla edelcae*) podemos observar los siguientes patrones de distribución:

- a) Distribución Potencial actual: una ligera ampliación del área de distribución conocida, en especial en las zonas adyacentes a las localidades de muestreo, y un patrón de distribución potencial que reafirma la condición de distribución en parches, dónde se estiman áreas idóneas en cimas o laderas de otros tepuyes, principalmente las cimas de mayores elevación.
- b) Distribución Potencial Futura: bajo estas condiciones climáticas se observa un patrón de reducción del área de distribución conocida para los géneros *Stefania* y *Tepuihyla*, de manera muy significativa para el período 2070.
- c) Para el género *Oreophrynella* se presentan patrones de distribución potencial particulares, como es el observado en el sector NO donde se estiman áreas idóneas amplias y notablemente mayores que las áreas habitables estimadas, un patrón no observado para los otros dos géneros, aunque en las localidades de muestreo se observa el mismo patrón descrito en “a”. Por otro lado, en referencia a la distribución potencial futura, se observa una reducción notable de todas las áreas estimadas excepto en la cadena de tepuyes orientales para el período 2050, pero para el período 2070 se estima un aumento de áreas potenciales estimadas, incluso de mayor extensión que en condiciones actuales dentro del territorio venezolano.

Estos patrones descritos parecen apoyar en un primer lugar, la hipótesis de trabajo general propuesta en este estudio, como es, que se darán cambios en el área de distribución geográfica de los géneros *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla* como consecuencia de la variación de las condiciones climáticas (y en particular de la temperatura). En un segundo lugar, los patrones descritos en “a” y “b” apoyan la segunda hipótesis de trabajo que predice que dicho cambio será mayor sobre aquellas especies endémicas y de rango restringido de hábitats (ej: montano o aislado), como ha sido observado en otros estudios (Hilbert y col., 2004; van Zonneveld y col., 2009).

Si bien el patrón de distribución potencial a futuro para *Oreophrynella* parece ser atípico, pues no se consiguieron referencias bibliográficas de otros resultados de este tipo, el período 2050 representa un espacio temporal donde el género *Oreophrynella* será vulnerable al riesgo de extinción, al igual que *Stefania* y *Tepuihyla* para el período 2070. Esta expectativa estaba presente al inicio de este trabajo, y con los resultados presentados se hace evidente la vulnerabilidad de estos tres grupos de anfibios al cambio rápido de las condiciones climáticas. Este patrón no se observa solamente en grupos espacialmente limitados, sino también en hábitats considerados como vulnerables, tal como lo indican Williams y col. (2007) y Rödder y col. (2010). Lo que representa un factor de disminución poblacional indirecto para las especies de *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla*. Además, debido a que las áreas idóneas estimadas se encuentran fuera del área de dispersión de los grupos de estudio, y considerando que el cambio climático que se está presentando no favorecerá la formación de corredores ecológicos entre tepuyes, sino más bien acrecentará las condiciones de islas de estas montañas, se confirma el aumento del riesgo de disminución poblacional y/o extinción local.

Considerando lo presentado en la figura 2 (Rödder y col., 2010), resulta relevante la similitud en las predicciones estimadas para *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla*, tanto en

condiciones actuales como en condiciones futuras, entre el Macizo de Chimantá y el Auyán-tepui, y entre estos dos y la parte más elevada del Cerro Guaiquinima (ver figuras 18, 25, 32 y 36; aunque para este último grupo, el Cerro Guaiquinima no es un área altamente predicha), así como la cadena Pakaraima y el Macizo Jaua-Sarisariñama (ver figuras 16, 18, 21, 25, 29, 32 y 36).

Myers y Donnelly (2001) indican que las especies endémicas podrían tener parecidos ecológicos y morfológicos a escala genérica en otros tepuyes, como el caso de los complejos de *Thamnodynastes*, *Oreophrynella* y *Riolama*, asumiendo que hay parentesco monofilético dentro de los grupos (respectivamente), a partir de invasiones separadas desde las tierras bajas hacia las tierras altas, tal como lo indican Salerno y col. (2012). Myers y Donnelly también indican que todos los tepuyes pudieron haber sido colonizados por diferentes especies de herpetofauna, aunque no necesariamente todas llegaron a las cimas, y de haberlo hecho, no necesariamente se hubiesen establecido en poblaciones permanentes. Entonces, hay disponibilidad de hábitat, haciendo referencia al Macizo Yutajé-Corocoró, que favorecería el desplazamiento vertical, como en el caso del Cerro Guaiquinima, una formación grande pero baja, y que se manifestó como área potencial en condiciones actuales para el género *Stefania* (ver figura 25).

A partir de los resultados aquí presentados y los patrones de distribución generales que describimos previamente, podemos inferir que el cambio en las condiciones climáticas parece ser el principal factor de variaciones en la distribución de especies restringidas de la provincia biogeográfica Pantepui, haciendo énfasis en los géneros *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla*, aunque esto podría extenderse a otras especies con las mismas condiciones de estos tres grupos. Por otro lado, Señaris 1995 “1993” y Señaris y col. (1994) sugieren que durante las glaciaciones hubo la posibilidad de contacto parcial e hibridación entre poblaciones contiguas en los ecosistemas tepuyanos lo que pudo haber favorecido el flujo genético entre poblaciones. Contrariamente en el presente estudio, las estimaciones para el futuro próximo de los patrones de

distribución de los tres géneros descritos sugieren un aislamiento de las zonas de alta montaña, al menos inicialmente para *Oreophrynella*.

Adicional a los patrones de distribución geográfica potencial observados, es notable lo obtenido respecto a la importancia de las variables significativas asociadas a dicha distribución (figuras 12, 23 y 34), y la correlación entre ellas (figuras 13, 24 y 35) para todos los géneros de estudio. Esto último no representa ninguna sorpresa, puesto que las variables de precipitación y temperatura tienen una relación implícita, pero el hallar que 7 variables de temperatura (temperatura anual, temperatura máxima del mes más caliente, temperatura mínima del mes más frío, temperatura media del trimestre más húmedo, temperatura media del trimestre más seco, temperatura media del trimestre más caliente y temperatura media del trimestre más frío) fueran las de mayor contribución y las de mayor correlación entre sí, podría ser una evidencia de la autocorrelación espacial que genera el sesgo muestral de las colectas.

Retomando la diferencia de contribución al modelo entre las variables de temperatura y de precipitación, conseguimos que el desarrollo directo de *Stefani* y *Oreophrynella* y la asociación de *Tepuihyla* a las estructuras de bromelias sugieren que la presencia de cuerpos de agua no es un factor limitante en algunas de las especies que conforman los 3 géneros de estudio, en especial porque el Pantepui, y a su vez el sector oriental, es una región muy húmeda (Hoogmoed, 1979; Huber, 1987; Andressen, 2007). Además, Vera y col. (2006) indican que en la región que ellos denominan “Amazon”, la cual está asociada a la parte noreste de Suramérica, habrá un ligero incremento de precipitación de acuerdo con estimaciones fundamentadas en escenarios climáticos futuros del 4to reporte del IPCC (2007). Esto podría significar que la disponibilidad de agua no será un gran problema en los próximos 70 años para el grupo de la provincia Pantepui (Com. Pers.).

Tomando la referencia de Salerno y col. (2015), quienes indican que las especies de elevaciones bajas y medias deberían tener mayor tolerancia a condiciones de tierras bajas, podemos inferir que las especies que componen los grupos considerados en este trabajo que cumplen con estas características –*Oreophrynella macconnelli*, *O. quelchii*, *Stefania marahuaquensis*, *S. scalae*, *Tepuihyla rodriguezi*– podrían ser menos vulnerables al cambio climático.

Salerno y col. (2015) también indican que el paisaje y las cimas de áreas pequeñas que conforman el Macizo de Chimantá, son zonas más propensas a efectos estocásticos y a extinciones locales en comparación con el Auyán-tepui. Considerando que el Macizo de Chimantá es el grupo de tepuyes con mejores expectativas de condiciones idóneas y habitables estimadas para los grupos de estudio, no son claras las expectativas de supervivencia de las especies de *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla* que habitan en este macizo, a menos que su presencia dependa de las variaciones que ocurran en los microhábitats donde están asociadas y la disponibilidad de recursos en ellos.

Por otro lado, considerando que más de la mitad de las especies del género *Oreophrynella* se encuentra dentro de la categoría de amenaza como especies vulnerables de acuerdo al Libro Rojo de la Fauna Venezolana (Rodríguez y Rojas-Suárez, 2008), sería pertinente considerar todo el género como vulnerable, siendo el cambio climático el mayor factor de riesgo y en menor medida la perturbación de hábitat por efecto antrópico. En cuanto a los géneros *Stefania* y *Tepuihyla*, debido a que la proporción de especies evaluadas por el Libro Rojo es menor (2 de 14 especies descritas en el caso de *Stefania*, y 1 de 6 especies descritas en el caso de *Tepuihyla*), no se puede hacer la misma generalización. Sin embargo, los resultados aquí presentados sugieren que actualmente existe una alta vulnerabilidad de los tres géneros de estudio a las condiciones bioclimáticas estimadas para los próximos 70 años, por lo que sería pertinente realizar un estudio

más detallado y tomar medidas de conservación adecuadas, en especial porque estos dos grupos tienen una distribución altitudinal más amplia que *Oreophrynella*, y podría verse afectado por las perturbaciones antrópicas además del cambio climático. En otras palabras, es necesario considerar una reevaluación de las especies consideradas en el Libro Rojo de la Fauna Venezolana y hacer la evaluación, bajo los criterios del libro, de aquellas especies que aún no lo han sido considerando el cambio climático como factor importante de riesgo.

Oreophrynella

Barrio (2001) indica que el grupo *Oreophrynella* es un género que está adaptado a condiciones marginales de los tepuyes y que presenta una distribución muy limitada, lo que lo hace muy susceptible a cualquier catástrofe. Lamentablemente, no se pudo modelar la distribución de especies dentro de este grupo de anfibios, puesto que el número de localidades de registros fueron muy pocas. Ahora bien, cuando sumamos las inferencias del trabajo de Van Bocxlaer y col. (2010), a la baja habilidad de dispersión, lentos cambios adaptativos del grupo *Oreophrynella*, y al patrón característico de distribución potencial a futuro que presenta este género, resalta aún más su vulnerabilidad frente al cambio de condiciones ambientales que se estiman para los próximos 70 años.

En este trabajo se confirma lo mencionado por Señaris y col. (2005) y MacCulloch y Lathrop (2007) quienes indican que la mayoría de las especies de *Oreophrynella* se encuentran en un solo tepui, excepto por *Oreophrynella nigra* –en Kukenán-tepui y Yuruaní-tepui (aunque para el estudio no fueron incluidos los registros del Yuruaní-tepui debido a los criterios considerados en la metodología) –, y *O. quelchii* –Roraima-tepui y Wei Assipu-tepui–. Posteriormente, Kok (2009) y Kok y col. (2012), reportan a *O. macconnelli* en el Maringma-tepui, en el Macizo Wokomung, y en el Cerro Merume. Con lo reportado aquí y en los estudios mencionados, resalta que *Oreophrynella*

macconnelli es la especie de distribución más amplia del género *Oreophrynella*. De acuerdo a lo indicado por Señaris y col. (1994) y Barrio-Amorós (2010), *Oreophrynella* y *Metaphryniscus* son grupos monofiléticos y con similitudes morfológicas. Esto puede dar la impresión de que los requerimientos ambientales también podrían ser similares. Observando la figura 10, se hace evidente que esto podría ser cierto, pues las áreas más elevadas del Cerro Duida-Marahuaka poseen parches idóneos a nivel intermedio. Sin embargo, hacen falta mayores estudios al respecto para poder hacer una afirmación válida.

Stefania

Myers y Donnelly (1997), MacCulloch y Lathrop (2002), Sinsch y Juraske (2006), Means y col. (2008), y Carvalho y col. (2010) indican que el género *Stefania* se presenta en las pendientes, cimas y algunas tierras bajas de los tepuyes del Pantepui, en Venezuela, Brasil y Guayana Esequiba. Por su parte, Señaris y col. (1996) y MacCulloch y Lathrop (2002) indican una distribución del grupo *goini* más hacia el centro y oeste del escudo guayanés, en la región sur y sureste de Venezuela, entre los 1400 y 2600m, y en tepuyes de cimas de grandes áreas. Mientras que el grupo *evansi*, de acuerdo a estos mismos autores, se distribuye a todo lo largo de la amplitud geográfica donde es observado el género, esto es, entre los 0–1600 m, en tepuyes de áreas grandes y pequeñas. Esto se confirma para las especies en Venezuela y se observa en la figura 20 de los presentes resultados. Señaris y col. (1996) señalan además que el género *Stefania* posee un alto endemismo, en especial las altotepuyanas. Mencionando a algunas especies, indican que *S. ginesi* es exclusiva del Macizo de Chimantá por encima de los 1850 m (figura 20); mientras que *S. percristata* fue colectada a 1600 m durante la noche y en ramas de vegetación que bordean el río, en simpatría con *S. oculosa* que estaba en rocas. Solo se conocen estas especies de las localidades tipo, pero se espera que se encuentren en las laderas inferiores del Cerro Jaua, las cuales parecen ser medianamente habitables de acuerdo a lo reportado en la figura 25.

Tepuihyla

De acuerdo a Urbina-Cardona y Loyola (2008) existe una relación directa entre la presencia de anfibios de la familia Hylidae con las condiciones climáticas, resaltando que entre algunas de la características de microhábitat que más influyen sobre esta familia están la cobertura del dosel, cobertura foliar, temperatura, y densidad del sotobosque. También indican estos autores que la interacción sinérgica de las precipitaciones y temperaturas en las laderas de las montañas ayuda a determinar la distribución geográfica de estas ranas. Sin embargo, para *Tepuihyla edelcae* esto representa una limitante, puesto que se han reportado en elevaciones >1600 m (ver figura 31) y la capacidad de migración vertical hacia mayores altitudes en los tepuyes donde habitan está restringida a la elevación máxima de los mismos. Los resultados obtenidos (figuras 36, 38 y 40) sugieren una baja probabilidad de sobrevivencia de esta especie bajo los escenarios de cambios planteados. Extrapolando este mismo argumento al grupo *Tepuihyla* en general, hay una posibilidad de que las poblaciones de tierras bajas y medias logren sobrevivir mediante adaptaciones fisiológicas a los cambios de condiciones climáticas (figuras 38 y 40). Sin embargo, esta es una esperanza limitada, considerando que se estima que la rapidez a la que están ocurriendo dichos cambios ambientales superan a las tasas de adaptación de las especies (Andressen, 2007).

En el estado Amazonas, solo se han registrado dos especies, *Tepuihyla aecii* y *T. luteolabris*, ambas en el Parque Nacional Duida-Marahuaka. Adicionalmente, respecto a las especies ubicadas en el estado Bolívar y observadas en una única localidad, *T. exophthalmus* se ubica muy cerca de la frontera con Guayana Esequiba, mientras que *T. rimarum* se encuentra un poco más aislada. Esto soporta muy fuertemente la existencia de una distribución relativamente más amplia, considerando que hay otros registros en Guayana Esequiba que salieron del estudio durante la fase de comprobación. Por otro lado, los ajustes estadísticos de todos los modelos presentados

(AUC>0.80) nos dan seguridad de su fidelidad, en especial por las limitaciones (en particular las estadísticas mencionadas en el marco teórico y la metodología) de este tipo de estudios en especies de áreas de distribución pequeñas. Sin embargo, resultados similares de AUC se han conseguido en otros modelos realizados para grupos de distribución restringida como el de Lobo y col. (2008), Rebelo y Jones (2010), Porfirio y col. (2014), Ramírez-Villegas y col. (2014), y Zank y col. (2014), entre otros.

El presente trabajo resalta la importancia de explorar localidades tales como el Cerro Duida-Marahuaka, Cerro La Neblina, el Macizo Cuao-Sipapo, y la cadena de tepuyes orientales del lado de la Guayana Esequiba, dónde podrían reportarse nuevas localidades de algunas de las especies que conforman los géneros *Orephrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla*. Es necesario que se realicen mayores exploraciones en el Escudo Guayanés para obtener mayor información no sólo sobre estos grupos de anfibios sino también de la flora y fauna de esta región, lo que es relevante para muchos campos de la biología, incluso en la rama de la conservación, pues mientras mayor es el conocimiento sobre una especie, mejor es la evaluación de su grado de amenaza. Si hacemos la consideración de que muchas especies conseguidas en los límites entre Venezuela y los países adyacentes y que los límites político-administrativos no son limitantes de la presencia de una especie dada, harían falta más estudios en las mismas regiones pero del lado del país fronterizo que pudieran complementar la información disponible sobre dicha especie.

Adicionalmente, resultaría interesante observar otros modelos de nicho ecológico en relación a otras especies venezolanas, en especial sobre las que están bajo categorías de amenaza de la IUCN, usando algoritmos de máxima entropía, o una combinación de modelos, con los cuales se puedan observar los patrones de distribución en el tiempo futuro de dichas especies. Esto complementaría el conocimiento sobre estos grupos, generar una idea de lo que el futuro próximo

le depara a estas criaturas y de ser necesario crear medidas para mitigar la pérdida de biodiversidad.

Finalmente y como una referencia para próximos trabajos sobre la provincia Pantepui o especies de distribución restringida, Heinicke y col. (2009) y Keppel y col. (2015) indican que las regiones más estables en cuanto a tasas de especiación y las más antiguas geológicamente hablando constituyen refugios de biodiversidad, de allí que sean útiles en proveer información sobre procesos evolutivos y relaciones filogenéticas de los organismos. Sin embargo, debido a que estos procesos evolutivos tuvieron lugar principalmente durante el último máximo glacial, es difícil trabajar con proyecciones futuras, puesto que estos llamados refugios, en especial las zonas montañosas elevadas, podrían no funcionar como “buffers” ambientales de la misma forma que lo hicieran hace miles de años atrás.

CONCLUSIONES

- Los modelos de nicho ecológicos desarrollados para los tres grupos de estudio y bajo el escenario de cambio climático (en particular, de la temperatura) para los próximos 70 años, predicen una reducción de las áreas habitables y de la distribución geográfica estimada, por lo que se confirma la vulnerabilidad de los géneros *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla* ante dicho cambio climático.
- Las áreas potencialmente habitables y estimadas por los modelos para los géneros *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla* son muy pequeñas y escasas. Mientras que las áreas idóneas presentan patrones en parches.
- La mayoría de las variables de temperatura que contribuyeron en gran medida a los modelos realizados para los géneros *Oreophrynella*, *Stefania* y *Tepuihyla*, resultaron ser variables bioclimáticas relacionadas con la temperatura. Además, parece que la precipitación no es un factor limitante para la distribución de estas especies, aunque decirlo con certeza requiere un estudio más profundo.
- Finalmente, debido a que este estudio indica una elevada vulnerabilidad de los grupos de estudio al cambio climático, resulta pertinente aumentar los esfuerzos de muestreo y conocimientos sobre estas especies.

BIBLIOGRAFÍA

- Adriamasimanana, R.H., Cameron, A. 2013. Predicting the impacts of climate change on the distribution of threatened forest-restricted birds in Madagascar. *Ecol. Evo.* **3(4)**: 763–769.
- Allen, A.R., Ingram, W.J. 2002. Constraints on the future changes in climate and the hydrologic cycle. *Nature*. **419**: 224–232.
- Anderson, R.P., Raza, A. 2010. The effects of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary test with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *J. Biogeogr.* **37**: 1378–1393.
- Andressen, R. 2007. Circulación atmosférica y tipos de clima. En: Cunnil G., P. y col. (eds.). Tomo 2 GEOVenezuela. 238 – 228. Fundación Empresas Polar. Caracas, Venezuela
- Ayarzagüeña, J., Señaris, J.C., Gorzula, S. 1992. Nuevo género para las especies del grupo “*Osteocephalus rodriguezi*” (Anura: Hylidae). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*. **52**: 213–221.
- Barrio, C.L. 1998. Sistemática y biogeográfica de los anfibios (Amphibia) de Venezuela. *Acta Biol. Venezuel.* **18(2)**: 1–93.
- Barrio, C.L. 2001. Amphibian decline in Venezuela – the state of knowledge. *Froglog*. **47**: 1–4.
- Barrio-Amorós, C.L., Duellman, W.E. 2009. Herpetofauna de la Sierra de Lema, Estado Bolívar, Venezuela. *Boletín RAP Evaluación Ecológica*. **55**: 137–155.
- Barrio-Amorós, C.L. 2010. A new *Ceuthomantis* (Anura: Terrarana: Ceuthomantidae) from Sarisariñama Tepui, Southern Venezuela. *Herpetológica*. **66(2)**: 172–181.
- Barrio-Amorós, C.L., Fuentes, O. 2003. A new species of *Stefania* (Anura: Hylidae: Hemiphractinae) from the summit of Cerro Autana, Estado Amazonas, Venezuela. *Herpetologica*. **59(4)**: 506–514.

- Barrios-Amorós, C.L, Molina, C. 2006. A new *Eleutherodactylus* (Anura: Brachycephalidae) from the Venezuelan Guayana, and redescription of *Eleutherodactylus vilarsi*. *Zootaxa*. **1302**: 1–22.
- Barrio-Amorós, C.L., Torres, D.A. 2010. Conservation priorities for the most threatened amphibians in Venezuela, a preliminary approach. *Rev. Ecol. Lat. Am.* **15(1)**: 21–31.
- Baillie, J.E.M., Hilton-Taylor, C., Stuart, S.N. (eds.) 2004. 2004 IUCN Red List of Threatened Species. A Global Species Assessment. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, United Kingdom.
- Beniston, M. 2003. Climatic change in mountain regions: A review of possible impacts. *Clim. Change*. **59**: 5–31.
- Berger, I., Speare, S., Daszak, P., Green, D.E., Cunningham, A.A., Gogging, C.L., Slocombe, R., Ragan, M.A., Hyatt, A.D., McDonald, K.R., Hines, H.B., Lips, K.R., Marantelli, G., Parkes, H. 1998. Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **95**: 9031–9036.
- Bijleveld, E.J. 2012. <Testing the testers: Chaff and Wheat in Ecological Niche Modelling. Biosystematics Group. Wageningen UR, Netherlands.
- Blair, M.E., Rose, R.A., Ersts, P.J., Sanderson, E.W., Redford, K.H., Didier, K., Sterling, E.J., Pearson, R.G. 2012. Incorporating climate change into conservation planning: identifying priority areas across species' range. *Front Biogeogr.* **4(4)**:157–167.
- Blaustein, A.R. 1994. Chicken Little of Nero's fiddle? A perspective on declining amphibian populations. *Herpetologica*. **50(1)**: 85–97.
- Carvalho, V.T., MacCulloch, R.D., Bonora, L., Vogt, R.C. 2010. New species of *Stefania* (Anura: Cryptobatrachidae) from northern Amazonas, Brazil. *J. Herpetol.* **44**: 229–235.

Cheng, T.L., Rovito, S.M., Wake, D.B., Vredenburg, V.T. 2011. Coincident mass extirpation of neotropical amphibians with the emergence of the infectious fungal pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **108(23)**: 9502–9507.

Collins, J.P. 2010. Amphibian decline and extinction: what we know and what we need to learn. *Dist. Aqua. Org.* **92**: 93–99.

Costa, G.C., Wolfe, C., Shepard, D.B., Caldwell, J.P., Vitt, L.J. 2008. Detecting the influence of climatic variables on species distributions: a test using GIS niche-based models along steep longitudinal environmental gradient. *J. Biogeogr.* **35**: 637–646.

Duellman, W.E., Trueb, L. 1986. Biology of amphibians. McGraw-Hill Book Company, USA.

Duellman, W.E. 1997. Amphibians of La Escalera Region, southeastern Venezuela: taxonomy, ecology, and biogeography. *Sci. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas.* **2**: 1–52.

Dyurgerov, M., Meier, M. 2010. Twentieth century climate change: evidence from small glaciers. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **97(4)**: 1406–1411.

Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettman, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Manion, B.A., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.McC., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K.S., Scachetti-Pereira, R., Shapire, R.E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M.S., Zimmermann, N.E. 2006. Novel methods improve predictions of species' distribution from occurrence data. *Ecography.* **29**: 129–151.

Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E., Yates, C.J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity Distrib.* **17**: 43–57.

- Faivovich, J., Haddad, C.F.B., García, P.C.A., Frost, D.R., Campbell, J.A., Wheeler, W.A. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hyalinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **294**: 1–240.
- Fielding, A.H., Bell, J.F. 1997. A review of methods for the assessment of predictions errors in conservation presence/absence models. *Environ. Conserv.* **24(1)**: 38–49.
- Foden, W., Mace, G., Vié, J.C., Angulo, A., Butchart, S., DeVantier, L., Dublin, H., Gutsche, A., Stuart, S., Turak, E. 2008. Species susceptibility to climate change impacts. En: Vié, J.C., Hilton-Taylor, C., Stuart, S.N. (eds). The 2008 Review of The IUCN Red List of Threatened Species. IUCN Gland, Switzerland.
- Foden, W., Butchart, S.H.M., Stuart, S.N., Vié, J.C., Akcakaya, H.R., Angulo, A., DeVantier, L.M., Gutsche, A., Turak, E., Cao, L., Donner, S.D., Katariya, V., Bernard, R., Holland, R.A., Hughes, A.F., O’Hanlon, S.E., Granett, S.T., Sekercioglu, C.H., Mace. 2013. Identifying the World’s most climate change vulnerable species: a systematic trait-based assessment of all birds, amphibians and corals. *PLoS One*. **8(6)**: e65427. Doi: 10.1371/journal.pone.0065427.
- Forero-Medina, G., Cárdenas-Arévalo, G., Castaño-Mora, O.V. 2012. Habitat modeling of Dahl’s toad-headed turtle (*Mesoclemys dahlí*) in Colombia. *Herp. Conserv. Biol.* **7(2)**: 313–322.
- Fouquet, A., Ficetola, G.F., Haigh, A., Gemmel, N. 2010. Using ecological niche modelling to infer past, present and future environmental suitability for *Leiopelma hochstetteri*, and endangered New Zealand native frog. *Biol. Conserv.* **143**: 1375–1384.
- Ganeshaiah, K.N., Barve, N., Nath, N., Chandrashekara, K., Swamy, M., Uma-Shaanker, R. 2003. Predicting the potential geographical distribution of the sugarcane woolly aphid using GARP and DIVA-GIS. *Curr. Sci. India*. **85(11)**: 1526–1528.

- Garcia, R.A., Cabeza, M., Rahbek, C., Araújo, M.B. 2014. Multiple dimensions of climate change and their implications for biodiversity. *Science*. **344**: 1247579. DOI: 10.1126/science.1247579.
- Giovanelli, J.G.R., Haddad, C.F.B., Alexandrino, J. 2008. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil. *Biol. Invasions*. **10(5)**: 585–590.
- Gorzula, S., Señaris, J.C. 1999 “1998”. Contribution to the Herpetofauna of the Venezuelan Guayana I. A data base. *Scientia Guaianae*. **8**: 1–269 +129 photographs.
- Govindasamy, B., Duffy, P.B., Coquard, J. 2003. High-resolution simulations of global climate, part 2: effects of increased greenhouse gases. *Clim. Dynam.* **21**: 391–404.
- Graham, C.H., Hijmans, R.J. 2006. A comparison of methods for mapping species ranges and species richness. *Global Ecol. Biogeogr.* **15**: 578–587.
- Griffit, R.A., García, G., Oliver, J. 2008. Re-introduction of the Mallorcan midwife toad, Mallorca, Spain. Pp. 54-57. En: P.S. Soare (ed). Global re-introduction perspective: re-introduction specialist group, Abu Dhabi, Emiratos Árabes Unidos.
- Grillet, M.E., El Souki, M., Laguna, F., León, J.R. 2014. The periodicity of *Plasmodium vivax* and *Plasmodium falciparum* in Venezuela. *Acta tropica*. **129**: 29–60.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Araújo, M.B., Virkkala, R., Thuiller, W., Sykes, M.T. 2006. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modeling under climate change. *Prog. Phys. Geog.* **30(6)**: 751–777.
- Heinicke, M.P., Duellman, W.E., Trueb, L., Means, D.B., MacCulloch, R.D., Hedges, B. 2009. A new frog family (Anura: Terrarana) from South America and an expanded direct-developing clade revealed by molecular phylogeny. *Zootaxa*. **2211**: 1–35.

- Hernández, P.A., Graham, K.H., Master, L.L., Albert, D.L. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance on different species distribution modeling methods. *Ecography*. **29**: 773–785.
- Hijmans, R.J., Spooner, D.M. 2001. Geographic distribution of wild potato species. *Amer. Journ. Bot.* **88(11)**: 2101–2112.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* **25**: 1965–1978.
- Hijmans, R.J., Graham, C.H. 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Glob. Change. Biol.* **12**: 2272–2281.
- Hilbert, D.W., Bradford, M., Parker, T., Wescott, D.A. 2004. Golden bowedird (*Pinodura newtonia*) habitat in past, present and future climates: predicted extinction of a vertebrate in tropical highlands due to global warming. *Biol. Conserv.* **116**: 367–377.
- Hoffman, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A., Bohm, M., Brooks, T.M., Butchart, S.H.M., Carpenter, K.E., y colaboradores. 2010. The impact of conservation on the Status of the World's Vertebrates. *Science*. **330**: 1503–1509.
- Hollowell, T., Reynolds, R. P. 2005. Checklist of the terrestrial vertebrates of the Guiana Shield. Bulletin of the Biological Society of Washington, no. 13. Washington, D.C, U.S.A.
- Hoogmoed, M.S. 1979. The herpetofauna of the Guiana Region. Págs. 241-268. En: W.E. Duellman (ed.), The South American herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal. *Monog. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 7, Lawrence, Kansas.

- Hoogmoed, M.S, Gorzula, S.J. 1979. Checklist of the savanna inhabiting frogs of the El Manteco region with notes on their ecology and the description of a new species of treefrog (Hylidae, Anura). *Zool. Meded.* **54(13)**: 183–216.
- Huber, O. 1987. Consideraciones sobre el concepto de Pantepui. *Act. Bot. Bras.* **1(2)**: 2–10.
- Huber, O. 1988. Guayana Highlands versus Guayana Lowlands, A Reappraisal. *Taxon.* **37(3)**: 595–614.
- Huber, O. 1994. Recent advances in the phytogeography of the Guayana Region, South America. *Mém. Soc. Biogeogr.* **4**: 53–63.
- Huber, O. 1995a. Geographical and physical features. Págs. 1 - 61 en: J.A. Steyermark, P.E. Barry, y B.K. Holst (eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1, Introduction, Timber Press, Portland, Oregon.
- Huber, O. 1995b. Vegetation. Págs. 97–160 en: J.A. Steyermark, P.E. Barry, y B.K. Holst (eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1, Introduction, Timber Press, Portland, Oregon.
- Huber, O., Foster, M.N. 2002. Prioridades de Conservação para o Escudo Das Guianas. Consenso 2002. Conservation International, Primera Edición, Washington, E.U.A.
- Huber, O., Oliveira-Miranda, M. 2010. Ambientes terrestres. Págs. 29–89 En: J. Rodríguez, F. Rojas-Suárez y D. Giraldo-Hernández (eds.), *Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela*, Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela), Caracas, Venezuela.
- IPCC. 1995. IPCC Second Assessment. Climate Change 1995: A report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. PNUMA-OMM.
- IPCC. 2002. Cambio Climático 2001: Informe de Síntesis. Resúmenes del Grupo de Trabajo I al Tercer Informe de Evaluación del Panel de Intergubernamental para el Cambio Climático [Equipo

de redacción principal: Griggs, J. y Noguera, M. (directores de la publicación)]. IPCC, Ginebra, Suiza, 86 págs.

IPCC. 2007. Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático [Equipo de redacción principal: Pachauri, R.K. y Reisinger, A. (directores de la publicación)]. IPCC, Ginebra, Suiza, 104 págs.

IPCC. 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, and P.M. Midgley (eds.)] Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 1535 pp.

Kearney, M., Porter, W. 2009. Mechanistic niche modeling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecol. Lett.* **12**: 334–350.

Keppel, G., Mokany, K., Wardell-Johnson, G.W., Phillips, B.L., Welbergen, J.A., Reside, A.E. The capacity of refugia for conservation planning under climate change. *Front. Ecol. Environ.* doi:10.1890/140055.

Kok, P.J.R. 2009. A new species of *Oreophrynella* (Anura: Bufonidae) from the Pantepui region of Guyana, with notes on *O. macconnelli* Boulenger 1900. *Zootaxa*. **2071**: 35–49.

Kok, P.J.R., MacCulloch, R.D., Means, D.B., Roelants, K., Van Bocxlaer, I. y Bossuyt, F. 2012. Low genetic diversity in tepui summits vertebrates. *Curr. Biol.* **22(15)**: 589–590.

Kumar, P. 2012. Assessment of impact of climate change on Rhododendrons in Sikkim Himalayas using Maxent modeling: limitations and challenges. *Biodivers. Conserv.* **21**: 1251–1266.

- Kumar, S., Stohlgren, T.J. 2009. Maxent modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia. *Jour. Ecol. Nat. Env.* **1(4)**: 94 - 98.
- Lathrop, A., MacCulloch, R.D. 2007. A new species of *Oreophrynella* (Anura: Bufonidae) from Mount Ayanganna, Guyana. *Herpetologica*. **63(1)**: 87–93.
- Lips, K.R., Brem, F., Brenes, R., Reeve, J.D., Alford, R.A., Voyles, J., Carey, C. Livo, L., Pessier, A.P., Collins, J.P. 2006. Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a Neotropical amphibian community. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **103**: 3165 – 3170.
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A., Real, R. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecol. Biogeogr.* **17(2)**: 145–151. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x
- Lobos, G., Cattán, P., Estades, C., Jaksic, F.M. 2013. Invasive African clawed frog *Xenopus laevis* in southern South America: key factors and predictions. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* **48(1)**: 1–12.
- Lozier, J.D., Aniello, P., Hickerson, J.M. 2009. Predicting the distribution of Sasquatch in western North America: anything goes with ecological niche modelling. *J. Biogeogr.* **36**: 1623–1627.
- MacCulloch, R.D., Lathrop, A. 2002. Exceptional diversity of *Stefania* (Anura:Hylidae) on Mount Ayanganna, Guyana: three new species and new distribution records. *Herpetologica*. **58(3)**: 327–346.
- MacCulloch, R.D., Lathrop, A. 2005. Hylids frogs from Mount Ayanganna, Guyana: new species, redescrptions, and distributional records. *Phyllomedusa*. **4(1)**: 17–37.
- MacCulloch, R.D., Lathrop, A., Reynolds, R.P., Señaris, J.C., Scheneider, G.E. 2007. Herpetofauna of Mount Roraima, Guiana Shield Region, northeastern South America. *Herpetol. Rev.* **38(1)**: 24–30.

- Marmion, M., Parviainen, M., Luoto, M., Heikkinen, R.K., Thuiller, W. 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modeling. *Diversity Distrib.* **15**: 59–69.
- McDiarmid, R.W., Donnelly, M.A. 2005. The Herpetofauna of the Guayana Highlands: amphibians and reptiles of the Lost World. Págs: 461-560 en: M.A. Donnelly, B.I. Crother, C. Guyer, M.H. Wake y M.E. White (eds.), *Ecology and evolution in the Tropics: a herpetological perspective*. University of Chicago Press, Chicago.
- McLaughlin, J.F., Hellman, J.J., Boggs, C.L., Ehrlich, P.R. 2002. Climate change hastens population extinctions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **99(9)**: 6070–6074.
- Means, D.B., Duellman, W.E., Clark, V.C. 2008. Ovipositing behavior in the egg-brooding frog *Stefania ayangannae* (Anura, Hemiphractidae). *Phyllomedusa*. **7(2)**: 143–148.
- Meehl, G.A., Covey, C., Delworth, T., Latif, M., McAvaney, B., B. Mitchell, F.B., Stouffer, R.J., Taylor, K.E. 2007. The WCRP CMIP3 Multimodel dataset: A new era in climate change research. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* **88**: 1383–1394.
- Mijares-Urrutia, A., Manzanilla-Puppo, J., La Marca, E. 1999. Una nueva especie de *Tepuihyla* del noroeste de Venezuela, con comentarios sobre su biogeografía. *Rev. Biol. Trop.* **47(4)**: 1099–1110.
- Molinero, L.M. El método bayesiano en la investigación médica [en línea]. Asociación de la Sociedad Española de Hipertensión. 2002. <http://www.seh-lelha.org/bayes1.htm> [Consulta: 04 mayo 2013].
- Moraes-Barros, N., Giorgi, A.P., Silva, S., Morgante, J.S. 2010. Reevaluation of the geographical distribution of *Bradypus tridactylus* Linnaeus, 1758 and *B. variegatus* Schinz, 1825. *Edentata*. **11(1)**: 53–61.

- Munguía, M., Rahbek, C., Rangel, T.F., Diniz-Filho, J.A.F., Araújo, M.B. 2012. Equilibrium of global amphibian species distributions with climate. *PLoS One*. **7(4)**: e34420. DOI:10.1371/journal.pone.0034420
- Myers, C.W. 1997. Preliminary remarks on the summit herpetofauna of Auyan-tepui, eastern Venezuela. *Acta Terramaris*. **10**: 1–8.
- Myers, C.W., Donnelly, M.A. 1997. A tepui herpetofauna on a granitic mountain (Tamacuari) in the borderland between Venezuela and Brazil: report from the Phipps-Tapirapecó expedition. *Amer. Mus. Novit.* **3213**:1–71.
- Myers, C.W., Donnelly, M.A. 2001. Herpetofauna of the Yutajé-Corocoro Massif, Venezuela: second report from Robert G. Goelet American Museum-Terramar expedition to the northern tepuis. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **261**: 1–85.
- Myers, C.W., Donnelly, M.A., 2008. The summit herpetofauna of Auyan-tepui, Venezuela: report from the Robert G. Goelet American Museum-Terramar expedition to the northern tepuis. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **308**: 1–147.
- Ohlemüller, R., Anderson, B.J., Araújo, M.B., Butchart, S.H.M., Kudrna, O., Ridgely, R.S., Thomas, C.D. 2008. The coincidence of climatic and species rarity: high risk to a small-range species from climate change. *Biol. Lett.* **4**: 568–572. doi:10.1098/rsbl.2008.0097
- Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M., Peterson, A.T. 2007. Predicting species distribution from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *J. Biogeogr.* **34**: 102–117.
- Peterson, A.T., Papes, M., Eaton, M. 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography*. **30**: 550–560

- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., Araújo, M.B. 2011. Ecological niches and geographic distributions. Princeton University Press, Primera Edición, New Jersey, E.U.A.
- Phillips, S.J. 2008. Transferability, sample selection bias and background data in presence-only modeling: a response to Peterson et al. (2007). *Ecography*. **31**: 272–278.
- Phillips, S.J., Dudík, M., Shapire, R.E. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. En: Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning, ACM Press, New York, pp. 655 - 662
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Shapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Model.* **190**: 231-259
- Phillips, S.J., Dudík, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*. **31**: 161–175.
- Porfirio, L.L., Harris, R.M.B., Lefroy, E.C., Hugh, S., Gould, S.F., Lee, G., Bindoff, N.L., Mackey, B. 2014. Improving the use of Species Distribution Models in Conservation Planning and Management under Climate Change. *PLoS One*. **9(11)**: e113749. doi:10.1371/journal.pone.0113749
- Radosavljevic, A., Anderson, R.P. 2014. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *J. Biogeogr.* **41**: 629–643.
- Ramírez, J., Jarvis, A. 2010. Disaggregation of global circulation model outputs decision and policy. Analysis Working Paper No. 2. Cali, Colombia: International Center for Tropical Agriculture, CIAT.

- Ramírez-Villegas, J., Cuesta C., F., Davenish, C., Peralvo, M., Jarvis, A., Arnillas, C. 2014. Using species distributions models for designing conservation strategies of Tropical Andean biodiversity under climate change. *J. Nat. Conserv.* **22(5)**: 391–404.
- Raxworthy, C.J., Ingram, C.M., Rabibisoa, N., Pearson, R.G. 2007. Applications of ecological niche modeling for species delimitation: a review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Syst. Biol.* **56(6)**: 907–923.
- Rebelo, H., Jones, G. 2010. Ground validation of presence-only modeling with rare species: a case study on barbastelles *Barbastella barbastellus* (Chiroptera:Vespertilionidae). *J. Appl. Ecol.* **47**: 410–420.
- Reynolds, R., Hoogmoed, M., MacCulloch, R., Gaucher, P. 2004. *Hyla warren*. The IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2014.3. Disponible en línea en: www.iucnredlist.org. [Consulta: 25 de marzo de 2015].
- Rissler, L.J., Apodaca, J.J. 2007. Adding more ecology into species delimitation: ecological niche models and phylogeography help define cryptic species in the Black Salamander (*Aneides flavipunctatus*). *Syst. Biol.* **56(6)**: 924–942.
- Rivero, J. 1970. On the origin, endemism, and distribution of the genus *Stefania* Rivero (Amphibia: Salientia) with the description of a new species from southeastern Venezuela. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* **28**: 456–481.
- Rödger, D. 2009. Human Footprint, facilitated jump dispersal, and the potential distribution of the invasive *Eleutherodactylus johnstonei* Barbour 1914 (Anura Eleutherodactylidae). *Tropical Zoology*. **22**: 205–17.

Rödger, D., Schlüter, A., Lötters, S. 2010. Is the Lost World lost? High endemism of amphibians and reptiles on South American tepuis in a changing climate. Págs. 401–416. En: J.C. Habel, T. Assmann (eds.). Relict Species: Phylogeography and conservation biology. DOI: 10.1007/978-3-540-92160-8_224.

Rojas, H. y Lew, D. 2009. Capítulo 7 Análisis espacial de los registros de vertebrados del Parque Nacional Canaima. Págs. 181–205. En: Señaris, J.C., D. Lew y C. Lasso (eds.), Biodiversidad del Parque Nacional Canaima: bases técnicas para la conservación de la Guayana venezolana. Fundación La Salle de Ciencias Naturales y The Nature Conservancy, Caracas, Venezuela.

Rull, V. 2004a. An evaluation of the Lost World and vertical displacement hypotheses in the Chimantá Massif, Venezuelan Guayana. *Global Ecol. Biogeogr.* **13**: 141–148.

Rull, V. 2004b. Biogeografía histórica de las tierras altas de Guayana y origen de la biodiversidad neotropical. *Orsis.* **19**: 37–48.

Rull, V. 2005a. Biotic diversification in the Guayana Highlands: a proposal. *J. Biogeogr.* **32**: 921–927

Rull, V. 2005b. Cambio climático y diversidad de la flora vascular en las montañas tabulares de Guayana. *Orsis.* **20**: 61–71.

Rull, V. 2007. The Guayana highlands: a promised (but threatened) land for ecology and evolutionary science. *Biotropica.* **39(1)**: 31–34.

Rull, V., Vega-Vilarrubia, T. 2006. Unexpected biodiversity loss under global warming in the neotropical Guayana highlands: a preliminary appraisal. *Glob. Chang. Biol.* **12**: 1–9.

Salerno, P.E., Ron, S.R., Señaris, J.C., Rojas-Runjaic, F.J.M., Noonan, B.P., Cannatella, D.C. 2012. Ancient tepui summits harbor young rather than old lineages of endemic frogs. *Evolution.* **66(10)**: 3000–3013.

Salerno, P.E., Señaris, J.C., Rojas-Runjaic, F.J.M., Canatella, D.C. 2015. Recent evolutionary history of Lost World endemics: Population genetics, species delimitation and phylogeography of sky-land treefrogs. *Mol. Phylogenet. Evol.* **82**: 314–323.

Sánchez, I., Liria, J., Feliciangeli, M.D. 2015. Ecological niche modeling of seventeen sandflies species (Diptera, Psychodidae, Phlebotomidae) from Venezuela. *Int J. Zool Res.* doi:10.1155/2015/108306.

Santiago-Paredes, S., La Marca, E. 2006. Comportamiento del clima a finales del siglo XX en los altos Andes venezolanos y el declive de *Atelopus mucubajensis*. *Herpetotropicos*. **3(1)**: 7–20.

Scheldeman, X., Van Zonneveld, M. 2011. Manual de capacitación en análisis espacial de diversidad y distribución de plantas. Biodiversity International, Roma, Italia.

Scheldeman, X., Willemen, L., Coppens d'Eeckenbrugge, G., Romeijn-Peeters, E., Restrepo, M.T., Romero Motoche, J., Jiménez, D., Lobo, M., Medina, C.I., Reyers, C., Rodríguez, D., Ocampo, J.A., Van Damme, P., Goetgebeur, P. 2007. Distribution, diversity and environmental adaptation of highland papayas (*Vasconcellea* spp.) in tropical and subtropical America. *Biodivers. Conserv.* **16**: 1867–1884.

Señaris, J.C. 1995 [“1993”]. Una nueva especie de *Oreophrynella* (Anura: Bufonidae) de la cima del Auyán-tepui, Edo. Bolívar, Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*. **53**: 177–219.

Señaris, J.C., Ayarzagüena, J., Gorzula, S. 1996. Revisión taxonómica del género *Stefania* (Anura: Hylidae) en Venezuela con descripción de cinco nuevas especies. *Pub. Asoc. Amig. Doñana*. **7**: 1 – 57.

Señaris, J.C., Ayarzagüena, J., Gorzula, S. 1994. Los sapos de la Familia Bufonidae (Amphibia: Anura) de las tierras altas de la Guayana Venezolana: Descripción de un nuevo género y tres especies. *Publ. Asoc. Amig. Doñana*. **3**: 1–37.

Señaris, J.C., DoNascimento, C., Villarreal, O. 2005. A new species of the genus *Oreophrynella* (Anura: Bufonidae) from the Guiana highlands. *Pap. Avul. Zool.* **45**: 61–67.

Señaris y col., 2009a: Señaris, J.C., D. Lew., C. Lasso. 2009. Biodiversidad del Parque nacional Canaima: bases técnicas para la conservación de la Guayana venezolana. Fundación La Salle de Ciencias Naturales y The Nature Conservancy. Caracas. 256 pp.

Señaris y col., 2009b. Anfibios y Reptiles del Parque Nacional Canaima. Capítulo 4: Págs. 103–129. En: J.C. Señaris, D. Lew y C. Lasso (eds.), Biodiversidad del Parque Nacional Canaima: bases técnicas para la conservación de la Guayana venezolana. Fundación La Salle de Ciencias Naturales y The Nature Conservancy, Caracas, Venezuela.

Sinsch, U., Juraske, N. 2006. Advertisement calls of Hemiphractinae marsupial frogs: IV. *Stefania* spp. Págs. 159–162 En: M. Vences, J. Köhler, T. Ziegler y W. Böhme Bonn (eds.), Herpetología bonnensis II En: Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica, Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica.

Skerratt, L.F., Berger, L., Speare, R., Cashins, S., Mc Donald, K.R., Phillott, A.D., Hines, H.B., Kenyon, N. 2007. Spread of chytridiomycosis has caused the rapid global decline and extinction of frogs. *Ecohealth*. **4**: 125–134.

Soberón, J, Peterson, A. T. 2004. Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Phil. Trans. R. Soc. B*. **35**: 689–698.

- Sodhi, N.S., Bickford, D., Diesmos, A.C., Lee, T.M., Koh, L.P., Brook, B.W., Sekercioglu, C.H., Bradshaw, C.J.A. 2008. Measuring the meltdown: drivers of global amphibian extinction decline. *PLoS One*. **3(2)**: e1636. doi:10.1371/journal.pone.0001636
- Solomon, S., Plattner, G.K., Knutti, R., Friedlingstein, P. 2009. Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **106(6)**: 1704–1709.
- Steyermark, J.A., y Dunsterville, G.C.K. 1980. The lowland floral element on the summit of Cerro Guaiquinima and other cerros of the Guayana highland of Venezuela. *J. Biogeogr.* **7**: 285–303.
- Stuart, S.N., Chanson, J.S., Cox, N.A., Young, B.E., Rodríguez, A.S.L., Fischman, D.L., Waller, W. 2004. Status and trends on amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*. **306**: 1783–1786.
- Stuart, S.N., Chanson, J.S., Cox, N.A., Young, B.E. 2006. El estado global de los anfibios. Págs. 19–41. En: Angulo, A., Rueda-Almonacid, J.V., Rodríguez-Mahecha, J.V. y La Marca, E. (eds.), Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina. Conservación internacional. Serie Manuales de Campo Nº 2. Panamericana Formas e Impresos S.A., Bogotá, D.C., Colombia.
- Sunil, N., Sivaraj, N., Anitha, K., Abraham, B., Kumar, V., Sudhir, E., Vanaja, M., Varaprasad, K.S. 2009. Analysis of diversity and distribution of *Jatropha curcas* L. germplasm using geographic information system (DIVA-GIS). *Genet. Resour. Crop. Evol.* **56**: 115–119.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Backkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., Ferreira de Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Townsend, A.P., Phillips, O.L., Williams, S.E. 2004. Extinction risks from climate change. *Nature*. **427**: 145–148.

- Valera-Leal, J., Acevedo, A., Pérez-Sánchez, A., Vega, J., Manzanilla, J. 2011. Registro histórico de *Gastrotheca ovifera* (Anura: Hemiphractidae) evidencias de disminución en selvas nubladas de la Cordillera de la Costa venezolana. *Rev. Biol. Trop.* **59(1)**: 349–325.
- Van Zonneveld, M., Koskela, J., Vinceti, B., Jarvis, A. 2009. Impact of climate change on the distribution of tropical pines in Southeast Asia. *Unasylva*. **60(231/232)**: 24–29.
- Veloz, S.D. 2009. Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models. *J. Biogeogr.* **36**: 2290–2299.
- Vera, C., Silvestri, G., Liebmann, B., González, P. 2006. Climate change scenarios for seasonal precipitation in South America from IPCC-AR4 models. *Geophys. Res. Lett.* **33(13)**: doi:10.1029/2006GL025759
- Van Bocxlaer, I., Loader, S.P., Roelants, K., Biju, S.D., Menegon, M., Bossuyt, F. 2010. Gradual Adaptation Toward a Range-Expansion Phenotype Initiated the Global Radiation of Toads. *Science*. **327 (5966)**: 679–682.
- Wake, D.B., Vredenburg, V.T. 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **150(1)**: 11466–11473.
- Ward, D.F. 2007. Modelling the potential geographic distribution of invasive ant species in New Zealand. *Biol. Invasions*. **9**: 723–735.
- Whiles, M.R., Lips, K.R., Pringle, C.M., Kilham, S.S., Bixby, R.J., Brenes, R., Connelly, S., Colon-Gaun, J.C., Hunte-Brown, M., Duryn, A.D., Montgomery, C., Peterson, S. 2006. The effects of amphibian populations declines on structure and function of Neotropical stream ecosystems. *Fron. Ecol. Environ.* **4(1)**: 27–34.

Williams, J.W., Jackson, S.T., Kutzbach, J.E. 2007. Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **104**(14): 5738–5742.

Wisz, M.S., Hijmans, R.J., Li, J., Peterson, A.T., Graham, C.H., Guisan, A., NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. 2008. Effects on sample size on the performance of species distribution models. *Diversity Dist.* **14**: 763–773.

Young, B.E., Lips, K.B., Reaser, J.K., Ibáñez, R., Salas, A.W., Cedeño, J.R., Coloma, L.A., Ron, S., La Marca, E., Meyer, J.R., Muñoz, A., Bolaños, F., Chavez, g., Romo, D. 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conserv. Biol.* **15**: 1213–1223.

Young, B.E., Stuart, J.S., Chanson, J.S., Cox, N.A., Boucher, T.M. 2004. Joyas que están desapareciendo: el estado de los anfibios en el Nuevo Mundo. *NatureServe*, Arlington, Virginia.

Zank, C., Becker, F.G., Abadie, M., Baldo, D., Maneyro, R., Borges-Martins, M. 2014. Climate Change and distribution of neotropical red-bellies toads (*Melanophryniscus*, Anura, Amphibia): How to prioritize species populations. *PLoS One* **9**(4): e94625. doi:10.1371/journal.pone.0094625

Consultas en línea.

American Museum of Natural History. Disponible en:

<http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/> [Consulta: 18 de Enero de 2014].

Amphibia-Web. Disponible en: <http://www.amphibiaweb.org> [Consulta: 17 de Marzo de 2015].

DIVA-GIS. Disponible en: <http://www.diva-gis.org> [Consulta: 17 de Marzo de 2013].

Global Biodiversity Information Facility. Disponible en: <http://www.gbif.org/search> [Consulta: 17 de Mayo de 2013].

Herpnet. Disponible en: <http://www.herpnet2.org> [Consulta: 16 de Mayo de 2013].

Instituto Geográfico de Venezuela Simón Bolívar. Disponible en: <http://www.igvsb.gob.ve>
[Consulta: 17 de Mayo de 2013].

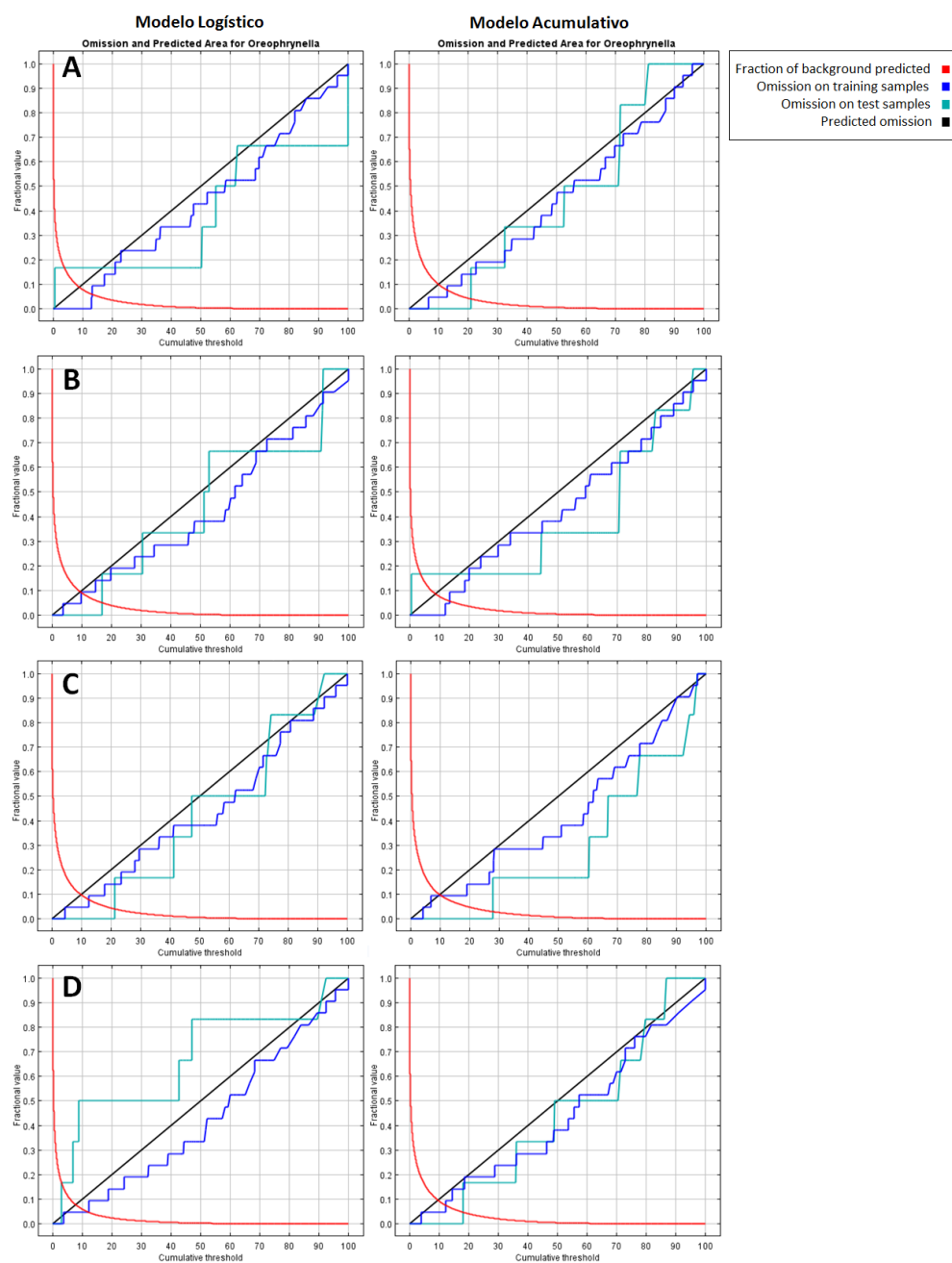
Maxent 3.3. Disponible en: <https://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/> [Consulta: 04 de
Diciembre de 2013]

Simcoz. Disponible en <http://www.simcoz.org.ve/> [Consulta: 04 de Febrero de 2014]

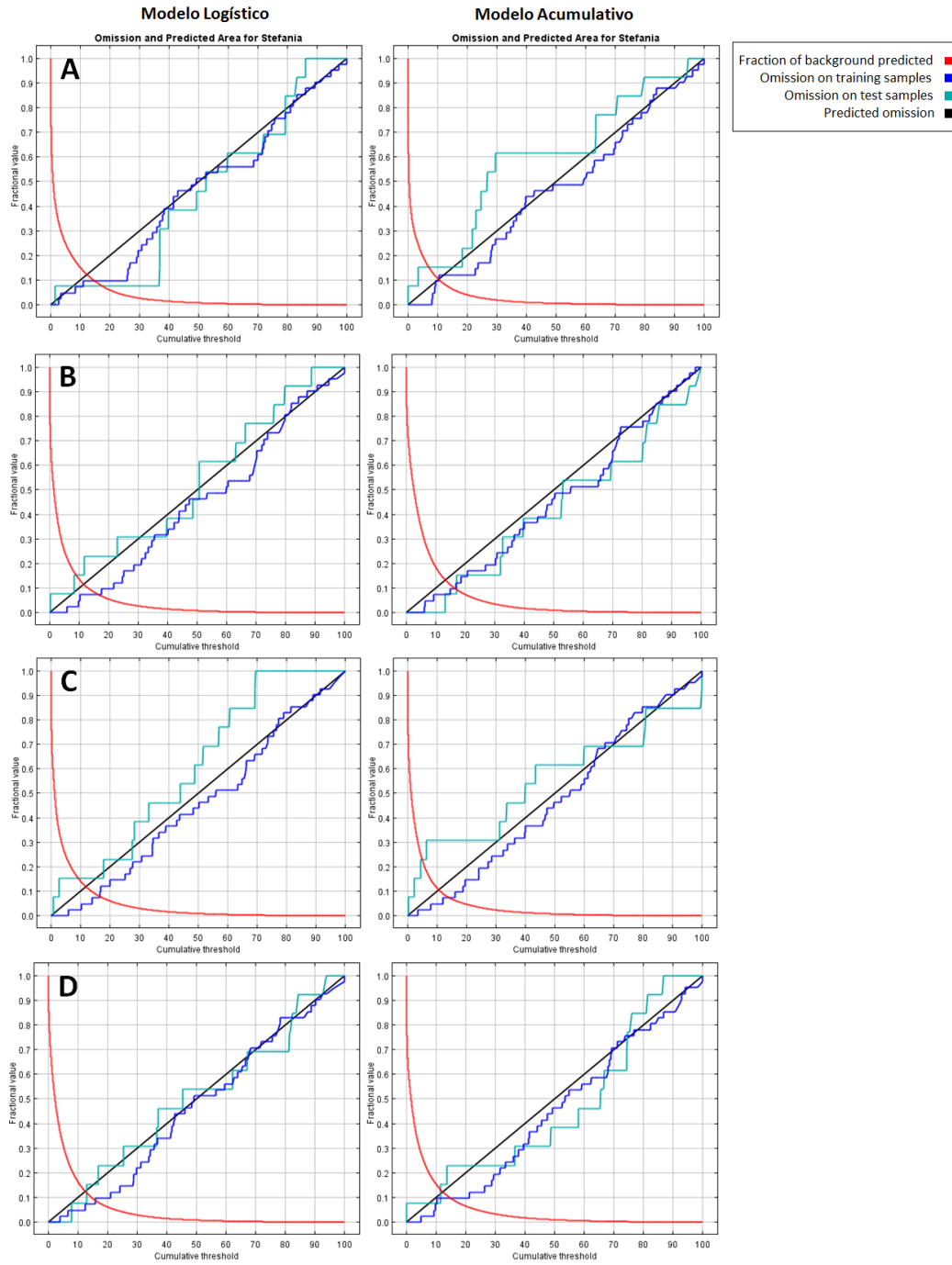
WorldClim – Global Climate Data. Disponible en: <http://www.worldclim.org/> [Consulta: 17 de
Marzo de 2013].

APÉNDICE

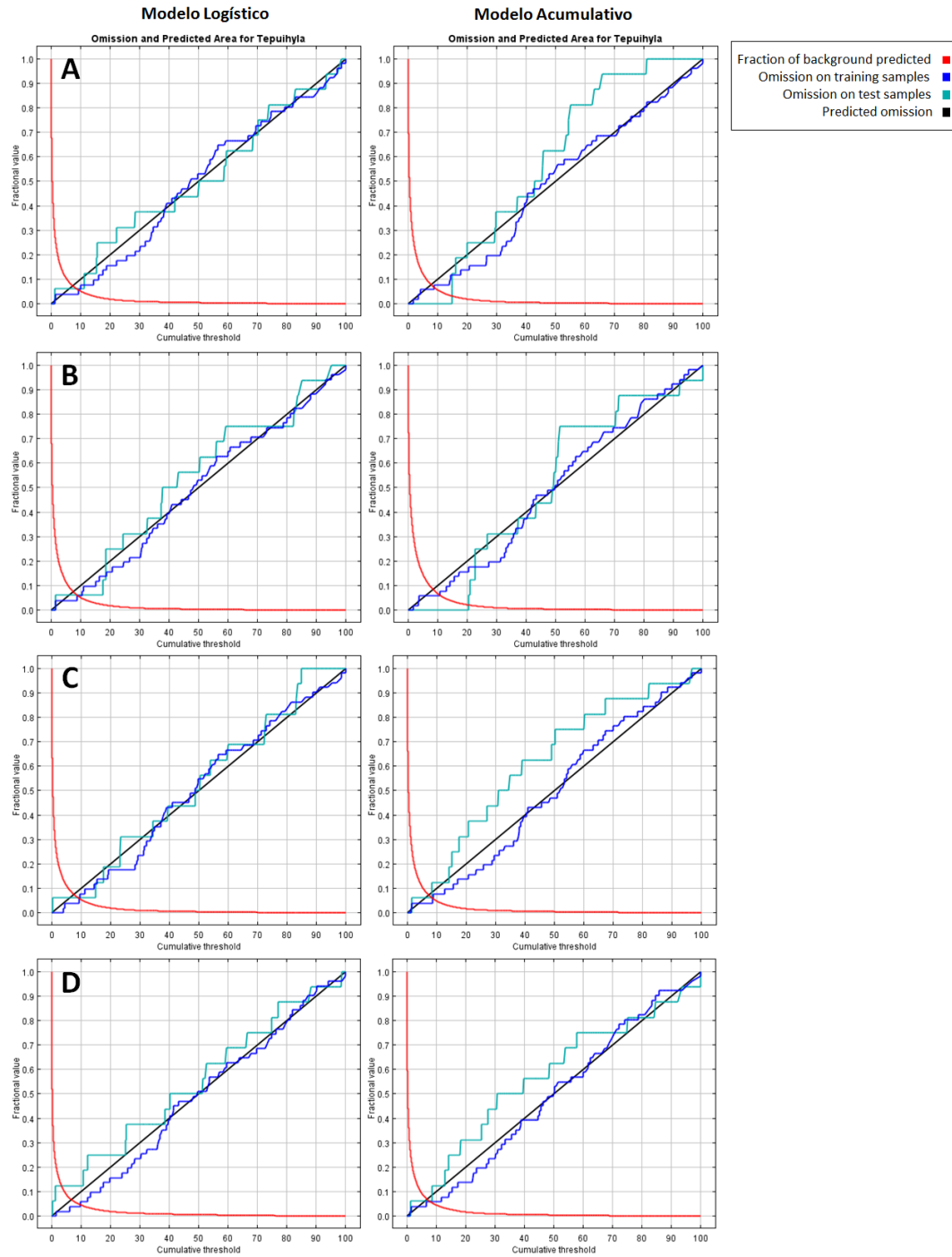
Apéndice I. Curvas de Omisión y Área predicha del Modelo de Distribución Geográfica de *Oreophrynella* de acuerdo a dos enfoques de modelos, logístico y acumulativo. **A.** Modelo con 19 variables bioclimáticas, **B.** Modelo con 10 variables bioclimáticas, **C.** Modelo para el período 2050, **D.** Modelo para el período 2070.



Apéndice II. Curvas de Omisión y Área predicha del Modelo de Distribución Geográfica de *Stefania* de acuerdo a dos enfoques de modelos, logístico y acumulativo. **A.** Modelo con 19 variables bioclimáticas, **B.** Modelo con 9 variables bioclimáticas, **C.** Modelo para el período 2050, **D.** Modelo para el período 2070.



Apéndice III. Curvas de Omisión y Área predicha del Modelo de Distribución Geográfica de *Tepuihya* de acuerdo a dos enfoques de modelos, logístico y acumulativo. **A.** Modelo con 19 variables bioclimáticas, **B.** Modelo con 9 variables bioclimáticas, **C.** Modelo para el período 2050, **D.** Modelo para el período 2070.



Apéndice IV. Curvas de Omisión y Área predicha del Modelo de Distribución Geográfica de *Tepuihyla edelcae* de acuerdo a dos enfoques de modelos, logístico y acumulativo. **A.** Modelo con 9 variables bioclimáticas, **C.** Modelo para el período 2050, **D.** Modelo para el período 2070.

