

MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PEDECIBA BIOLOGÍA

Subárea ZOOLOGÍA

**Modelos biogeográficos de distribución para
especies de Saurios (Squamata: Sauria)
amenazadas en Uruguay**



Lic. Vanessa Valdez

Montevideo, Diciembre 2017

Tesis de maestría: “Modelos biogeográficos de distribución para especies de Saurios (Sauria; Squamata) amenazadas en Uruguay”

Autor: Lic. Vanessa Valdez

e-mail: vvaldez785@gmail.com

Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, UDELAR

Orientador: Dr. Raúl Maneyro

Co-orientador: Dr. José Carlos Guerrero

Tribunal: Dr. Miguel Simó, Dr. Arley Camargo y Dr. David Romero

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	6
RESUMEN	7
ABSTRACT	8
INTRODUCCIÓN GENERAL	9
Estudio de la distribución de los organismos.....	9
Método estadístico.....	11
Estado del conocimiento y conservación de los Reptiles.....	14
Presentación de la tesis	22
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	24
CAPITULO 1: “Distribución actual de especies de Saurios (Squamata: Sauria) amenazadas en Uruguay”	31
INTRODUCCIÓN	32
MATERIALES Y MÉTODOS	36
Área de estudio.....	36
Bases de datos: especies y variables ambientales	37
Elaboración de los modelos	42
Análisis de la interacción biótica	43
Análisis de desfase en la conservación	45
RESULTADOS	46
Modelos de distribución para el Bioma Pampa.....	46
Modelos de distribución para Uruguay	50
Modelos explicativos para Uruguay	53
Interacción biótica entre las especies	53
Análisis del desfase de la conservación	56
DISCUSIÓN.....	58
Modelos de distribución	58
Interacción biótica de las especies	66
Análisis del desfase de la conservación	68
CONCLUSIONES	71
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	74

CAPITULO 2: Distribución de especies de Saurios (Squamata: Sauria)	
amenazadas en Uruguay y pronósticos según escenarios futuros de cambio	
climático.....	82
INTRODUCCIÓN	83
MATERIALES Y MÉTODOS	89
Área de estudio.....	89
Bases de datos: especies y variables ambientales	89
Elaboración de los modelos de distribución.....	92
Análisis de la interacción biótica	93
Análisis de desfase de la conservación	94
RESULTADOS	95
Interacción biótica	97
Análisis de desfases.....	106
DISCUSIÓN	109
Modelos de distribución en escenarios futuros de Cambio Climático (CC)	109
Interacción biótica en el marco de Cambio Climático.....	113
Análisis del desfase de la conservación en el marco de Cambio Climático	114
CONCLUSIONES	116
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	118
PERSPECTIVAS.....	128
ANEXO 1: Fuente de información de registros.....	130
ANEXO 2: Cobertura del suelo para modelos de Bioma Pampa	133
ANEXO 3: Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP).....	134
ANEXO 4. Resúmenes publicados en eventos	135

A Emiliano
A mi familia

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a las personas que hicieron posible este trabajo, que si bien por momentos pensé que iba a llegar más rápido a finalizar mi tesis, me encontraba con dificultades que me retrasaban, y gracias a que mucha gente me alentó y me ayudo pude seguir adelante.

Quiero agradecer a Raúl Maneyro por haber sido mi orientador, no solo en este trabajo sino por venir orientándome desde hace muchos años (ya perdí la cuenta). Gracias por la confianza que depositaste en mí y por guiarme en este camino de crecimiento profesional.

En segundo lugar quiero agradecer a José Carlos Guerrero por haber aceptado ser mi co-orientador de tesis y haberme brindado todas las herramientas para comprender el mundo de la biogeografía el cual era totalmente desconocido para mí, gracias por su paciencia y dedicación al explicarme el uso de programas informáticos y ayudarme con la interpretación de los modelos.

Agradecerles también, a Miguel Simó, Arley Camargo y David Romero por aceptar ser parte del tribunal de la tesis y por todas sus correcciones y sugerencias que sin dudas han ayudado a mejorar la versión final de la tesis.

A Santiago Carreira por sus valiosos aportes a través de su conocimiento en reptiles.

A Marcel Achkar por ayudarme a confeccionar algunas variables ambientales utilizadas en este trabajo.

A Raimundo Real por sus aportes en la interpretación de los modelos de distribución en su visita a Uruguay.

Quiero agradecer a mis colegas de laboratorio: Ceci, Clau, Eco, Gise, Joaco, Nacho y Sabri. Con mucho de los cuales compartimos gran parte del proceso de realizar la maestría. Gracias por hacer las horas en el laboratorio más divertidas, por estar siempre dispuestos a dar una mano y estar para mis consultas.

A mis amigas Giorgi, Vicky, Naty y a los compañeros de trabajo, que siempre están pendientes de cómo me esta llenando y alentándome y brindándome cariño.

Agradecerles a mis suegros y cuñada Ines, por bancarme y entender mis ausencias en reuniones familiares, y especialmente a mi nuevo sobrinito Francisco por sus sonrisas.

A mi familia. A mis padres por ayudarme en todo siempre, dándome una mano y estando para mí cada vez que los necesité y por el apoyo incondicional, no sé qué haría sin ustedes. A mi hermano y mi cuñada Ana Laura que han sido para mí un ejemplo de superación, a mis sobrinos Juan Manuel y Thiago por sus ocurrencias y la alegría que me transmiten.

Finalmente agradecerle especialmente a Nico, por simplemente ser como es, apoyarme siempre en todas las decisiones, ser mi compañero y mi sustento, por bancarme en mis peores momentos de estrés y mal humor cuando las cosas se ponen difíciles y darme fuerza. Gracias por tanto amor hacia a mí y hacia nuestro bebe que viene en camino.

RESUMEN

Los modelos biogeográficos de distribución son una herramienta que se emplea para identificar qué factores estarían condicionando la distribución de los organismos en un territorio dado, lo que permite generar información de utilidad para establecer criterios para su conservación. Actualmente se piensa que algunos grupos de reptiles se encontrarían entre los taxones con mayores problemas de conservación ya que son sensibles a los cambios de microhábitat debido a su escasa vagilidad. El objetivo de este trabajo es aportar información para la conservación de las especies de Saurios (Sauria, Squamata) amenazados en Uruguay, identificando su distribución geográfica a escala de Uruguay complementándolo con modelos a escala de Bioma Pampa, determinando áreas importantes para la conservación de estas especies y si son congruentes con el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) (análisis Gap). También se analizaron las interacciones bióticas a nivel geográfico espacial entre las especies estudiadas, y se evaluaron los posibles efectos del cambio climático (CC). Se trabajó con registros de presencia de las 6 especies de saurios amenazados en Uruguay, *Anisolepis undulatus*, *Homonota uruguayensis*, *Liolaemus occipitalis*, *Liolaemus wiegmannii*, *Stenocercus azureus* y *Tropidurus catalanensis* los cuales provienen de dos colecciones científicas nacionales y bases de datos en portales de biodiversidad. Para los modelos a escala de Bioma Pampa se incluyeron 35 variables ambientales con una resolución de 0,05 grados y para los modelos a escala nacional 62 variables ambientales con una resolución de 1km². Para los modelos de CC se utilizaron 19 variables bioclimáticas y la altitud, obtenidos de WorldClim proyectadas a los años 2050 y 2070. Se utilizó como algoritmo de modelación, la función de favorabilidad que es un modelo lineal generalizado (GLM), a partir de los paquetes modEvA y fuzzySim implementado en el programa estadístico R. En los modelos se identificaron las áreas favorables para cada especie, representadas en mapas que fueron elaborados en el programa QGIS. Las variables explicativas que predominaron en la distribución a escala Bioma Pampa fue el factor Climático, y en la distribución a escala de Uruguay son: en primer lugar del factor Topo-climático y en segundo lugar al factor Cobertura y uso del suelo. Los resultados obtenidos del análisis de la interacción biótica entre las especies nos permite predecir donde y que tipo de coexistencia puede existir entre ellas. El análisis Gap muestra que todas las especies tienen al menos una porción de su distribución que se encuentra protegida por parte del SNAP. *L.occipitalis* fue la especie que se encontró en un estado más crítico de protección. Con respecto al efecto del CC, éste no parecería perjudicar la distribución de la mayoría de las especies, debido a que *H. uruguayensis*; *L. occipitalis*; *S. azureus* y *T. catalanensis* pueden llegar a beneficiarse con una expansión, pero *A. undulatus* sufriría algún grado de retracción en su rango distribucional y *L. wiegmannii* tendería a desaparecer en escenarios futuros. Este trabajo podría considerarse un punto de partida, ya que los modelos de distribución brindan información relevante y necesaria para elaborar planes de conservación de las especies de saurios amenazadas en Uruguay.

ABSTRACT

Biogeographic models of distribution are a tool that is used to identify which factors the distribution of organisms in a given territory, which allows generating useful information to establish criteria for their conservation. Some groups of reptiles are currently thought to be among the taxa with the greatest conservation problems and are sensitive to microhabitat changes due to their low vagility. The objective of this work is to provide information for the conservation of threatened Saurios (Sauria, Squamata) species in Uruguay, identifying their geographic distribution at Uruguay scale, complementing them with scale models of the Bioma Pampa, determining areas important for the conservation of these species and if they are congruent with the Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) (Gap analysis). Biotic interactions were also analyzed at the spatial geographic level among the species studied, and the possible effects of climate change (CC) were evaluated. Were worked with records of presence of the 6 species of threatened saurios in Uruguay, *Anisolepis undulatus*, *Homonota uruguayensis*, *Liolaemus occipitalis*, *Liolaemus wiegmanni*, *Stenocercus azureus* and *Tropidurus catalanensis* were studied, come from two national scientific collections and biodiversity portal database. For the Bioma Pampa scale models, 35 environmental variables with a resolution of 0.05 degrees were included and for the national scale models 62 environmental variables with a resolution of 1km². For CC models, 19 bioclimatic and altitude variants were used, obtained from WorldClim projected to 2050 and 2070. Were used as a algorithm model, the favorability function that is a generalized linear model (GLM), from the modEvA and fuzzySim package implemented in the statistical program R. In the models the favorable areas were identified for each species, represented in maps that were elaborated in the program QGIS. The explanatory variables that predominated in the distribution in scale Bioma Pampa was the Climatic factor, and in the scale distribution of Uruguay are firstly the Topo-climatic factor and secondly to the factor Coverage and land use. The results obtained from analysis of the biotic interaction between species allow us to predict where and what kind of coexistence can exist between them. The Gap analysis shows that all species have at least a portion of their distribution that is protected by the SNAP. *L.occipitalis* was the species that was found in a more critical state of protection. With regard to the effect of CC, this would not appear to be detrimental to the distribution of most species, since *H. uruguayensis*; *L. occipitalis*; *S. azureus* and *T. catalanensis* may benefit from an expansion, but *A. undulatus* would suffer some degree of retraction in its distributional range and *L. wiegmanni* would tend to disappear in future scenarios. This work could be considered as a starting point, since the distribution models provide relevant and necessary information to develop plans for the conservation of endangered saurian species in Uruguay.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Estudio de la distribución de los organismos

La biogeografía es la ciencia que intenta entender como varía a lo largo de la superficie de la Tierra la diversidad biológica, en todos los niveles ecológicos, desde genes hasta ecosistemas (Cox & Moore, 2005; Lomolino *et al.*, 2006). Conocer la distribución geográfica con precisión de una especie es esencial para su conservación y manejo (Margules & Pressey, 2000), por lo que la biogeografía tiene aspectos aplicados, ya que contribuyen a la gestión del medio ambiente y la conservación de las especies (Ramírez & Vargas, 1992). Whittaker *et al.*, (2005) propusieron la idea de “Biogeografía de la conservación” con la que se refiere a la aplicación de los principios y análisis biogeográficos a los problemas de conservación de la biodiversidad. La consideran una subdisciplina de la Biología de la Conservación, que aporta la modelación de la distribución de las especies (Ladle & Whittaker, 2011). Una de sus aplicaciones es contribuir con conocimientos a la hora de la toma de decisiones por parte de los gestores de la conservación, ya sea en el diseño de una red de áreas protegidas, en la restauración ecológica, en el manejo de especies invasoras, en la reintroducción de especies y predicción de los impactos del cambio global sobre los patrones de distribución de las especies (Richardson & Whittaker, 2010). Por lo tanto, la modelación ambiental se desarrolla con dos objetivos fundamentales, que son, comprender mejor los procesos ecológicos que configuran la distribución de las especies y ayudar a elaborar medidas de gestión de los recursos naturales (Hunsaker *et al.*, 1993). La conservación de las especies dependerá de entender los procesos ecológicos (individuos, especies, ecosistemas) que determinan la presencia, ausencia o

abundancia de una especie, y con esta información, podemos aproximarnos a su distribución potencial la cual a su vez depende de factores abióticos (como la latitud, el clima, etc.), bióticos (como competencia, alimento, etc.) e históricos (como colonización, eventos de extinción, etc.) (Begon *et al.*, 2006; Vitt & Caldwell, 2013).

La modelación de las distribuciones establece relaciones estadísticas entre la ocurrencia de las especies y un conjunto de variables, relacionadas con factores ecogeográficos (ambientales, espaciales, de influencia humana) con el objetivo de definir las zonas más propicias a la presencia de cada especie, considerándose una herramienta muy importante en biogeografía, evolución, ecología, zoología y conservación (Peterson *et al.*, 2011). En las dos últimas décadas, los modelos biogeográficos se han beneficiado de los avances tecnológicos y el desarrollo de nuevos métodos de análisis (p. ej., Función de Favorabilidad) y programas informáticos (p. ej., Quantum Gis), así como de la disponibilidad de datos biológicos a través de portales de biodiversidad (p. ej., Global Biodiversity Information Facility) y de datos ambientales con mejores predicciones de escenarios futuros de acuerdo con el cambio global (como WorldClim), que hacen posible el perfeccionamiento del modelado de la distribución de las especies (Richardson & Whittaker, 2010). Además estos avances permiten ampliar el usos de dichos modelos, al mismo tiempo de explicar la distribución de las especies (Barbosa *et al.*, 2003), también pueden ser usados para predecir los efectos del cambio global (modificaciones humanas o cambio climático) sobre la distribución de los organismos (Levinsky *et al.*, 2007), identificar áreas para la reintroducción de una especie (Real *et al.*, 2009), establecer las relaciones geográficas y espaciales entre las especies (competencia, predación, parásitos, etc.) (Real *et al.*, 2009), expansión de especies exóticas (Muñoz & Real, 2006), en la selección de áreas importantes para la conservación (Araújo *et al.*, 2002), entre otros.

Método estadístico

La regresión logística es una herramienta estadística que relaciona una variable dependiente binaria a un conjunto de variables independientes discretas o continuas (Hosmer & Lemeshow, 1989). Ha demostrado ser una poderosa herramienta que produce modelos robustos, y se utiliza ampliamente en la modelización predictiva de la distribución de las especies a partir de la presencia y ausencia de datos (por ejemplo, Romero & Real, 1996; Bustamante, 1997; Franco *et al.*, 2000; Madsen & Prang, 2001; Seoane & Bustamante, 2001). Las ecuaciones de regresión logística calculan los valores de probabilidad basadas en los valores de las variables de predicción así como, en la proporción relativa de presencias y ausencias en el conjunto de datos (Hosmer & Lemeshow, 1989; Rojas *et al.*, 2001).

La función logística (Hosmer & Lemeshow, 1989) es simétrica por definición, y su punto de inflexión corresponde a un valor de probabilidad (P) de 0,5. Este valor se usa comúnmente como un umbral predeterminado por encima del cual se asume que el modelo predice la presencia de especies. Sin embargo, cuando las proporciones de presencias y ausencias no son iguales dentro de la muestra, la salida de la regresión logística dentro del dominio de la función no es simétrica, sino que se desvía hacia el extremo que tiene un mayor número de casos (Rojas *et al.* 2001). En estas situaciones, 0,5 es de hecho el umbral de probabilidad por encima del cual es más probable la presencia que la ausencia dentro de la muestra estudiada, (Real *et al.*, 2006). En consecuencia, si las presencias y ausencias no se distribuyen de manera uniforme en el territorio estudiado, que es la situación más común, los valores de probabilidad producidas por la función logística no pueden ser considerados para reflejar favorabilidad ambiental real (Real *et al.*, 2006). Sin embargo la Función de Favorabilidad propuesta por Real *et al.* (2006) coloca los niveles de todas las especies

en el mismo umbral de favorabilidad, independientemente de su proporción de presencias, y esto permite la comparación directa de la distribución de las diferentes especies. Los valores de F no reflejan probabilidad de presencia, sino que son valores de favorabilidad del medio ambiente, es decir, que la Función de Favorabilidad establece cómo varía la probabilidad local de ocurrencia respecto a la probabilidad general esperada por la prevalencia de la especie (Acevedo & Real, 2012), que sería el número de presencias dividido entre el número total de casos (Laplace, 1825). Por otra parte, un territorio no es normalmente favorable o desfavorable para una especie de forma absoluta, sino que presentará un cierto grado de favorabilidad, lo que en el mundo matemático de los conjuntos borrosos se expresa como un cierto grado de pertenencia de ese territorio al conjunto difuso de áreas favorables para la especie (Zadeh, 1965), pudiéndose aplicar los conceptos y operaciones de la lógica difusa a la modelación de la distribución de las especies (Estrada, 2008; Real *et al.*, 2010). Esto permite transferir los modelos a otras áreas geográficas (Barbosa *et al.*, 2009), a escenarios de cambio climático (Real *et al.*, 2010) o analizar cambios en el uso del suelo (Acevedo *et al.*, 2011) y la comparación directa entre distribuciones de diferentes especies (Real *et al.*, 2006; Acevedo *et al.*, 2010). Se ha observado que el modelo de favorabilidad es más eficaz para aumentar la resolución espacial con respecto a otros métodos, por ejemplo con MaxEnt que se basa en probabilidad (Olivero *et al.*, 2016)

Los valores de favorabilidad son obtenidos directamente de los valores de probabilidad de la regresión logística usando la siguiente fórmula:

$$F = \frac{\frac{P}{(1-P)}}{\frac{n_1}{n_0} + \frac{P}{(1-P)}} = \frac{e^y}{\frac{n_1}{n_0} + e^y}$$

donde:

n_1 = N° de presencias

n_0 = N° de ausencias

P = Probabilidad de ocurrencia obtenida de la regresión logística múltiple según la ecuación:

$$P = \frac{e^y}{1 + e^y}$$

donde y es la ecuación de la regresión logística (Tabachnick & Fidell1, 1996),

$$y = \alpha + \beta_1x_1 + \beta_2x_2 + \dots + \beta_nx_n$$

donde:

α = constante

β = coeficiente de n variables predictoras x_1, x_2, \dots, x_n

El número de ausencias son aquellas celdas en donde no se registra presencia, de esta manera, cuando el número de presencias es igual al número de ausencias, entonces $F = P$; si el número de presencias es menor que la de las ausencias, $F > P$; y si, por el contrario, hay más presencias que ausencias, $F < P$. El umbral ambiental $F = 0,5$ corresponde a la prevalencia de la especie como promedio durante toda la muestra, es decir, la igualdad de favorabilidad en todas partes. Este procedimiento es equivalente a asignar el valor $F = 0,5$ a las condiciones ambientales con la que P es igual a la proporción de presencias en la muestra de estudio. De esta manera, el valor de salida de 0,5 siempre se corresponderá con el mismo umbral ambiental, cualquiera que sea la proporción de presencias en la muestra (Real *et al.*, 2006).

Un elevado valor de favorabilidad ambiental no garantiza la presencia de la especie, esta podría estar ausente debido a una limitada capacidad de dispersión, la

presencia de barreras geográficas, interacciones bióticas con otras especies e interacciones antropogénicas, o acontecimientos históricos que dio lugar a una tendencia espacial (Levinsky *et al.*, 2007), aún en un territorio altamente favorable.

Estado del conocimiento y conservación de los Reptiles

La historia del conocimiento en la distribución de la fauna de reptiles es muy reciente en Uruguay. El primer trabajo que aporta una información geográfica basada en registros nacionales fue el de Achaval (1997), seguido por Achaval & Olmos (1997), donde se presentan mapas que fueron construidos considerando como unidad de representación geográfica los 19 departamentos. Achaval (2001) realizó una actualización de los mapas de distribución de los reptiles. Un tiempo después, Carreira *et al.* (2005) resumió todo el conocimiento de los reptiles de Uruguay incluyendo mapas con todas las localidades registradas para cada especie hasta esa fecha. Posteriormente Bernils *et al.* (2007), mencionan algunos aspectos de la distribución de los reptiles en Brasil, Argentina y Uruguay. Brazeiro *et al.* (2008) consideraron de manera global, aspectos de distribución, con estimaciones de distribución potencial para la biodiversidad de grupos de vertebrados terrestres de Uruguay, donde dedica un apartado a los reptiles. Carreira *et al.*, (2012) presentan la diversidad de reptiles en Uruguay, a través del estado de conocimiento científico y derivando las distribuciones geográficas a partir de registros georreferenciados, donde se obtuvieron vacíos de información en la distribución. Carreira & Maneyro (2013), presentan una guía general de los reptiles de Uruguay, donde se encuentran mapas para todas las especies, que fueron construidos en base a ejemplares depositados en las colecciones, artículos publicados y una proyección de distribución esperada en base al criterio del experto. En el 2013, el Sistema Nacional

de Áreas Protegidas (SNAP) publica la lista de especies de reptiles prioritarias para la conservación (Carreira & Estrades, 2013). Finalmente Carreira & Maneyro (2015) publican la Lista Roja de Anfibios y Reptiles del Uruguay, con información sobre el estado de conservación de las especies bajo la categorización de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) a nivel global y nacional, haciendo mención a la distribución geográfica de las especies de reptiles.

Existen evidencias de que los reptiles podrían situarse entre los taxones con mayores problemas de conservación (Böhm *et al.*, 2013; Reading *et al.*, 2010), y se ha constatado que existe una asociación con el declive en las poblaciones de anfibios (Gibbons *et al.*, 2000; Winne *et al.* 2007). Si bien la desaparición de especies puede seguir un patrón de causas naturales, al igual que los anfibios, los reptiles debido a la particularidad de ser ectotermos pueden ser utilizados como indicadores de la calidad ambiental, por verse afectados de forma significativa por el cambio global dirigido por la actividad humana (Böhm *et al.*, 2013). Por ejemplo, modificaciones en el uso del suelo el cual que ocasionan pérdida y fragmentación del hábitat, afectan a los reptiles que son muy vulnerables a los cambios en el microhábitat y por la poca capacidad que tienen algunos para desplazarse. El cambio climático también puede tener efectos adversos porque los reptiles al ser ectotermos, tienen restricciones fisiológicas para regular la temperatura corporal (Reading *et al.*, 2010, Todd *et al.*, 2010).

Además de la importancia de conservar la biodiversidad de nuestra fauna, la conservación de los reptiles es imprescindible para mantener las redes tróficas ya que cumplen un rol fundamental como depredadores primarios y secundarios, pues se alimentan de otros consumidores y, a la vez, son el alimento para otros organismos (Vitt & Caldwell, 2013). En el caso de los saurios, por ser principalmente insectívoros,

mantienen controladas las poblaciones de especies de artrópodos que pueden transformarse en plagas (Carreira *et al.*, 2005).

Según el Sistema Nacional de Áreas Protegidas hay 24 especies de reptiles prioritarias para la conservación (Carreira & Estrades, 2013), de las cuales siete son saurios (Tabla 1). Una de ellas es una especie endémica de la localidad de Cabo Polonio que se considera extinta *Contomastix charrua* (Cabrera & Carreira, 2009), y por lo tanto, no fue incluida en este estudio. Otra especie es *Liolaemus gardeli*, que fue descrita recientemente y por tanto tampoco fue incluida en este estudio, está presenta interés de conservación ya que es una especie microendémica del Departamento de Tacuarembó (Verrastro *et al.*, 2017).

Tabla 1. Lista de especies amenazadas de saurios en Uruguay. Para cada especie se indica: categoría de amenaza nacional (UICN N) y global (UICN G), según criterios de la UICN (EN= en peligro, VU=vulnerable, NT=casi amenazada, LC =preocupación menor, DD=datos insuficientes, EX= extinto).

Familia	Especie	Nombre común	UICN N	UICN G
Leiosauridae	<i>Anisolepis undulatus</i>	Lagartija de los árboles	DD (Carreira & Maneyro, 2015)	VU (Di Bernardo & Martins, 2000)
Phyllodactylidae	<i>Homonota uruguayensis</i>	Geko de las piedras	VU (Carreira & Maneyro, 2015)	LC (Carreira & Maneyro, 2013)
Liolaemidae	<i>Liolaemus occipitalis</i>	Lagartija de la arena	EN (Carreira & Maneyro, 2015)	VU (Di Bernardo <i>et al.</i> , 2000)
	<i>Liolaemus wiegmanni</i>	Lagartija de la arena de Wiegmann	VU (Carreira & Maneyro, 2015)	LC (Kacolis <i>et al.</i> , 2016)
Tropiduridae	<i>Stenocercus azureus</i>	Lagartija manchada	NT (Carreira & Maneyro, 2015)	LC (Carreira & Maneyro, 2013)
	<i>Tropidurus catalanensis</i>	Camaleón de cola espinosa	NT (Carreira & Maneyro, 2015)	LC (Embert, 2010)
Teiidae	<i>Contomastix charrua</i>	Lagartija de Cabo Polonio	EX (Carreira & Maneyro, 2015)	EX (Carreira, 2016)

A continuación se realiza una breve reseña de cada una de las seis especies de saurios analizadas en esta tesis:

Anisolepis undulatus (Wiegmann, 1834; Fig. 1): es una especie arborícola con actividad diurna, mide entre 630 y 880 mm de longitud sin contar su larga cola prensil que supera tres veces la longitud del cuerpo. Su cabeza es alargada y ahusada, sus extremidades son delegadas con dedos prolongados y se le presume una alimentación basada en artrópodos (Carreira & Maneyro, 2013). Se encuentra en el sur de Brasil, hay un solo registro histórico (Cei, 1993) en el centro y este de Argentina, y posiblemente se encuentra en todo el territorio Uruguayo (Carreira & Maneyro, 2013). Es considerada una especie insuficientemente conocida (DD) en la Listas Rojas Nacionales (Carreira & Maneyro, 2015).



Figura 1. *Anisolepis undulatus*

Homonota uruguayensis (Vaz-Ferreira & Sierra de Soriano, 1961; Fig. 2): es una especie terrestre asociada a afloramientos rocosos de basalto en zonas de serranías (Vaz-Ferreira & Sierra de Soriano, 1973). Tiene actividad diurna, crepuscular y nocturna. Los adultos miden entre 40 y 50 mm de longitud cabeza-cloaca, el cuerpo es

delgado y deprimido dorso-ventralmente, la pupila es vertical, y presentan autotomía caudal como estrategia de defensa y consume principalmente artrópodos (Carreira & Maneyro, 2013). Se encuentra en Rio Grande do Sul en Brasil y en el centro y norte de Uruguay (Lema, 1994; Carreira & Maneyro, 2013). Es considerada una especie vulnerable (VU) en las Listas Rojas Nacionales (Carreira & Maneyro, 2015).



Figura 2. *Homonota uruguayensis*

Liolaemus occipitalis (Boulenger, 1885; Fig. 3): es una especie terrestre que habita exclusivamente dunas en zonas costeras, tiene actividad diurna. Los adultos miden entre 50 y 70 mm de longitud cabeza-cloaca, su cuerpo es ancho y algo aplanado dorso ventralmente, es un depredador generalista y oportunista de artrópodos (Carreira & Maneyro, 2013). Como mecanismo de escape se entierran superficialmente bajo la arena blanda, utilizando la cabeza y las patas delanteras que mueven de forma alternada excavando rápidamente, y frente a una amenaza realizan autotomía caudal (Carreira & Maneyro, 2013). Su distribución se extiende desde el sur de Brasil a la franja costera de Uruguay hasta el este del Arroyo Valizas (Verrastro *et al.*, 2006; Carreira & Maneyro,

2013). Es considerada una especie en peligro (EN) en las Listas Rojas Nacionales (Carreira & Maneyro, 2015).



Figura 3. *Liolaemus occipitalis*

Liolaemus wiegmanni (Duméril & Bibron, 1837; Fig. 4): especie terrestre de actividad diurna, exclusivamente de la franja costera, habita zonas abiertas sobre dunas de reducido tamaño y suelos arenosos (Etheridge, 2000), también pueden hallarse en bañados, Los adultos no superan los 60 mm de longitud cabeza-cloaca, el cuerpo es grueso algo aplanado dorso ventralmente (Carreira & Maneyro, 2013). Se alimenta de artrópodos principalmente de arácnidos y coleópteros. Como despliegue defensivo puede erguirse sobre los miembros y abrir la boca, y además como mecanismo de escape se entierran superficialmente bajo la arena (Carreira & Maneyro, 2013). Se distribuye en la franja costera de Uruguay desde el oeste de Arroyo Valizas hasta la pampa argentina (Carreira & Maneyro, 2013). Es considerada una especie vulnerable (VU) en las Listas Rojas Nacionales (Carreira & Maneyro, 2015).



Figura 4. *Liolaemus wiegmannii*

Stenocercus azureus (Müller, 1880; Fig. 5): es una especie terrestre que habita principalmente serranías con pedregales y vegetación baja, es de actividad diurna. Los adultos miden entre 59 y 83 mm de longitud cabeza-cloaca, el cuerpo es robusto, de aspecto espinoso y algo deprimido dorso ventralmente y la cabeza es pequeña con hocico romo, su dieta posiblemente esté basada en artrópodos (Carreira & Maneyro, 2013). Se encuentra al sur de Brasil y posiblemente en todo el territorio uruguayo aunque es poco frecuente, hay registros en Argentina pero requieren confirmación (Carreira & Maneyro, 2013). Es considerada una especie casi amenazada (NT) en las Listas Rojas Nacionales (Carreira & Maneyro, 2015).



Figura 5. *Stenocercus azureus*

Tropidurus catalanensis (Gudynas & Skuk, 1983; Fig. 6): especie terrestre y de hábitos diurnos que se observa en afloramientos basálticos sobre cuerpos de agua, y se refugia en grietas entre bloques de roca. Los adultos alcanzan 115 mm de longitud cabeza-cloaca, el cuerpo es robusto, algo deprimido dorso ventralmente y de aspecto espinoso, la cabeza es relativamente grande, robusta y ancha (Carreira & Maneyro, 2013). Es una especie oportunista y generalista, con una dieta compuesta principalmente por artrópodos, pero se ha reportado que son omnívoros, observándose vegetales en contenidos estomacales. Habita en Argentina, Brasil, Paraguay y al norte de Uruguay (Carreira & Maneyro, 2013). Es considerada una especie casi amenazada (NT) en las Listas Rojas Nacionales (Carreira & Maneyro, 2015).



Figura 6. *Tropidurus catalanensis*

Presentación de la tesis

La presente tesis de maestría titulada “**Modelos biogeográficos de distribución para especies de Saurios (Squamata: Sauria) amenazadas en Uruguay**” tiene como objetivo general aportar información para la conservación de las especies de saurios amenazadas en Uruguay, identificando su distribución geográfica a nivel nacional y regional, evaluando los posibles efectos del cambio climático, determinando áreas importantes para la conservación de estas especies y analizando si son congruentes con el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP), así como estudiar las interacciones bióticas a nivel geográfico espacial entre las especies analizadas.

La presente tesis de maestría se encuentra estructurada en 2 capítulos.

El **Capítulo 1** se titula “**Distribución actual de especies de Saurios (Squamata: Sauria) amenazadas en Uruguay**”, donde se modeló la distribución biogeográfica de especies de Saurios en Uruguay tanto predictivos como explicativos desvelando cuáles son los factores importantes que definen dicha distribución, además de complementar con información obtenida de modelos predictivos del Bioma Pampa ya que estas especies de Saurios trascienden los límites de Uruguay. También se realizó un análisis para identificar la presencia de interacciones bióticas a nivel geográfico espacial entre las especies estudiadas con distribuciones y hábitats similares, proporcionando información ecológica para su conservación. Por último, se realizaron análisis de desfasaje para descubrir áreas prioritarias para la conservación en la actualidad comparándolos con el SNAP y generar información útil para futuras medidas de conservación de estas especies.

En el **Capítulo 2** que se titula “**Distribución de especies de Saurios (Squamata: Sauria) amenazadas en Uruguay y pronósticos según escenarios futuros de cambio climático**”, donde se realizaron modelos predictivos actuales en

base exclusivamente a variables climáticas y a la variable altitud, que luego fueron transferidos a escenarios futuros de cambio climático para poder evaluar cuáles son los posibles cambios que pueden sufrir a nivel de distribución estas especies de saurios. Además se realizó un estudio para identificar interacciones bióticas espaciales, analizando si existen cambios en la predicción de escenarios futuros. Finalmente se analizó el desfasaje posible en la conservación (Análisis de desfasaje), para descubrir si el SNAP actual será eficiente en el futuro.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acevedo, P. & Real, R. (2012). Favourability: concept, distinctive characteristics and potential usefulness. *Naturwissenschaften*, 99: 515-522.
- Acevedo, P., Farfán, M.A., Márquez, A.L., Delibes-Mateos, M., Real, R. & Vargas, J.M. (2011). Past, present and future of wild ungulates in relation to changes in land use. *Landscape Ecology*, 26: 19-31.
- Acevedo, P., Ruiz-Fons, F., Estrada, R., Márquez, A. L., Miranda, M. A., Gortázar, C. & Lucientes, J. (2010). A broad assessment of factors determining *Culicoides imicola* abundance: modelling the present and forecasting its future in climate change scenarios. *PLoS One*, 5(12), e14236.
- Achaval Elena, F. (1997). Actualización sistemática y sinonímica de los reptiles del Uruguay con comentarios y distribución. MSc. Thesis. PEDECIBA. Montevideo. 693 pp.
- Achaval Elena, F. (2001). Actualización sistemática y mapas de distribución de los reptiles del Uruguay. *Smithsonian Herpetological Information Service* 129:1-37.
- Achaval Elena, F. & Olmos, A. (1997). *Anfibios y Reptiles del Uruguay*. Barreiro y Ramos, Montevideo. 128 pp.
- Araújo, M.B., Williams, P.H. & Turner, A. (2002). A sequential approach to minimize threats within selected conservation areas. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1011-1024.
- Barbosa, A.M., Real, R., Olivero, J. & Vargas, J.M. (2003). Otter (*Lutra lutra*) distribution modeling at two resolution scales suited to conservation planning in the Iberian Peninsula. *Biological Conservation*, 114: 377-387.
- Barbosa, A.M., Real, R. & Vargas, J.M. (2009). Transferability of environmental favourability models in geographic space: the case of the Iberian

- desman (*Galemys pyrenaicus*) in Portugal and Spain. *Ecological Modelling*, 220: 747-754.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2006). *Ecology: From individuals to Ecosystems*. 4 ed. Willey-Blackwell. UK
- Bérnils, R.S., Giraud, A.R., Carreira, S. & Cechin, S.Z. (2007). Répteis das porções subtropical e temperada da região Neotropical. *Ciência & Ambiente*, Universidade Federal de Santa Maria UFSM, 35: 101-136.
- Brazeiro, A., Achkar, M., Canavero, A., Fagúndez, C., González, E., Grela, I., Lezama, F., Maneyro, R., Barthesagy, L., Camargo, A., Carreira, S., Costa, B., Núñez, D., da Rosa, I. & Toranza, C. (2008). Prioridades Geográficas para la Conservación de la Biodiversidad Terrestre de Uruguay. Resumen Ejecutivo. Proyecto PDT 32-26. 48 pp.
- Böhm, M., Collen, B., Baillie, J.E., Bowles, P., Chanson, J., Cox, N., ... & Rhodin, A.G. (2013). The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation*, 157, 372-385.
- Bustamante, J. (1997). Predictive models for lesser kestrel *Falco naumanni* distribution, abundance and extinction in southern Spain. *Biological Conservation*, 80:153–160.
- Cabrera, M.R. & Carreira, S. (2009). A new, but probably extinct, species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from Uruguay. *Herpetological Journal*, 19 (2): 97-105.
- Carreira, S. 2016. *Contomastix charrua*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016:e.T63488699A63488710. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T63488699A63488710.en>

- Carreira, S. & Estrades, A. (2013). Reptiles. Pp. 129-147. En: Soutullo, A., Clavijo, C. & Martínez-Lanfranco, J.A. (eds.). *Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares*. SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/ MEC, Montevideo.
- Carreira, S. & Maneyro, R. (2013). *Guía de reptiles del Uruguay*. Ediciones de la Fuga. Montevideo. 285 pp.
- Carreira, S. & Maneyro, R. (2015). *Lista Roja de los Anfibios y Reptiles del Uruguay*. DINAMA. Montevideo. 64 pp.
- Carreira, S., Meneghel, M. & Achaval, F. (2005). *Reptiles de Uruguay*. D.I.R.A.C. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo. 639 pp.
- Carreira, S., Brazeiro, A., Camargo, A., da Rosa, I., Canavero, A., & Maneyro, M. (2012). Diversity of reptiles of Uruguay: knowledge and information gaps. *Boletín de la Sociedad Zoológica de Uruguay*, 21(1-2), 9-29.
- Cei, J. M. (1993). *Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina: Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas* (Vol. 14). Museo Reg. Scienze Nat. Torino. 527pp.
- Cox, C.B. & Moore, P.D. (2005). *Biogeography: an ecological and evolutionary approach, 7th edn*. Blackwell Science Ltd, Oxford, UK. 498 pp.
- Di Bernardo, M. & Martins, M.B. 2000. *Anisolepis undulatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2000: e.T39907A10281977. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2000.RLTS.T39907A10281977.en>
- Di Bernardo, M., Martins, M.B. & Oliveira, R.B. 2000. *Liolaemus occipitalis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2000: e.T39908A10282088. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2000.RLTS.T39908A10282088.en>

- Embert, D. (2010). *Tropidurus torquatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T178619A7582327.en
- Estrada, A. (2008). Evaluación de las redes de espacios naturales protegidos en Andalucía mediante el uso de modelos espaciales de distribución de vertebrados. *Ecosistemas*, 17 (3): 149-154.
- Etheridge, R. (2000). A review of lizards of the *Liolaemus wiegmanni* grup (Squamata, Iguania, Tropiduridae), and a history of morphological change in the sand – dwelling species. *Herpetological Monographs*, 14: 293-352.
- Franco, A. M.A., Brito, J.C. & Almeida, J. (2000). Modelling habitat selection of common cranes *Grus grus* wintering in Portugal using multiple logistic regression. *Ibis*, 142:351–358.
- Gibbons, J., Scott, D., Ryan, T., Buhlmann, K., Tuberville, T., Greene, J., Mills, T., Leiden, Y., Poppy, S., Metts, B., Winne, C. & Metts, B. (2000). The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians Reptile species are declining on a global scale. Six significant threats to reptile populations are habitat loss and degradation, introduced invasive species, environmental pollution, disease, unsustainable use, and global climate change. *BioScience*, 50(8): 653-666.
- Hosmer, D.W. & Lemeshow, S. (1989). *Applied logistic regression*. John Wiley and Sons, Inc., New York. 147pp.
- Hunsaker, C.T., Nisbet, R.A., Lam, D.C., Browder, J.A., Baker, W.L., Turner, M.G. & Botkin, D.B. (1993). Spatial models of ecological processes: the role of GIS. En: Goodchild, M.F., Parks, B.O., Steyaert, L.T. (eds.). *Environmental modelling with GIS*. Oxford University Press. Nueva York, USA: 248-264.
- Kacoliris, F., Abdala, S., Avila, L., Williams, J. & Carreira, S. 2016. *Liolaemus wiegmanni*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016:

e.T56156054A56156216.

[http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-](http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T56156054A56156216.en)

1.RLTS.T56156054A56156216.en

Ladle, R.J. & Whittaker, R.J. (2011). *Conservation biogeography*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK. 320pp.

Laplace, P.S. (1825). *Essai philosophique sur les probabilités*. Bachelier, Paris.

Lema, T. (1994). Lista comentada dos répteis ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil.

Comunicações do Museu Ciências PUCRS, 7: 41-150.

Levinsky, I.; Skov, F.; Svenning, J. C. & Rahbek, C. (2007). Potential impacts of climate change on the distributions and diversity patterns of European mammals. *Biodiversity and Conservation*, 16: 3803-3816.

Lomolino, M.V., Riddle, B.R. & Brown, J.H. (2006). *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. U.S.A. 752 pp.

Madsen, A.B. & Prang, A. (2001). Habitat factors and the presence or absence of otters *Lutra lutra* in Denmark. *Acta Theriologica*, 46:171–179.

Margules, C.R. & Pressey, R.L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature*, 405: 243-253.

Muñoz, A.R. & Real, R. (2006). Assessing the potential range expansion of the exotic monk parakeet in Spain. *Diversity and Distributions*, 12: 656-665.

Olivero, J., Fa, J. E., Farfán, M. A., Márquez, A. L., Vargas, J. M., Real, R. & Nasi, R. (2016). Protected African rainforest mammals and climate change. *African Journal of Ecology*, 54(3): 392-397.

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, Princeton.

- Ramírez, J.M. & Vargas, J.M. (1992). Contribución de la Biogeografía a la gestión del medio ambiente y a la conservación de las especies. En: Vargas, J.M., Real, R., Antúnez, A. (Eds.). *Objetivos y métodos biogeográficos. Aplicaciones en Herpetología. Monografías de Herpetología*, 2: 95-106.
- Reading, C.J., Luiselli, L.M., Akani, G.C., Bonnet, X., Amori, G., Ballouard, J.M., Filippi, E., Naulleau, G., Pearson, D. & Rugiero, L. (2010). Are snake populations in widespread decline? *Biology Letters*, 6(6): 777-780.
- Real, R., Barbosa, A.M. & Vargas, J.M. (2006). Obtaining environmental favourability functions from logistic regression. *Environmental of Ecological Statistics*, 13: 237–245.
- Real, R., Márquez, A.L., Olivero, J. & Estrada, A. (2010) Are species distribution models in climate warming scenarios useful for informing emission policy planning? An uncertainty assessment using fuzzy logic. *Ecography*, 33:304314.
- Real, R., Barbosa, A.M., Rodríguez, A., García, F.J., Vargas, J.M., Palomo, L.J. & Delibes, M. (2009). Conservation biogeography of ecologically interacting species: the case of the Iberian lynx and the European rabbit. *Diversity and Distributions*, 15: 390-400.
- Richardson, D.M. & Whittaker, R.J. (2010). Conservation biogeography? foundations, concepts and challenges. *Diversity and Distributions*, 16: 313-320.
- Rojas, A.B., Cotilla, I., Real, R. & Palomo, L.J. (2001). Determinación de las áreas probables de distribución de los mamíferos terrestres en la provincia de Málaga a partir de las presencias conocidas. *Galemys*, 13(NE):217–229.
- Romero, J. & Real, R. (1996). Macroenvironmental factors as ultimate determinants of the distribution of common toad and natterjack toad in the south of Spain. *Ecography*, 19:305–312.

- Seoane, J. & Bustamante, J. (2001). Modelos predictivos de la distribución de especies: una revisión de sus limitaciones. *Ecología*, 15:9–21.
- Tabachnick, B.G. & Fidell, L.S. (1996). Using multivariate analysis, 3rd edn. HarperCollins College Publishers, Northridge, California.
- Todd, B.D., Willson, J.D. & Gibbon, J.W. (2010). The global status of reptiles and causes of their decline. *Ecotoxicology of amphibians and reptiles*, 47-67.
- Vaz-Ferreira, R. & Sierra de Soriano, B. (1973). Notas ecológicas sobre *Homonota uruguayensis*. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 2, 53-63.
- Verrastro, L., R. Maneyro, C.M. Silva & I. Farias. (2017). A new species of lizard *Liolaemus* of in the *L. wiegmannii* group from the Uruguayan Savanna (Iguania, Liolaemidae). *Zootaxa*, 4294: 443–461
- Verrastro, L. Schosseler & M. & Silva C.M. (2006). *Liolaemus occipitalis*. *Herpetological Review*, 37:495.
- Vitt, L.J., & Caldwell, J.P. (2013). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Fourth Edition. Academic Press.
- Whittaker, R.J., Araújo, M.B., Jepson, P., Ladle, R.J., Watson, J.E. M. & Willis, K.J. (2005). Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11: 3-23.
- Winne, C.T., Willson, J.D., Todd, B.D., Andrews, K.M. & Gibbons, J.W. (2007). Enigmatic decline of a protected population of eastern kingsnakes, *Lampropeltis getula*, in South Carolina. *Copeia*, 2007(3), 507-519.
- Zadeh, L. A. (1965). Fuzzy sets. *Information and control*, 8(3): 338-353.

CAPITULO 1: “Distribución actual de especies de Saurios (Squamata: Sauria) amenazadas en Uruguay”

INTRODUCCIÓN

Conocer la distribución geográfica con precisión de una especie es esencial para su conservación y manejo (Margules & Pressey, 2000). La modelación de distribuciones establece relaciones estadísticas entre la ocurrencia de las especies y un conjunto de variables ambientales, con el objetivo de definir las zonas más propicias a la presencia de cada especie, considerándose una herramienta muy importante en biogeografía, evolución, ecología y conservación (Peterson *et al.*, 2011).

Entre los algoritmos desarrollados para modelar se encuentra la Función de Favorabilidad (Acevedo & Real, 2012), que establece cómo varía la probabilidad local de ocurrencia respecto a la probabilidad general esperada por la prevalencia de la especie (Laplace, 1825). Los valores de Favorabilidad no expresan probabilidad de presencia, sino que son valores de Favorabilidad del medio ambiente (Real *et al.*, 2006a). La modelación espacial pretende obtener un modelo de distribución potencial a partir de la distribución conocida de la especie, pero un territorio no es totalmente favorable o desfavorable para una especie de forma absoluta. Una zona o territorio presentará un cierto grado de favorabilidad, expresándose como un cierto grado de pertenencia de la zona al conjunto difuso de áreas favorables para la especie, de esta manera se puede aplicar las operaciones de la lógica difusa a la modelación de la distribución de las especies, que permite realizar comparaciones entre la distribución de diferentes especies, por ejemplo en un estudio de interacción biótica (Estrada, 2008).

Los patrones de distribución de las especies raramente son uniformes y continuos en el espacio y tiempo; por tanto, identificar los factores que influyen en esa variación es fundamental en ecología (Nix & Gillison, 1985). Una amplia gama de factores influyen en la distribución de la fauna y muchos de estos operan a diferentes escalas espaciales y temporales, incluyendo factores abióticos, procesos biológicos,

interacciones bióticas, y procesos históricos. Los modelos espaciales a gran escala pueden resultar útiles para complementar los estudios a escala más local que tienen mayores implicancias ecológicas (Vaughn & Taylor, 2000).

Además de explicar la distribución de las especies (Barbosa *et al.*, 2003), los modelos biogeográficos pueden predecir los efectos del cambio global sobre la distribución de los organismos (ej.: por el cambio climático) (Levinsky *et al.*, 2007), seleccionar áreas importantes para la conservación (Araújo *et al.*, 2002), y también identificar áreas favorables para la reintroducción de una especie (Real *et al.*, 2009) o para predecir la expansión de especies exóticas (Muñoz & Real, 2006). Estos modelos también se han utilizado para evaluar las relaciones biogeográficas entre taxa diferentes (Acevedo *et al.*, 2007a), como pueden ser los depredadores y sus presas (Real *et al.*, 2009) o los hospederos y sus parásitos (Alzaga *et al.*, 2009), también entre competidores potenciales (Anderson *et al.*, 2002, Acevedo *et al.*, 2007b, Acevedo & Cassinello, 2009). En estos casos, los modelos de distribución se han utilizado para mapear la idoneidad del hábitat de cada especie para comparar los determinantes ecológicos y para predecir los lugares donde se puede esperar coexistencia (Acevedo *et al.*, 2007b).

La selección de áreas importantes para la conservación se puede realizar a través del análisis Gap, esta metodología biogeográfica comenzó a aplicarse en Estados Unidos a principios de la década de los noventa del pasado siglo XX (Scott *et al.*, 1993), y desde entonces se ha convertido en una importante herramienta para analizar la idoneidad de una red de áreas protegidas en la preservación de la biodiversidad. Básicamente se trata de conocer que áreas son importantes para la conservación y compararlas con las áreas protegidas, para ver si existen desajustes en la protección actual de los espacios protegidos (Estrada *et al.*, 2007). Las áreas que se consideran importantes y quedan sin proteger son los gaps o desajustes en la conservación,

indicando la necesidad de ampliar la red de reservas del territorio (Estrada *et al.*, 2007). Esta metodología analiza distintos indicadores de Biodiversidad, como la riqueza de especies (Maiorano *et al.*, 2006), la rareza de las especies presentes en el territorio (Real *et al.*, 2006b) y el grado de amenaza o vulnerabilidad (Romo *et al.*, 2007), el riesgo de pérdida de hábitat (Sierra *et al.*, 2002), la representatividad de los ecosistemas (Sierra *et al.*, 2002), los procesos que mantienen la biodiversidad (Rouget *et al.*, 2003), el área mínima para mantener poblaciones viables, o las zonas de dispersión (Allen *et al.*, 2001). También se puede utilizar como indicador de riqueza un índice basado en la acumulación de los valores de favorabilidad de cada especie en cada localidad (Estrada, 2008). Los modelos de favorabilidad permiten distinguir entre localidades cuyas condiciones ambientales favorecen la presencia de la especie y localidades donde las condiciones son perjudiciales para la especie, independientemente del efecto de la prevalencia de la especie (Real *et al.*, 2006b; Acevedo & Real, 2012). La riqueza obtenida por lógica difusa no refleja necesariamente las zonas donde se concentran más especies, sino aquellas zonas que son favorables para más especies (Olivero *et al.*, 2016).

En Uruguay se han realizado descripciones de la distribución de los reptiles a través de observaciones (ej.: Carreira *et al.*, 2005; Brazeiro *et al.*, 2008; Carreira & Maneyro, 2013) pero no por estudios biogeográficos. De las 71 especies de reptiles reconocidas para Uruguay (Carreira & Maneyro, 2013), 24 son prioritarias a proteger dentro del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP), y dentro de ellas, siete son especies de saurios (Carreira & Estrades, 2013). Una de ellas es una especie endémica de la localidad de Cabo Polonio que se considera extinta, *Contomastix charrua* (Cabrera & Carreira, 2009), y por lo tanto, no será incluida en este estudio. Otra especie que tampoco será analizada en este trabajo por haber sido descrita recientemente es

Liolaemus gardeli, que si bien aún no ha sido evaluada, seguramente tiene importantes problemas de conservación por tratarse de una especie microendémica del Departamento de Tacuarembó (Verrastro *et al.*, 2017). Finalmente, las especies amenazadas de saurios consideradas en el presente estudio son: *Anisolepis undulatus*, *Homonota uruguayensis*, *Liolaemus occipitalis*, *Liolaemus wiegmannii*, *Stenocercus azureus* y *Tropidurus catalanensis* (para más información ver Tabla 1 en introducción general).

El objetivo principal de este capítulo es describir la distribución espacial de los saurios de interés para la conservación en Uruguay (*A. undulatus*, *H. uruguayensis*, *L. occipitalis*, *L. wiegmannii*, *S. azureus*, *T. catalanensis*) y analizar cuáles son los factores ambientales condicionantes, además de utilizar dichos modelos en el estudio de interacciones bióticas entre las especies y en el Análisis de desfasaje. Para ello se definieron los siguientes objetivos particulares: 1) Elaboración de los modelos predictivos de distribución y generar mapas de áreas geográficas favorables y desfavorables de las especies de saurios a escala de Bioma Pampa y a escala de Uruguay, en este último caso identificando los factores ambientales que explican dichos modelos; 2) investigar el componente geográfico de la interacción biótica entre las especies de saurios estudiadas, que tengan superposición en sus distribuciones, a través de operaciones de lógica difusa, y 3) analizar el desfasaje entre las áreas con mayor favorabilidad que son importantes para la conservación de estas especies, y las áreas protegidas definidas por el SNAP, y de acuerdo a este análisis, proporcionar conocimiento para la toma de medidas en el manejo.

Las hipótesis propuestas son:

1. Los modelos de distribución de las especies de saurios a escala de Uruguay están más acotados al micro hábitat que ocupan en comparación a los modelos a escala de Bioma Pampa.

Predicción: En los modelos de Uruguay se observara una distribución más restringida a las localidades con registros de las especies.

2. Las variables con mayor incidencia en los modelos de distribución son las climáticas, ya que se trata de especies ectotermas.

Predicción: Variables climáticas con mayor poder explicativo sobre los modelos de distribución

3. La interacción biótica entre las especies está determinada por un componente geográfico- espacial.

Predicción: Existe una relación geográfica y espacial en la interacción entre especies.

4. Las áreas protegidas definidas por el SNAP tienen un alto grado de eficiencia en la conservación de las especies de saurios estudiadas.

Predicción: Se observara un solapamiento entre las áreas de mayor favorabilidad y las áreas protegidas definidas por el SNAP

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó a nivel de todo el territorio Uruguayo (30° – 35° S y 53° – 58° W) (Fig. 1) el cual fue dividido en 177.708 celdas de 1 km² de área. Debido a que los rangos de distribución de las especies analizadas se extienden más allá de los límites de

Uruguay, los estudios también se realizaron a escala del Bioma Pampa (27° - 41°S y 66° - 50°W) (Löwenberg-Neto, 2014) el cual fue dividido en 44.847 celdas de 0,05 grados (aproximadamente 5,56 km²) (Fig. 1).

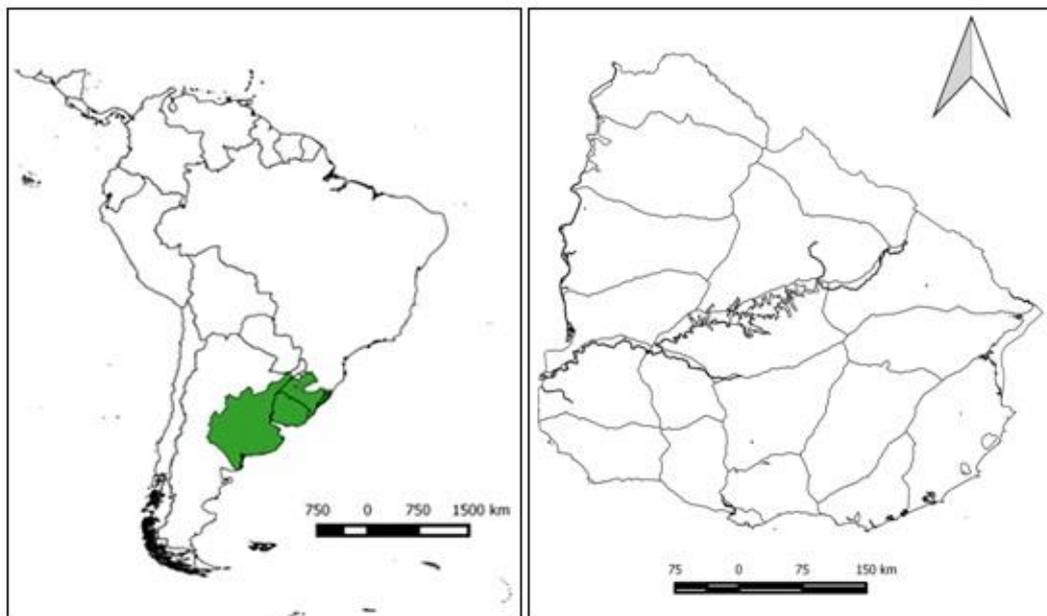


Figura 1. Ubicación geográfica del Bioma Pampa (en verde) en el contexto de América del Sur, las líneas representan los límites políticos entre los estados. Detalle de Uruguay con sus límites políticos entre departamentos.

Bases de datos: especies y variables ambientales

Se realizó una revisión exhaustiva de los datos de presencia y para las seis especies (*Anisolepis undulatus*, *Homonota uruguayensis*, *Liolaemus occipitalis*, *Liolaemus wiegmanni*, *Stenocercus azureus* y *Tropidurus catalanensis*) tanto para Uruguay obtenidos de registros en dos colecciones científicas nacionales (Colección Científica de Facultad de Ciencias, Universidad de la Republica y Museo Nacional de Historia Natural), como para el Bioma Pampa, estos fueron obtenidos de la bibliografía y bases de datos en portales de biodiversidad (p.ej., Global Biodiversity Information Facility – GBIF y colección científica de Porto Alegre, Brasil – PUCRS, ver Anexo 1).

Para los modelos de Bioma Pampa se incluyeron 35 variables (Tabla 1) ambientales que se agruparon en los factores: climático, altitud, variables de situación espacial (relacionadas con la latitud y longitud, especifica la ubicación dentro del espacio geográfico) y cobertura del suelo. Se incluyeron 62 variables ambientales en los modelos de Uruguay (Tabla 2) agrupadas en factores: topo-climático, cobertura y uso del suelo y variables de situación espacial. Se elaboró un Sistema de Información Geográfica (SIG) con una resolución 0,05° para el Bioma Pampa y con una resolución de 1x1 km para Uruguay, con la información de todas las variables bióticas y abióticas.

Tabla 1. Variables agrupadas en factores explicativos utilizadas para los modelos de distribución de las especies de saurios en Bioma Pampa.

Factor	Abreviatura	Variable
Climático (19)*	B1	Temperatura media anual
	B2	Intervalo Diurno Promedio (Media de la temperatura mensual (temp máx. Mín.))
	B3	Isoterma (BIO2 / BIO7) (* 100)
	B4	Temperatura Estacionalidad (desviación estándar * 100)
	B5	Temperatura máxima del mes más cálido
	B6	Temperatura Mínima del Mes Más Frío
	B7	Temperatura Rango anual (BIO5-BIO6)
	B8	Temperatura media del trimestre más húmedo
	B9	Temperatura media del trimestre más seco
	B10	Temperatura media del cuarto más cálido
	B11	Temperatura media del trimestre más frío
	B12	Precipitación anual
	B13	Precipitación del mes más húmedo
	B14	Precipitación del mes más seco
	B15	Precipitación Estacionalidad (Coeficiente de Variación)

	B16	Precipitación del trimestre más húmedo
	B17	Precipitación del trimestre más seco
	B18	Precipitación del trimestre más cálido
	B19	Precipitación del trimestre más frío
Altura (4)*	Alt_med	Altura media
	Alt_max	Altura máxima
	Alt_min	Altura mínima
	Alt_rango	El rango de altura para la celda
Situación espacial (9)**	Latitud	Latitud
	Latitud 2	Latitud x Latitud
	Latitud 3	Latitud x Latitud x Latitud
	Longitud	Longitud
	Longitud 2	Longitud x Longitud
	Longitud 3	Longitud x Longitud x Longitud
	Lat_Lon	Latitud x Longitud
	Lat2_Lon	Latitud x Latitud x Longitud
	Lat_Lon2	Latitud x Longitud x Longitud
Cobertura del suelo (3)***	Cov_cent	Valor centroide de cobertura del suelo
	Cov_max	Valor máximo de cobertura del suelo
	Cov_min	Valor mínimo de cobertura del suelo

*Variables obtenidas de Worldclim, www.worldclim.org

**Variables calculadas con Quantum Gis

***Variables obtenidas de www.edenextdata.com

Tabla 2. Variables agrupadas en factores explicativos utilizadas para los modelos de distribución de las especies de saurios en Uruguay

Factor	Abreviatura	Variable
	B1*	Temperatura media anual
	B2*	Intervalo Diurno Promedio (Media de la temperatura

Topo-climático (38)		mensual (temp máx. Mín.)
	B3*	Isoterma (BIO2 / BIO7) (* 100)
	B4*	Temperatura Estacionalidad (desviación estándar * 100)
	B5*	Temperatura máxima del mes más cálido
	B6*	Temperatura Mínima del Mes Más Frío
	B7*	Temperatura Rango anual (BIO5-BIO6)
	B8*	Temperatura media del trimestre más húmedo
	B9*	Temperatura media del trimestre más seco
	B10*	Temperatura media del cuarto más cálido
	B11*	Temperatura media del trimestre más frío
	B12*	Precipitación anual
	B13*	Precipitación del mes más húmedo
	B14*	Precipitación del mes más seco
	B15*	Precipitación Estacionalidad (Coeficiente de Variación)
	B16*	Precipitación del trimestre más húmedo
	B17*	Precipitación del trimestre más seco
	B18*	Precipitación del trimestre más cálido
	B19*	Precipitación del trimestre más frío
	Rad Solar*	Radiación solar global media
	ETP*	Evapotranspiración potencial
	ETR***	Evapotranspiración real
	Hum-med*	Humedad media anual
	Hum-med trim_C*	Humedad del trimestre más cálido (Enero, Febrero, Marzo)
	Hum-med trim_F*	Humedad del trimestre más frío (Julio, Agosto, Setiembre)
	Pmax_med**	Precipitaciones máximas media
	Helada**	Helada media
	BH_Verano**	Balance hídrico en Verano
	BH_Otoño**	Balance hídrico en Otoño

	BH_Invierno**	Balance hídrico en Invierno
	BH_Primavera**	Balance hídrico en Primavera
	BH_Anual**	Balance hídrico medio anual
	Altura*	Altura en metros
	Pendiente*	Pendiente en porcentaje
	Escabrosidad*	Escabrosidad, diferencia de alturas
	Orientación*	Orientación sur o norte
	Dist-Rios*	Distancia a ríos
	Dist-Costa****	Distancia a la costa
Cobertura y uso del suelo (15)	Prof_Suelo*	Profundidad del suelo
	Text_Suelo*	Textura del suelo
	Roc_Suelo*	Rocosidad del suelo
	Inun_Suelo*	Inundabilidad del suelo
	Bosques*	Porcentaje de superficie ocupada por bosque
	Humedal*	Porcentaje de superficie ocupada por humedal
	Forestación*	Porcentaje de superficie ocupada por forestación
	Agricultura*	Porcentaje de superficie ocupada para agricultura y campo artificial
	Campo_Nat*	Porcentaje de superficie ocupada por campo natural
	NDVI**	Índice de vegetación de diferencia normalizada
	Dist_Urb*	Distancia a zona urbanizada
	Dist_Rutas*	Distancia a rutas
	Dist_Cam*	Distancia a caminos
	Urban*	Porcentaje de superficie urbanizada
Camin_M*	Camino en metros	
Situación	Latitud*	Latitud
	Latitud 2*	Latitud x Latitud
	Latitud 3*	Latitud x Latitud x Latitud
	Longitud*	Longitud

espacial (9)	Longitud 2*	Longitud x Longitud
	Longitud 3*	Longitud x Longitud x Longitud
	Lat_Lon*	Latitud x Longitud
	Lat2_Lon*	Latitud x Latitud x Longitud
	Lat_Lon2*	Latitud x Longitud x Longitud

*Variables proporcionadas por el Laboratorio de Desarrollo Sustentable y Gestión Ambiental del Territorio
**Variables calculadas a partir de datos obtenidos de la Unidad de Agro-clima y Sistemas de Información (GRAS) del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA)
*** Variable calculada a partir de ETP
**** Variable calculada con Quantum Gis

Elaboración de los modelos

Para modelar la distribución de las seis especies de saurios se aplicó el modelo basado en la Función de Favorabilidad (Real *et al.*, 2006a). Para ello se utilizaron los paquetes modEvA y fuzzySim (Barbosa *et al.*, 2014; Barbosa, 2015) implementados en el programa estadístico R (versión 3.2.5). Dichos paquetes incluyen la selección de variables por la tasa de falso descubrimiento (FDR) para controlar el incremento del error tipo I (aceptar una hipótesis falsa), usando el procedimiento de Benjamini & Hochberg (1995), además de la función de favorabilidad para cada modelo y el valor de favorabilidad (F) para cada unidad geográfica (celdas), que se clasificó en tres intervalos, $F < 0,2$ corresponde a áreas desfavorables, $0,2 < F < 0,8$ áreas de favorabilidad intermedia y $F > 0,8$ áreas de mayor favorabilidad. Para la representación de las áreas favorables y desfavorables para cada especie para Uruguay y para el Bioma Pampa se empleó el programa Quantum Gis (QGIS, versión 2.8.7).

Se evaluó según Fielding & Bell (1997), la capacidad de clasificación de los modelos, mediante la tasa de clasificación correcta (CCR), la sensibilidad (la proporción de presencias correctamente clasificadas en relación al número total de presencias) y especificidad (la proporción de ausencias correctamente clasificadas en relación al

número total de ausencias), utilizando el valor de favorabilidad de $F=0,5$ como umbral de clasificación de acuerdo con el concepto de favorabilidad (Real *et al.*, 2006a). También se evaluó la capacidad de discriminación mediante el área bajo la curva (AUC) de la curva Característica Operativa del Receptor (ROC), independiente de cualquier umbral de favorabilidad (Hosmer & Lemeshow, 2000).

Para obtener modelos explicativos para Uruguay, las variables incluidas en los modelos predictivos se agruparon en factor topo-climático, cobertura y uso del suelo y espacial (Tabla 2). Se realizó un procedimiento de partición de variación, realizando una correlación de Spearman (Real *et al.*, 2013), para conocer la cantidad de variación del modelo predictivo que se explicó por el efecto puro de cada factor y por sus interacciones (Legendre, 1993). Para saber qué parte de la variación del modelo predictivo de favorabilidad global se debe a cada factor ambiental, obtuvimos una función de favorabilidad de cada factor y se calculó su correlación con la del modelo de favorabilidad global. De esta manera, obtuvimos la cantidad de variación del modelo de favorabilidad global explicado por cualquier combinación de factores explicativos. El efecto puro de cada factor fue uno menos la variación explicada por los otros factores juntos. La variación explicada por la interacción de pares de factores fue uno menos los efectos puros de los dos factores y menos la variación explicada por los otros factores juntos, y análogamente se obtuvo la variación explicada por la interacción entre los tríos de factores (Muñoz y Real, 2006).

Análisis de la interacción biótica

Se estudió el componente geográfico de la interacción biótica según Acevedo *et al.* (2012), entre las especies costeras parapátricas *Liolaemus wiegmanni* y *Liolaemus*

occipitalis, y entre las especies *Homonota uruguayensis*, *Stenocercus azureus* y *Tropidurus catalanensis* ya que se restringen al norte de Uruguay. Las áreas simultáneamente favorables, es decir la favorabilidad de intersección (FI) para más de una especie puede ser identificada por la intersección borrosa, es decir, el valor mínimo de favorabilidad de dos especies en un lugar dado (Zadeh, 1965).

Los valores de favorabilidad de intersección se dividieron en 10 intervalos (0,1 de amplitud), y se calcularon valores de favorabilidad individual a cada intervalo para cada par de especies. La forma de las curvas nos informa sobre el equilibrio de favorabilidad entre las especies estudiadas. A lo largo del gradiente definido por la FI, se puede dividir la curva en intervalos fijos, $FI < 0,2$ (áreas que al menos para una especie eran desfavorables) y $FI > 0,8$ (áreas altamente favorables simultáneamente para dos especies) (Muñoz & Real, 2006).

En el contexto de este estudio, se interpretaría que dos especies pueden cohabitar una localidad con alta favorabilidad ambiental (por ejemplo, $FI > 0,8$) simultáneamente para ambas especies. La exclusión competitiva es más probable cuando la diferencia entre los valores de favorabilidad alcanzados para cada especie en un intervalo dado de FI es alta. Principalmente, la exclusión competitiva puede ocurrir a intervalos intermedios ($0,2 < FI < 0,8$), pero también puede ocurrir en aquellas áreas previamente definidas como exclusivas ($FI < 0,2$) ya que la segregación espacial de la especie puede ser un resultado de la exclusión competitiva (De Boer & Prins, 1990; Putman, 1996). Sin embargo, la segregación espacial de las especies no siempre es el resultado de la competencia, y puede surgir, particularmente entre las especies recientemente introducidas, simplemente porque una especie aún no ha llegado a algunas localidades (Acevedo *et al.*, 2007b). Cuando una localidad ofrece una preferencia intermedia para dos especies, pero la favorabilidad ambiental es mayor para una de ellas, entonces ésta

última es probable que sea competitivamente superior (Acevedo *et al.*, 2007b). El término de interacción biótica no se limita a una relación de competencia entre las especies, sino que es el solapamiento de las áreas favorables entre ellas que puede permitir una coexistencia potencial. El hecho de que la favorabilidad de una especie sea mayor comparada con otra especie en una zona determinada, no quiere decir que haya competencia, sino que la explicación puede ser histórica o ecológica.

Análisis de desfasaje en la conservación

Se realizó un Análisis de desfasaje para determinar posibles desfasajes entre las áreas prioritarias para la conservación y la red de áreas protegidas SNAP (Anexo 3), utilizando como indicadores de riqueza un índice basado en la acumulación de los valores de favorabilidad obtenidos para cada especie en cada localidad (Estrada, 2008).

Para calcular la riqueza según la F, se calculó la Favorabilidad Acumulada (FA_j), sumando el valor de favorabilidad (F_i) de todos los taxones i en cada célula j del área de estudio, según Olivero *et al.* (2016): $FA_j = \sum F_i$

El objetivo de este análisis, fue evaluar la eficiencia potencial del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) en las especies de saurios prioritarios para la conservación. Se evaluó para un FA_j > 2,0 (debido a que es el valor de la mediana que se obtuvo para FA_j) y además se hizo el análisis de desfasaje con los valores de favorabilidad de cada especie de forma individual, solapándolo con la red de áreas protegidas (AP). De esta manera, se calculó el porcentaje de unidades geográficas (celdas) con valores de F > 0,5 que están protegidas por el SNAP, ya que las áreas con este valor se consideran de favorabilidad intermedia a alta para las especies.

RESULTADOS

En la Tabla 3 se especifica la cantidad de celdas o unidades geográficas donde existen presencias para cada especie a escala de Uruguay y a escala de Bioma Pampa, que fueron utilizadas para elaborar los modelos.

Tabla3. Numero de celdas con presencia de cada una de las especie a escala de Uruguay (celdas de 1km²) y Bioma Pampa (celdas de 5,56 km²), utilizadas en la elaboración de los modelos.

Especie	A escala de Uruguay (1km²)	A escala de Bioma Pampa (5,56km²)
<i>Anisolepis undulatus</i>	12	14
<i>Homonota uruguayensis</i>	63	58
<i>Liolaemus occipitalis</i>	4	20
<i>Liolaemus wiegmannii</i>	65	69
<i>Tropidurus catalanensis</i>	12	14
<i>Stencercus azureus</i>	17	17

Modelos de distribución para el Bioma Pampa

Se modeló la distribución de las seis especies de saurios a escala de Bioma Pampa, las variables explicativas que predominaron pertenecieron al Factor Climático. En la Tabla 4, se muestran las variables incluidas en el modelo y sus coeficientes en la función de favorabilidad para cada especie.

La capacidad de discriminación evaluada por el área bajo la curva ROC (AUC) de *A. undulatus* fue buena (según Hosmer & Lemeshow, 2000), y para el resto de las

especie fue de muy buena a excelente (según Hosmer & Lemeshow, 2000). Además se evaluó la capacidad de clasificación por la tasa de clasificación correcta (CCR), sensibilidad y especificidad para cada modelo, en general todos los valores fueron buenos a excepción de la sensibilidad para *A. undulatus* (Tabla 5).

Los mapas que representan las áreas favorables de la distribución de las seis especies de saurios se muestran en la Figura 2. En el caso de *A. undulatus* se puede observar que las áreas de favorabilidad intermedia son extensas a lo largo de Bioma Pampa y abarcan casi todo el territorio uruguayo, por otro lado los saurios *H. uruguayensis*, *T. catalanen* y *S. azureus* tienen las áreas más favorables más acotadas a los registros de presencia. En el caso de ambas especies de *Liolaemus*, que son parapátricas, cuyas distribuciones se encuentran limitadas por el arroyo Valizas, las áreas favorables para *L. occipitalis* se extiende hacia el oeste del arroyo Valizas, y *L. wiegmannii* tiene áreas favorables al este de este arroyo, en ambos casos los modelos sobrepasan los límites de la distribución conocida según los registros.

Tabla 4. Función de favorabilidad obtenida para los modelos de cada especie a escala del Bioma Pampa. El significado de las abreviaturas que se muestra en las ecuaciones figura en la Tabla 1.

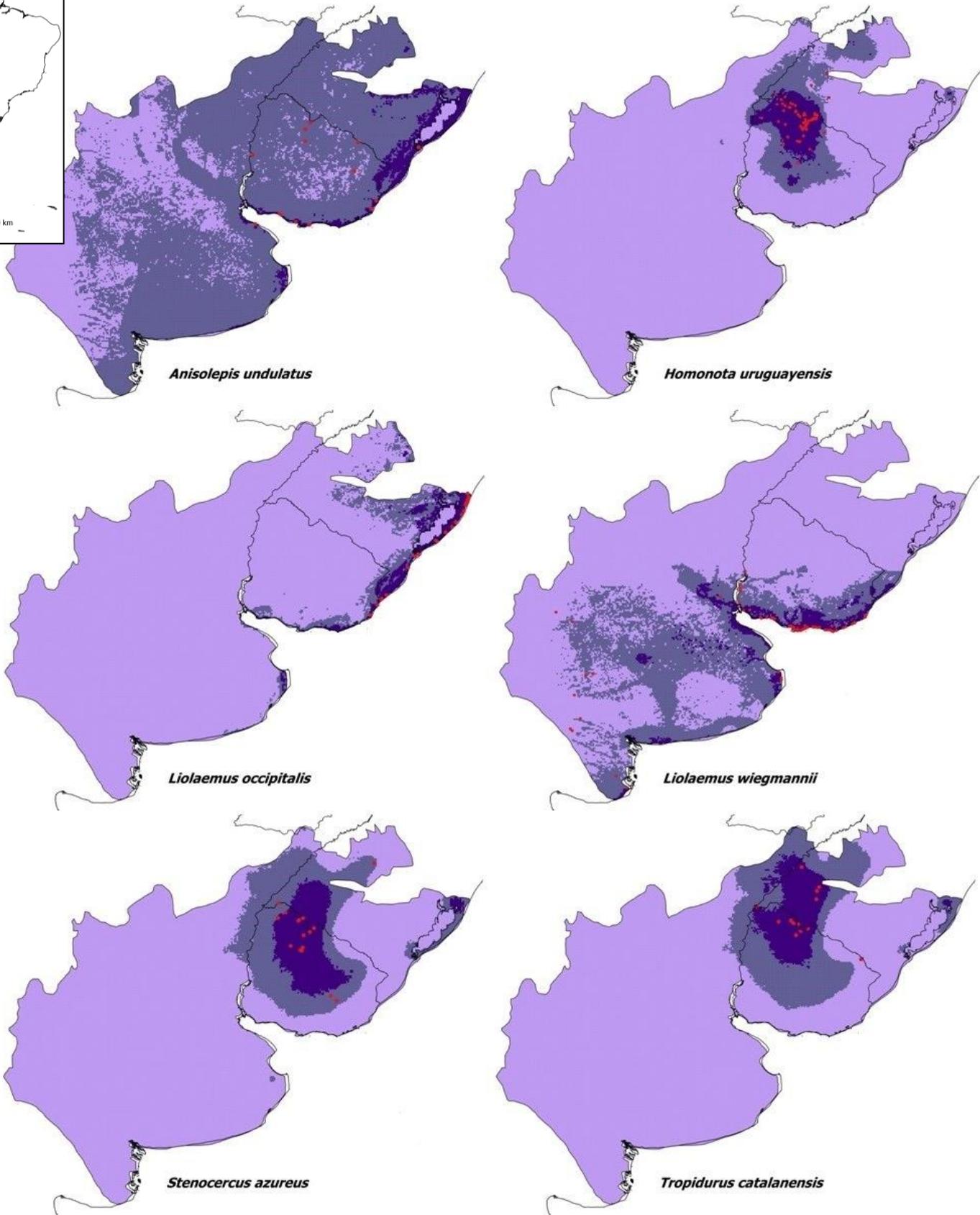
Especie	Función de Favorabilidad
<i>Anisolepis undulatus</i>	$F=1-(1/(1+\exp(4.9952-0.0596*\mathbf{BIO2}+0.0129*\mathbf{COVMAX})))$
<i>Homonota uruguayensis</i>	$F=1-(1/(1+\exp(-122.4203+0.0523*\mathbf{BIO17}+0.0223*\mathbf{ALTMAX}+0.3128*\mathbf{BIO5}+0.0006*\mathbf{LON3}-0.7365*\mathbf{BIO11}+0.0844*\mathbf{BIO18}+0.2110*\mathbf{BIO13}+0.8544*\mathbf{BIO10}-0.0435*\mathbf{BIO12})))$
<i>Liolaemus occipitalis</i>	$F=1-(1/(1+\exp(28.4970-0.2396*\mathbf{BIO2}+0.0989*\mathbf{BIO14}+0.0244*\mathbf{COVMAX}-0.0993*\mathbf{BIO1})))$
<i>Liolaemus wiegmannii</i>	$F=1-(1/(1+\exp(-3383.2114+0.0230*\mathbf{COVMAX}-269.6114*\mathbf{LAT}-7.1729*\mathbf{LAT2}+0.1302*\mathbf{BIO6}-0.0635*\mathbf{LAT3}+0.0194*\mathbf{BIO9}-0.0577*\mathbf{BIO19}+0.0838*\mathbf{BIO17}-0.1120*\mathbf{BIO14})))$

Stenocercus azureus $F=1-(1/(1+\exp(6.0196+0.0430*\mathbf{BIO14}+0.7655*\mathbf{BIO10}-0.8092*\mathbf{BIO1}+0.0004*\mathbf{LO2_LA})))$

Tropidurus catalanensis $F=1-(1/(1+\exp(-13.2335+0.0084*\mathbf{BIO12}+0.7924*\mathbf{BIO10}-0.8021*\mathbf{BIO1}+0.0004*\mathbf{LO2_LA})))$

Tabla 5. Valores obtenidos de los índices para evaluar la discriminación y clasificación de los modelos: Área bajo la curva ROC (AUC), tasa de clasificación correcta (CCR), sensibilidad y especificidad.

Especies	Discriminación	Clasificación		
	AUC	CCR	Sensibilidad	Especificidad
<i>Anisolepis undulatus</i>	0,792	0,960	0,286	0,960
<i>Homonota uruguayensis</i>	0,984	0,931	0,948	0,931
<i>Liolaemus occipitalis</i>	0,996	0,957	1,000	0,957
<i>Liolaemus wiegmannii</i>	0,940	0,880	0,841	0,880
<i>Stenocercus azureus</i>	0,962	0,881	0,882	0,881
<i>Tropidurus catalanensis</i>	0,965	0,865	0,929	0,865



Anisolepis undulatus

Homonota uruguayensis

Liolaemus occipitalis

Liolaemus wiegmanni

Stenocercus azureus

Tropidurus catalanensis

Favorabilidad

- 0,0000 - 0,2000 Baja
- 0,2001 - 0,8000 Intermedia
- 0,8001 - 1,0000 Alta

● Localidades con registros de la especie



Figura 2. Mapas con las áreas de favorabilidad de los modelos de distribución a escala de Bioma Pampa para cada especie.

Modelos de distribución para Uruguay

De las seis especies de saurios hubo una especie para la que no se obtuvo un modelo, *Anisolepis undulatus*, porque su distribución no pudo ser explicada por ninguna de las variables empleadas. En las otras cinco especies restantes las variables explicativas que predominaron pertenecen en primer lugar al Factor Topo-climático, y en segundo lugar, el factor cobertura y uso del suelo. En la Tabla 6, se muestran las variables incluidas en el modelo y sus coeficientes en la función de favorabilidad para cada especie.

La capacidad de discriminación evaluada por el área bajo la curva ROC (AUC) para todas las especies fue de muy buena a excelente (según Hosmer & Lemeshow, 2000). Además se evaluó la capacidad de clasificación por la tasa de clasificación correcta (CCR), sensibilidad y especificidad para cada modelo, en general todos los valores fueron muy buenos (Tabla 7).

Los mapas que representan las áreas favorables de la distribución de las cinco especies de saurios se muestran en la Figura 3. En general, si se compara estos modelos con los de escala para el Bioma Pampa, se observa que a escala de Uruguay los modelos predicen distribuciones más restringidas a los registros de presencias de las especies.

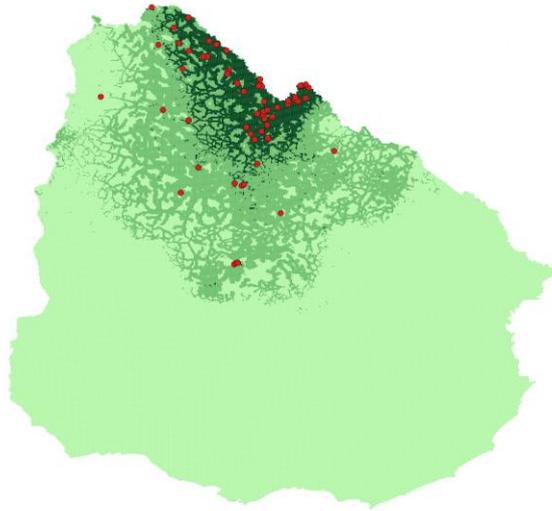
Tabla 6. Función de favorabilidad obtenida para los modelos de cada especie a escala de Uruguay. El significado de la abreviatura que se muestra en las ecuaciones figura en la Tabla 2.

Espece	Función de Favorabilidad
<i>Homonota uruguayensis</i>	$F=1-(1/(1+\exp(107.7704-2.4406*ETR-0.9082*DIST_CAMI+0.0239*BOSQUES+0.1248*B16+0.5048*ETP-1.5794*HUM_TRIM_C)))$
<i>Liolaemus occipitalis</i>	$F=1-(1/(1+\exp(-10604.2225+188.0095*B7+772.6001*B6+2.8087*BH_PRIMAVE-15.1346*B13+7.1175*PMAX_MED+17.2244*B17)))$
<i>Liolaemus</i>	$F=1-(1/(1+\exp(-23.5000-0.0300*CAM_NATUR-0.0571*ALTURA-0.0412*AGRICOLA-0.2671*B15+0.9859*TEXT_SUELO-$

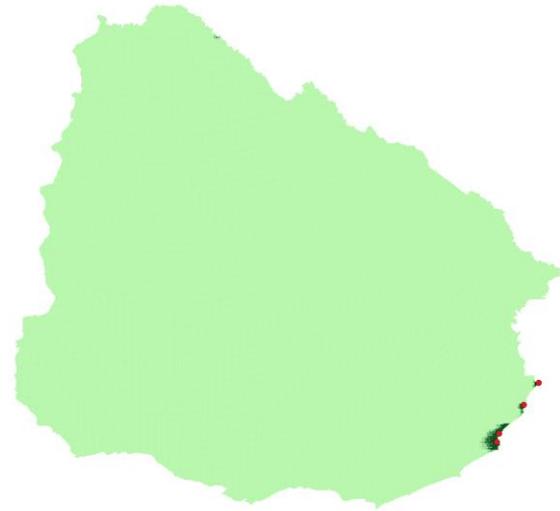
<i>wiegmannii</i>	$0.7521 * \text{PROF_SUELO} + 0.0159 * \text{URBAN} - 0.0180 * \text{BH_INVIERN} + 0.0003 * \text{CAMIN_M} - 0.5695 * \text{HELAD} + 1.5369 * \text{ETR}$
<i>Stenocercus azureus</i>	$F = 1 - (1 / (1 + \exp(-7.6425 - 0.8285 * \text{DIST_CAMI} + 0.0110 * \text{ALTURA} + 0.1543 * \text{BH_PRIMAVE})))$
<i>Tropidurus catalanensis</i>	$F = 1 - (1 / (1 + \exp(294.4765 + 0.0032 * \text{LAT2_LON} + 0.0010 * \text{CAMIN_M} + 0.4590 * \text{B18} + 0.2974 * \text{B16} - 0.0591 * \text{B12} - 1.5579 * \text{ETP})))$

Tabla 7. Valores obtenidos de los índices para evaluar la discriminación y clasificación de los modelos: Área bajo la curva ROC (AUC), tasa de clasificación correcta (CCR), sensibilidad y especificidad.

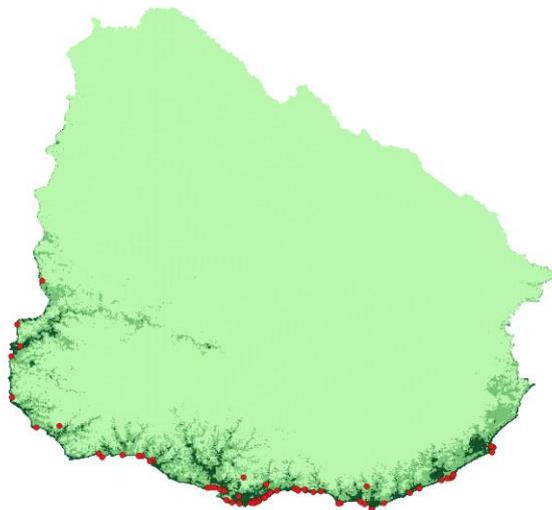
Especies	Discriminación	Clasificación		
	AUC	CCR	Sensibilidad	Especificidad
<i>Homonota uruguayensis</i>	0,965	0,882	0,921	0,882
<i>Liolaemus occipitalis</i>	1,000	0,998	1,000	0,998
<i>Liolaemus wiegmannii</i>	0,992	0,954	0,954	0,954
<i>Stenocercus azureus</i>	0,929	0,859	0,882	0,859
<i>Tropidurus catalanensis</i>	0,980	0,895	0,917	0,895



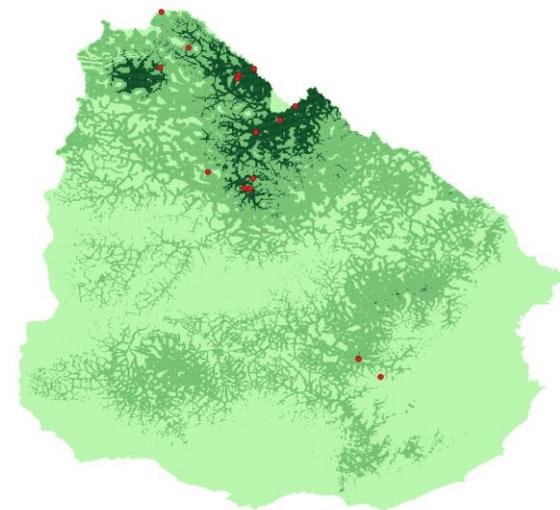
Homonota uruguayensis



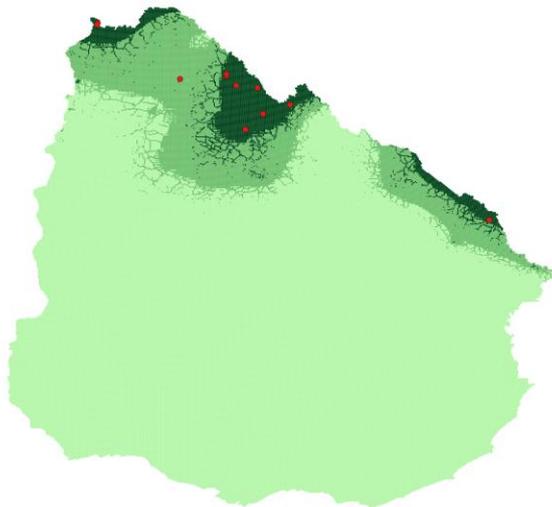
Liolaemus occipitalis



Liolaemus wiegmanni



Stenocercus azureus



Tropidurus catalanesis

75 0 75 150 km



Favorabilidad
0.0000 - 0.2000 Baja
0.2001 - 0.8000 Intermedia
0.8001 - 1.0000 Alta
● Localidades con registros de la especie

Figura 3. Mapas con las áreas de favorabilidad de los modelos de distribución a escala de Uruguay para cada especie.

Modelos explicativos para Uruguay

La relación entre los factores explicativos, y el porcentaje de explicación para cada especie se muestra en la Figura 4.

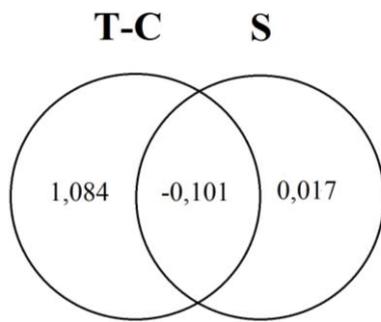
El único factor explicativo para *Liolaemus occipitalis* resultó ser el factor Topo-climático. Solo el modelo para *Tropidurus catalanensis* fue explicado por los tres factores; Topo-climático, Cobertura y uso del Suelo y Espacial.

Desde el punto de vista matemático, los valores negativos en los diagramas miden que proporción del efecto de un factor es oscurecido por el otro factor a través de las interacciones entre las variables (Bárcena *et al.*, 2004).

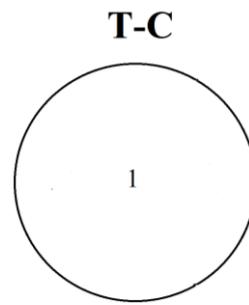
Interacción biótica entre las especies

Las relaciones de interacción geográfica entre las especies de saurios en términos de favorabilidad están representadas en las Figura 5.

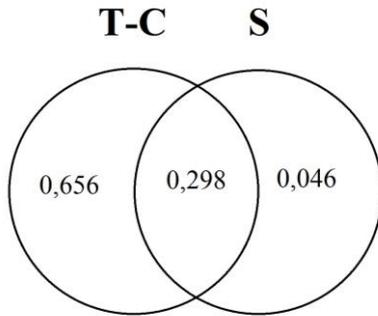
En la interacción entre *T. catalanensis* y *H. uruguayensis*, los valores de favorabilidad de *H. uruguayensis* están siempre por encima de los de *T. catalanensis*, pero aun así, son muy similares a lo largo del gradiente (Figura 5A). Una situación parecida se observa en la interacción entre *T. catalanensis* y *S. azureus* (Figura 5B). En la interacción entre *H. uruguayensis* y *S. azureus*, este último tiene mayor favorabilidad hasta 0,5; luego se invierte pero de todas maneras los valores son siempre muy similares y existe poca diferencia en la favorabilidad individual de cada intervalo (Figura 5C). En el caso de las dos especies de *Liolaemus*, en un área de intersección muy pequeña, debido a la condición de especies parapátricas, *L. occipitalis* se encuentra siempre por encima de *L. wiegmanni* con una notable diferencia de los valores de favorabilidad individual (Figura 5, D).



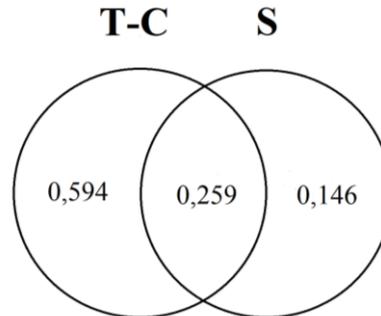
Homonota uruguayensis



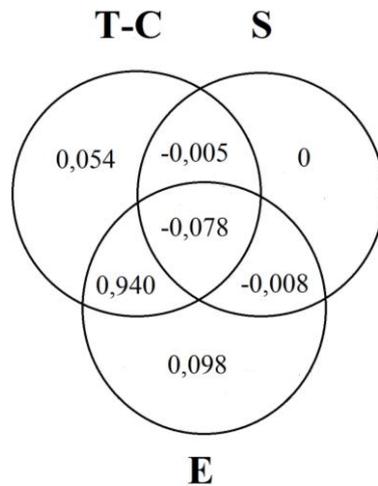
Liolaemus occipitalis



Liolaemus wiegmanni



Stenocercus azureus



Tropidurus catalanensis

Figura4. Partición de la variación de cada modelo. Los valores que se muestran en los diagramas indican el porcentaje de explicación de la favorabilidad de cada factor puro y sus combinaciones. T-C= Factor Topo-Climático; S= Factor Cobertura y Uso del Suelo; E = Factor Espacial.

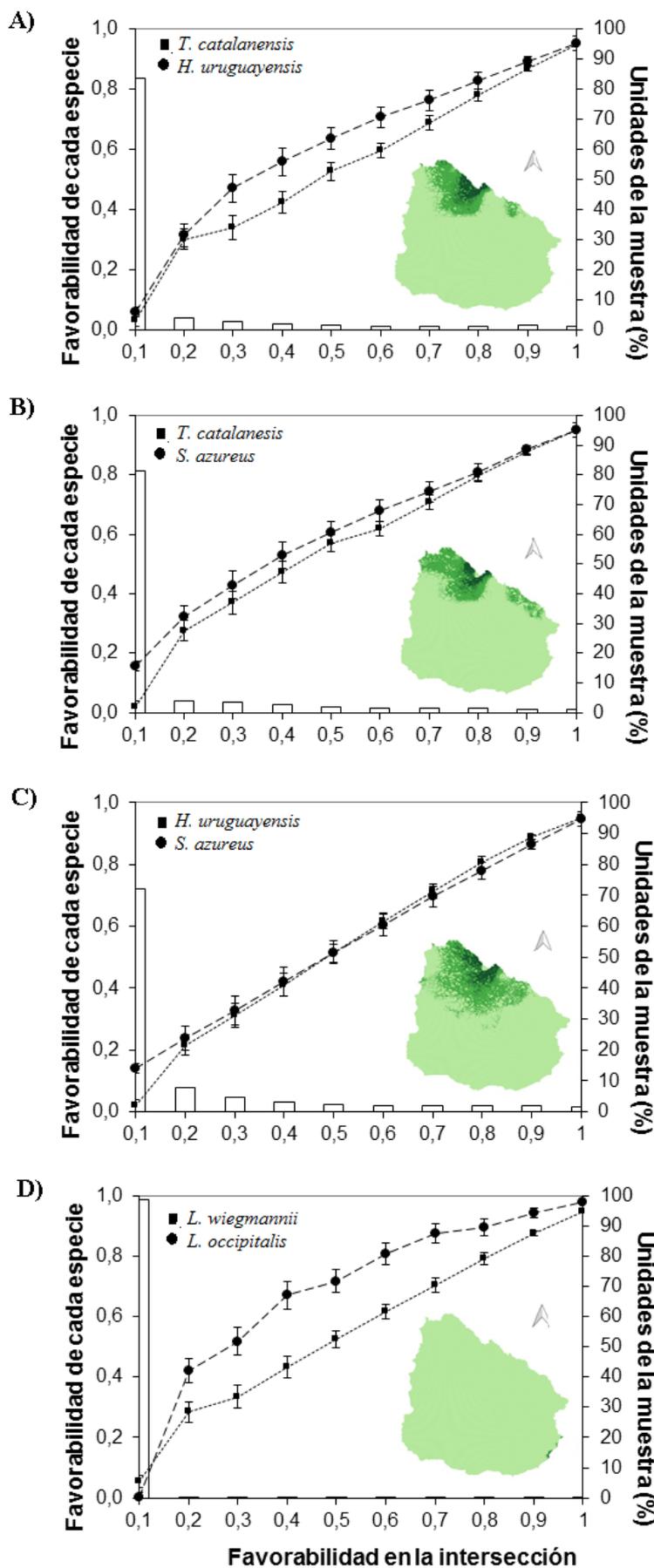


Figura 5. Relación de interacción geográfica entre las especies de saurios. Se muestran las variaciones de las medias de favorabilidad (intervalos de confianza 95%) de cada especie (primer eje y) a lo largo de los gradientes definidos por los valores absolutos de superposición local, favorabilidad de intersección (FI) (eje x). El número de cuadrículas con presencia en cada intervalo también se muestra en el segundo eje y.

Análisis del desfasaje de la conservación

La favorabilidad acumulada de las cinco especies de saurios (representada en un rango de 0,0 a 4,0, ya que este último es el valor máximo obtenido de la suma de los valores de favorabilidad), tiene un total de 10.075 cuadrículas o unidades geográficas con $F > 2,0$, de las cuales 974 (9,67%) se encuentran solapadas con las áreas protegidas (AP) Rincón de Franquía, Valle de Lunarejo y Laureles-Cañas (en proceso de ingreso al SNAP) (Fig. 6, Anexo 3). En todas las especies parte de su distribución está solapada con un área protegida y coinciden con áreas de alta favorabilidad (Fig. 7, Tabla 8).

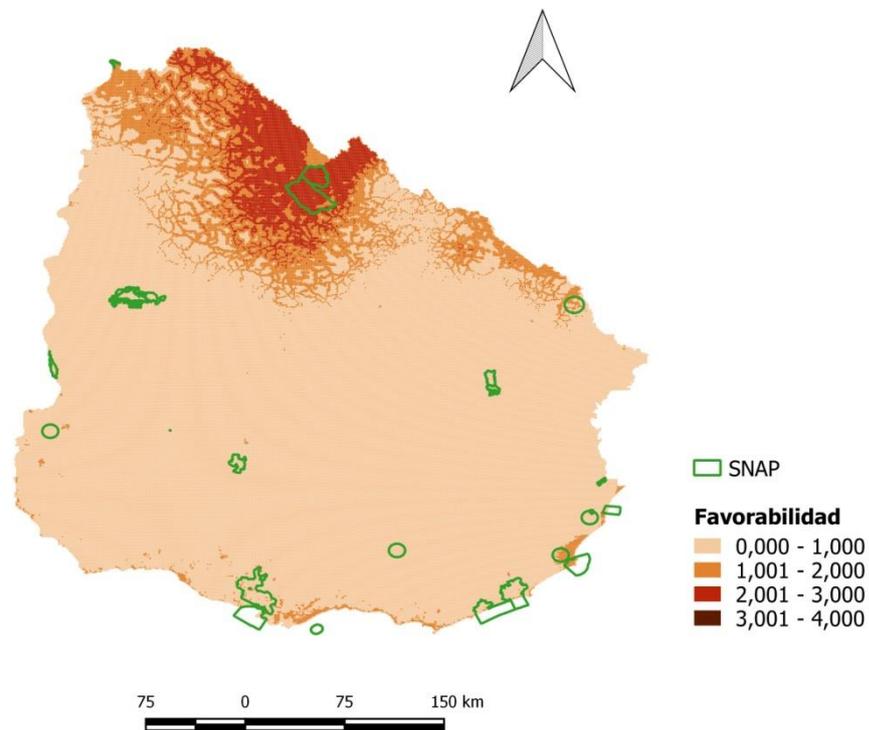


Figura 6, Favorabilidad acumulada de las especies de saurios: *L. occipitalis*, *L. wiegmannii*, *H. uruguayensis*, *T. catalanensis* y *S. azureus*. Se representan las áreas protegidas pertenecientes al SNAP.

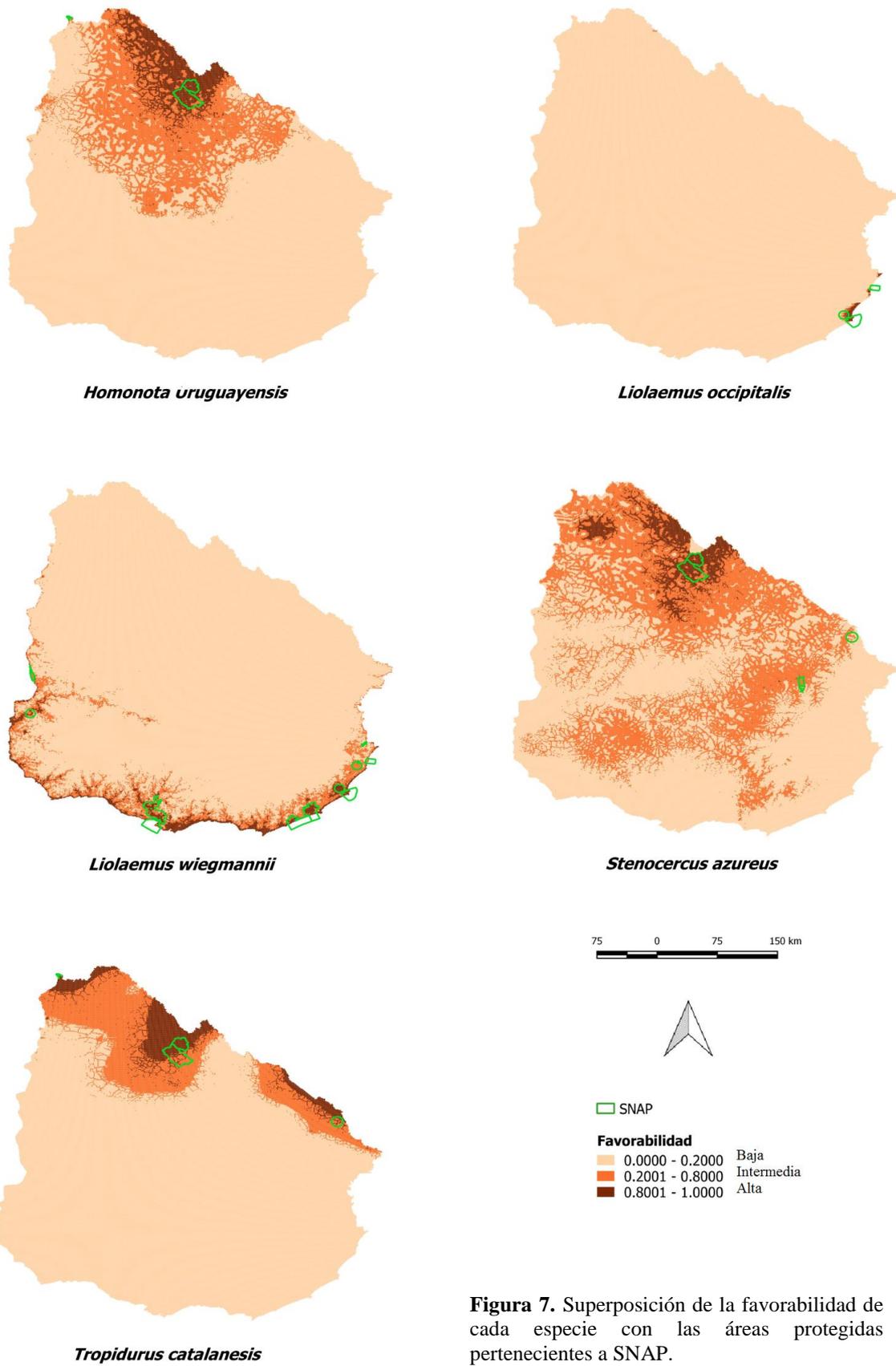


Figura 7. Superposición de la favorabilidad de cada especie con las áreas protegidas pertenecientes a SNAP.

Tabla 8. Número de unidades geográficas (UG) con favorabilidad $F > 0,5$ para cada especie, el número de UG que se superponen a Áreas protegidas (AP) y su porcentaje (%), además de cuáles son las AP que corresponden a dicha superposición. El número total de UG en el área de estudio es de 177708.

Especie	N° de UG con $F > 0,5$	N° de UG que superponen con las AP (%)	AP's
<i>L. occipitalis</i>	335	128 (38,21)	Laguna de Castillo, Cabo Polonio, Cerro Verde
<i>L. wiegmanni</i>	8.295	1.454 (17,53)	Laguna Negra, Laguna de Castillos, Bosque del Rio Negro, Arequita, Cabo Polonio, San Miguel, Laguna de Rocha, Cerro Verde, Humedales de Santa Lucia, Laguna Garzón, Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay
<i>H. uruguayensis</i>	21.108	1.031 (4,88)	Laureles y Cañas, Valle del Lunarejo, Rincón de Franquía
<i>T. catalanensis</i>	18.763	1.256 (6,70)	Laureles y Caña, Paso Centurión, Valle del Lunarejo, Rincón de Franquía
<i>S. azureus</i>	25.035	1.121 (4,48)	Laureles y Cañas, Paso Centurión, Valle del Lunarejo, Quebrada de los Cuervos (áreas adyacentes)

DISCUSIÓN

Modelos de distribución

Anisolepis undulatus

Las variables explicativas de favorabilidad que fueron significativas para *Anisolepis undulatus* a escala Bioma Pampa son rango medio diurno de la media de temperatura mensual (Bio2) y valor de referencia máximo de cobertura del suelo (Cob-max) (Tabla 4, Fig. 2). Las áreas más favorables están asociadas a la costa siendo un área más amplia en Brasil y menor en Argentina. Las áreas de favorabilidad intermedia abarcan casi todo el Bioma Pampa. Bio2 influyó de forma negativa, es decir, a mayor rango medio diurno de la media de temperatura mensual menor favorabilidad para la especie, se interpreta que en la costa la temperatura es más estable, ya que durante el día no hay tanta diferencia entre la máxima y la mínima de temperatura. Cob-max influyó de forma

positiva (correspondiente a los valores de referencia de cobertura del suelo 210 y 130, Anexo 2), lo que refiere que el ambiente está asociado a cuerpos de agua (la mayoría de los registros están asociados o cercanos a lagunas, chircales, bañados, etc.) y a matorrales con plantas de hojas anchas o hojas aciculares y árboles de hoja perenne o caducifolio. Este ambiente es congruente con el uso del hábitat ya que es una especie arborícola que puede encontrarse desplazándose entre arbustos utilizando su cola prensil (Carreira & Maneyro 2013).

A pesar de que Argentina contaría con áreas favorables intermedias y unas pocas áreas muy favorables para la especie, es probable su extinción, ya que solo hay un registro histórico (en Punta Lara, Buenos Aires) (Etheridge & Williams 1991; Cei, 1993) y no se ha vuelto a encontrar en las últimas décadas, lo cual puede deberse a la modificación antrópica del ambiente (Di Bernardo *et al.*, 2003). Sin embargo, en Brasil se observan áreas de mayor favorabilidad a pesar de que está registrada para una sola localidad (São Lourenço do Sul, Rio Grande do Sul) (Etheridge & Williams 1991; Cei, 1993).

No se obtuvo un modelo de distribución de *A. undulatus* a escala de Uruguay porque su distribución no pudo ser explicada por ninguna de las variables empleadas, posiblemente a causa de la escasez de registros, como consecuencia, al menos en parte, a sus hábitos y coloración críptica (Langone *et al.*, 2000). A pesar de ser una especie rara, que posiblemente se distribuye en todo Uruguay (Carreira & Maneyro, 2013), y representando la mayor área de su ocupación mundial, se entiende que ocupa ambientes diversos y existen evidencias que apuntan a su desaparición en algunas localidades (Carreira & Maneyro, 2015).

Homonota uruguayensis

La distribución de *Homonota uruguayensis* a escala Bioma Pampa fue explicada en su mayoría por variables climáticas, una variable del factor altura y una variable del factor espacial (Tabla 4). Hay registros solo en Uruguay y sur de Brasil (Sabana Uruguaya), donde las áreas más favorables predominan en territorio uruguayo (Fig. 2). La asociación positiva con la variable Alt max estaría en concordancia con el tipo de ambiente que habita *H. uruguayensis*, ya que es una especie terrestre restringida a áreas de serranías asociada a afloramientos rocosos (Vaz-Ferreira & Sierra de Soriano, 1973; Carreira & Maneyro, 2013). También se puede observar que la distribución se extiende latitudinalmente con un rango de longitud muy estrecho, lo que explica la asociación positiva con la variable longitud.

El modelo de distribución para este geko a escala de Uruguay se asoció a las variables pertenecientes al factor topo-climático (ETR, B16, ETP y Hum_Trim_C) y al factor cobertura y superficie del suelo (Dist_cam y Bosques) (Tabla 6, Fig. 3). Espacialmente se restringe al norte del país siendo muy fiel a las localidades con registros y muy similar al modelo obtenido a escala de Bioma Pampa, aunque el área de mayor favorabilidad se encuentra más reducida. Con respecto al clima en las área de alta favorabilidad, se caracteriza por altas temperaturas, en verano hay poca humedad y las precipitaciones son elevadas en otoño.

Se esperaría una asociación a la variable que mide la rocosidad del suelo al tratarse de un saurio que habita afloramientos rocosos (Carreira & Maneyro, 2013), ya que utilizan las rocas como refugio contra depredadores, para termoregular y además para la incubación de sus huevos (Vaz-Ferreira & Sierra de Soriano, 1973). Sin embargo, se encontró una asociación con la variable de superficie de bosque, seguramente por la ocurrencia del monte serrano o de quebrada pertenecientes a las

Quebradas del Norte donde se encuentran las localidades de esta especie. El factor topoclimático puro (representado en este caso solo por variables climáticas) explica un mayor porcentaje del modelo a escala de Uruguay en comparación con el factor puro de cobertura y superficie del suelo. Pero ambos factores tienen una interacción negativa, es decir, los dos factores recíprocamente tienen efectos opuestos explicando la favorabilidad (Peres-Neto *et al.*, 2006; Real *et al.*, 2013) (Figura 4). Esto puede deberse a que existen áreas con las condiciones climáticas favorables donde la especie se encuentra ausente, siendo su explicación la cobertura y uso del suelo y viceversa.

Liolaemus occipitalis

En el modelo a escala de Bioma Pampa de la lagartija de la arena *L. occipitalis*, se observa una distribución que se extiende en casi toda la costa de Uruguay, extendiéndose al oeste de las localidades registradas y en toda la costa perteneciente a Rio Grande Do Sul, ya que está presente en estos dos países (Fig. 2). Este modelo se asoció a variables del factor climático (Bio1, Bio2, Bio14) y a la variable Cob Max del factor de cobertura del suelo (correspondiente a los valores de referencia 210, 130 y 200, ver Anexo 2, Tabla 3) que hacen referencia a un ambiente asociado a cuerpos de agua y área desnuda con algo de vegetación del tipo matorral que no superan los cinco metros de altura. Esta asociación coincide con las localidades de esta especie que habita en dunas costeras (Carreira & Maneyro, 2013), ya que se encuentran adaptados a vivir en la arena por su coloración críptica y se oculta rápidamente en la arena como forma de escape y refugio (Etheridge, 2000), y depositan los huevos debajo del substrato o en refugios que construyen en la arena (Carreira & Maneyro, 2013). La variable B2 (rango medio diurno de la media de temperatura mensual) influye de forma negativa y se puede

interpretar como una consecuencia de que en la costa la temperatura es más estable, ya que durante el día no hay tanta diferencia entre la máxima y la mínima de temperatura.

A escala de Uruguay se observa un modelo muy diferente al de Bioma Pampa, donde influyen variables climáticas del único factor explicativo que es el topo-climático (B6, B7, B13, B17, BH_Primavera, Pmax_med) (Tabla 6, Fig. 3). El período reproductivo se extiende de setiembre a marzo, y los factores que determinan la actividad reproductiva son la temperatura y el fotoperiodo, mientras que las precipitaciones no tienen ningún tipo de correlación (Verrastro & Rauber, 2013). Esto podría explicar la asociación con variables de temperatura, tanto en el modelo de Bioma Pampa como en el de Uruguay. Por otro lado, también existen variables explicativas en ambos modelos relacionados con la precipitación como la variable BH_Primavera en el modelo de Uruguay, que también podría tener algún rol en el periodo reproductivo de esta especie que comienza en la primavera. No se puede relacionar directamente con el desarrollo de los gametos o con la actividad reproductiva, pero si podría relacionarse con las características que debe tener el hábitat en ese periodo, por ejemplo, a la hora de enterrar los huevos en la arena. Por otro lado, también se observó una distribución muy acotada a las localidades registradas y muy específico a un microhábitat para Uruguay, lo cual puede deberse a la influencia positiva de la variable Pmax_med, y se refiere a la intensidad de precipitación acumulada en un solo día. Por otro lado, el hecho de que el modelo muestre una distribución tan acotada puede deberse también a las pocas localidades con registros en Uruguay.

Liolaemus wiegmannii

La distribución de la lagartija de la arena de Wiegmann es muy extensa en Argentina y en las costas de Uruguay. En el modelo a escala de Bioma Pampa se puede

observar que la distribución se extendería hasta alcanzar una mínima parte de la costa brasilera (Fig. 2). Las variables que influyen en este modelo pertenecen a tres factores, al climático (Bio 6, Bio 9, Bio 14, Bio 17 y Bio 19) (Tabla 4), al de cobertura del suelo (Cob_Max), y el espacial (Lat, Lat2). Con respecto a la variable Cob_max (principalmente corresponden a los valores de referencia 210, 130, 200, Anexo 2) se asocia a cuerpos de agua, área desnuda y con matorrales que no se extienden más de cinco metros. Esta cobertura de suelo es coherente ya que se trata de una especie terrestre que habita exclusivamente en las dunas de la franja costera en zonas abiertas (Carreira y Maneyro, 2013), y posee adaptaciones para vivir en ambientes arenosos (Etheridge, 2000). Por ejemplo, entierran los huevos que depositan (Carreira & Maneyro, 2013). Es un ambiente muy similar al de *L. occipitalis*, la cual tuvo la misma relación con esta variable. Estas especies pueden confundirse tanto por su hábitat como por su apariencia, pero sin embargo, son especies parapátricas, ya que los registros están bien separados por el Arroyo Valizas: *L. wiegmanni* se encuentra al oeste del Arroyo Valizas y en Argentina, mientras que *L. occipitalis* se encuentra al este del arroyo Valizas y continúa en la costa sur de Brasil. Cabe destacar que la amplia distribución geográfica y los estudios moleculares sugieren que *L. wiegmanni* es un complejo de varias especies, donde algunas se encuentran sin describir todavía (Morando *et al.*, 2004; Avila *et al.*, 2006). Por lo tanto, la riqueza de las especies y las relaciones filogenéticas en este complejo aún no están completamente elucidadas. Avila *et al.* (2009) considera que la especie podría ser de un grupo de cuatro linajes distintos entre ellas se encuentran *L. arambarensis*, *L. occipitalis*, *L. gardeli* y *L. wiegmanni*. Por otro lado, *L. wiegmanni* se considera la especie menos especializada de este grupo porque no está restringido exclusivamente a ambientes arenosos (Halloy *et al.*, 1998; Etheridge, 2000).

El modelo a escala de Uruguay (Fig. 3), fue explicado por el factor topo-climático y el factor cobertura y uso del suelo (Fig. 4). Dentro del factor topo-climático que es el que tuvo mayor peso explicativo, las variables que influyen son climáticas (B15, BH_invierno, Helada, ETR) y la altura con una relación negativa, lo cual es esperado para la costa (Tabla 6). Dentro del factor cobertura y uso del suelo que compensa al factor topo-climático, las variables que influyen de forma negativa son Cam_nat, Agrícola, Prof_suelo, lo cual es consistente, ya que no tenemos una variable que represente el ambiente costero. Las variables Urban y Camin_m influyen de forma positiva en la distribución de esta especie, posiblemente porque existen registros antiguos donde ahora hay mucha urbanización, como ocurre por ejemplo en Ciudad de la Costa (Canelones), lo cual destruye su hábitat siendo una de las primeras amenazas para esta especie (Carreira & Maneyro 2013).

Stenocercus azureus

El modelo a escala Bioma Pampa de *S. azureus* fue explicado por las variables Bio14, Bio10, Bio1 y Lon2-La (Tabla 4). El área de mayor favorabilidad se extiende en Uruguay y Brasil; además no está confirmado su registro en Argentina (Cei, 1993) (Figura 2). La variable Bio 10, que refiere a la temperatura media del trimestre más cálido, se puede asociar a que posiblemente ovipongan en enero (Carreira & Baletta, 2004; Torres_Carvajal, 2004). El efecto espacial Lon2-La, podría indicar que la distribución se encuentra más restringida a nivel longitudinal y se extiende más a nivel latitudinal. En el modelo a escala de Uruguay, la distribución es más restringida al norte (Fig. 3), y los factores que influyeron fueron el topo-climático (Alt y BH_Primavera) y el de cobertura y uso del suelo (Dist_Cami, relación negativa) (Tabla 6). Es una especie terrestre que ha sido observada en serranías con pedregales y vegetación baja (Carreira

& Maneyro, 2013), lo cual es consistente con la asociación positiva con la altura. El factor topo-climático es el que tiene más capacidad explicativa y la intersección positiva sugiere que se ve compensado por el factor cobertura y uso del suelo (Fig. 4). La asociación negativa con Dist_Cami indica que a menor distancia a los caminos mayor favorabilidad para la especie, lo cual puede ser un artefacto de que los muestreos generalmente fueran cercanos a caminos.

Tropidurus catalanensis

El modelo de distribución de *Tropidurus catalanensis* para el Bioma Pampa incluye al factor climático (Bio 12, Bio10, Bio1) y al factor espacial (Lon2_La) (Tabla 4). El modelo es similar al de *S. azureus* pero un poco más al norte (Fig. 2), por eso ambas distribuciones son explicadas por la misma variable del factor espacial. En Argentina tiene límite de distribución sur en la provincia de Corrientes (Rodríguez, 1987) fuera de los límites del Bioma Pampa.

El modelo de Uruguay está asociado al factor espacial (Lat2_Lon), factor topo-climático (B18, B16, -B12, ETP) y factor cobertura y uso del suelo (Cam_M) (Tabla 6, Fig. 3). El principal factor explicativo es el espacial seguido del factor topo-climático. La intersección entre los factores espacial y topo-climático es positiva, y por lo tanto, el factor espacial no es suficiente para explicar la distribución estricta de la especie. El factor topo-climático tiene un rol importante, involucrando variables climáticas relacionadas con las precipitaciones y de forma negativa con la evapotranspiración potencial; esto puede deberse a que se observan en afloramientos basálticos donde se refugian en grietas, pero que se encuentran cerca de cuerpos de agua (Carreira & Maneyro, 2013).

El factor cobertura y uso del suelo puro no tiene ningún efecto explicativo, y la intersección con los otros factores es negativa (Fig. 4). La variable asociada a este factor son los metros de camino que atraviesan la unidad geográfica, que estaría intentando explicar aquellas localidades con presencia que no se relacionan con las variables de los otros y seguramente se deba a un sesgo en la colecta de algunos ejemplares cerca a los caminos.

Interacción biótica de las especies

Tropidurus catalanensis* – *Homonota uruguayensis

Ambas especies habitan ambientes similares y utilizan las rocas como refugio (Carreira & Maneyro, 2013). Las áreas de intersección entre estas especies donde el rango de favorabilidad es entre 0,2 y 0,8, son más favorables para *H. uruguayensis*, por lo tanto, se podría sugerir que ésta es competitivamente superior a *T. catalanensis* (Fig. 5A). Fuera de este rango de FI están en el mismo nivel de favorabilidad, con valores de $F < 0,2$ y $F > 0,8$ para ambas especies, y por lo tanto, no se puede pensar en la existencia de exclusión competitiva de parte de *H. uruguayensis* sobre *T. catalanensis*, sino interpretar estos resultados como una simple dominancia (De Boer & Prins, 1990; Acevedo *et al.*, 2007b). Quizás *T. catalanensis* es un competidor más débil porque esta zona de intersección representa el límite sur de su distribución que se extiende también por Argentina y Paraguay (Carreira & Maneyro, 2013), sin embargo, la distribución de *H. uruguayensis* continúa más hacia el sur de esta zona y es endémica de la Sabana Uruguaya (Uruguay y Rio Grande do Sul).

Tropidurus catalanensis* – *Stenocercus azureus

La interacción de *T. catalanensis* con *S. azureus* es prácticamente igual que con *H. uruguayensis* ya que habitan ambientes parecidos asociados a pedregales (Carrera & Maneyro, 2013). Se observa una dominancia más clara de *S. azureus* con una favorabilidad individual mayor en el rango de $FI > 0,2$ y $FI < 0,8$, corresponde a zonas al norte del país donde la favorabilidad para *S. azureus* es mayor ya que es donde se encuentran localidades registradas para la misma (Fig. 5B). Por lo tanto, *T. catalanensis* se podría interpretar como un competidor débil frente a *H. uruguayensis* y *S. azureus*.

Homonota uruguayensis* - *Stenocercus azureus

En el rango de $FI < 0,5$ *S. azureus* tiene una mínima dominancia sobre *H. uruguayensis*, y con valores de $F > 0,5$ esta dominancia se invierte (Fig. 5C). De todas formas, la favorabilidad individual de ambas especies es muy parecida a lo largo de todo el gradiente de FI. Por lo tanto, los requisitos ambientales son similares para estas dos especies, por lo que en condiciones ambientales óptimas, podría coexistir, y esto puede proporcionar una ventaja desde una perspectiva de gestión. Por ejemplo, la mejora de la idoneidad del hábitat para una especie también podría beneficiar a la otra, que sería lo deseado en esta situación cuando ambas especies deben ser conservadas (Acevedo *et al.*, 2007b).

Liolaemus occipitalis* – *Liolaemus wiegmannii

En el área de contacto, la favorabilidad de *L. occipitalis* estuvo siempre por encima de la favorabilidad de *L. wiegmannii* (Fig. 5D), donde además coincide que hay presencias registradas lo cual está vinculado con que en esta área solo se encuentran registros de *L. occipitalis* (Fig. 3). Estas especies a pesar de habitar ambientes muy

similares tienen distribución parapátrida. Este estudio sugiere que además de elementos históricos y barreras geográficas, la dominancia por parte de *L. occipitalis* podría obstaculizar el asentamiento de *L. wiegmanni* en estas áreas de superposición de la favorabilidad ambiental para ambas especies, evitando de esta manera una co-ocurrencia parcial. Aunque los resultados no pueden asegurar exclusión competitiva entre estas dos especies, sí proporciona posibles evidencias que podrían ser probadas con estudios experimentales en la zona de contacto y de laboratorio.

Análisis del desfase de la conservación

La riqueza obtenida por lógica difusa permite identificar aquellas zonas que son favorables para más de una especie (Olivero *et al.*, 2016). La favorabilidad acumulada de las cinco especies, es mayor al norte del país donde se distribuyen tres de ellas. De las zonas con una favorabilidad acumulada $F > 2,0$, solo un 9,67% se encuentra protegido por el SNAP, incluyendo las áreas protegidas (AP) Valle del Lunarejo, Laureles-Cañas (AP en proceso de ingreso) y Rincón de Franquía; ésta última es un AP pequeña y cubre solo una unidad geográfica de 1 km² de estas áreas de mayor favorabilidad acumulada para estas especies de saurios (Fig. 6, Anexo 3). Las AP Valle del Lunarejo y Laureles-Cañas además de tener un rol importante en la conservación también pueden contribuir como corredor biológico para el ingreso de especies subtropicales desde Brasil a Uruguay. Ya que son áreas adyacentes que se ubican al norte del sistema de la Cuchilla de Haedo. Este paisaje con relieve que va de ondulado a quebrado donde se combinan montes de quebrada con bosques serranos y pradera, y posee una fuerte continuidad geológica con Brasil (Peñagaricano *et al.*, 2011).

Las especies que se distribuyen al sur de Uruguay no aportan a la favorabilidad acumulada, ya que las dos especies de saurios que habitan en la costa (*Liolaemus*) no se superponen con ninguna de las especies con distribución en el norte, ni entre ellas ya que son parapátridas. Por lo tanto, el análisis de las especies de *Liolaemus* debe realizarse de forma individual.

Homonota uruguayensis tendría el 4,88% de su distribución en Uruguay protegida por el SNAP (Tabla 8). Las AP involucradas son las mismas que en el estudio de favorabilidad acumulada: Valle del Lunarejo, Laureles y Cañas (AP en proceso de ingreso), y Rincón de Franquía (Fig. 7). Esta especie se encuentra restringida y asociada estrechamente a los afloramientos rocosos que provoca cierto aislamiento en las poblaciones (Felappi, 2012), seguramente potenciado por el uso de la tierra, principalmente por la forestación y el sombreado que puede provocar sobre estas zonas de pedregales (Kunz & Borges-Martins, 2013). Por estos motivos, la especie se considera Vulnerable a nivel nacional (Carreira & Maneyro, 2015), y por eso, para su conservación no es suficiente el porcentaje de áreas favorables protegidas para la especie, además estos resultados sugieren la urgencia del ingreso de Laureles y Cañas al SNAP.

Para *Liolaemus occipitalis*, el 38,21% de la superficie de las áreas favorables en Uruguay está protegida por el SNAP (Tabla 8). Las AP involucradas en dicha protección son la Laguna de Castillos (en elaboración y estudio de propuesta), Cabo Polonio y Cerro Verde. Sin embargo, de las tres localidades registradas para esta especie, ninguna coincide con estas AP (Fig. 7). Esta lagartija es considerada En Peligro a nivel nacional (Carreira & Maneyro, 2015) y Vulnerable a nivel mundial (Di Bernardo *et al.*, 2000). En Uruguay tienen una distribución muy restringida a la franja costera de Rocha desde el Arroyo Valizas hasta la frontera con Brasil (Carreira & Maneyro, 2013),

y su hábitat coincide con una fuerte presión antrópica, ya que el avance de la industria turística y la frontera urbana destruyen su hábitat (Carreira & Maneyro, 2013). Es una especie que requiere de forma urgente un plan de manejo, y para ello se necesitan más esfuerzos de muestreo y diversos estudios, como por ejemplo sobre su historia natural y ecología, la capacidad de dispersión y flujo entre las poblaciones, así como estudios moleculares de variabilidad genética entre poblaciones.

Liolemus wiegmanni tiene el 17,53% de su distribución en Uruguay protegida por el SNAP (Tabla 8), que involucra 11 AP, que son: Laguna Negra, Laguna de Castillo (en elaboración y estudio de propuesta), Bosque del Río Negro (en elaboración y estudio de propuesta), Parque Nacional Arequita, Cabo Polonio, San Miguel, Laguna de Rocha, Cerro Verde, Humedales de Santa Lucía, Laguna Garzón, Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay (Fig. 7). Al igual que *L. occipitalis*, sufre destrucción y fragmentación del hábitat tanto por el turismo como por el avance de la frontera urbana, lo cual se observa particularmente en Ciudad de la Costa, Canelones (Carreira & Maneyro, 2013); incluso se han observado extinciones locales, por ejemplo, en la ciudad de Montevideo (Maneyro & Carreira, 2015). Considerando estas amenazas así como el área de ocupación que es mayor que el de *L. occipitalis*, esta especie está categorizada como Vulnerable a nivel nacional (Carreira & Maneyro, 2015). A pesar de que el porcentaje de conservación que presenta esta lagartija en relación a la superficie de las áreas favorables es menor que en *L. occipitalis*, al poseer un área de mayor ocupación que es protegida a lo largo de su distribución por 11 AP, se encuentra en una mejor situación a nivel de conservación que *L. occipitalis*.

Para *Stenocercus azureus* el porcentaje de áreas favorables que se encuentran protegidas por el SNAP corresponden a un 4,48%, (Tabla 8), y las AP involucradas son: Valle del Lunarejo, Laureles y Cañas (en proceso de ingreso), Paso Centurión (en

elaboración y estudio de propuesta) y áreas adyacentes de la Quebrada de los Cuervos (Fig. 7). Esta especie está clasificada como Casi Amenazada a nivel nacional, dado que se encuentra registrada en más de 10 localidades, y presenta una distribución inferida relativamente amplia (Carreira & Maneyro, 2015). A pesar de que tienen un porcentaje bajo de superficie protegida, las AP, a excepción de Valle del Lunarejo y Laureles y Cañas que son adyacentes, están separadas a lo largo del territorio y aportan protección en zonas favorables que se encuentran más al sur. Estos resultados apoyan el ingreso al SNAP de las AP Laureles y Cañas y Paso Centurión para contribuir en la conservación de la lagartija manchada.

Tropidurus catalanensis tiene el 6,70% de las áreas favorables protegidas por el SNAP (Tabla 8). Las AP que se superponen con su distribución son: Laureles y Cañas (en proceso de ingreso), Valle del Lunarejo, Paso Centurión (en elaboración y estudio de propuesta), y Rincón de Franquía (Fig. 7). Se cree que su principal amenaza puede ser producida por el sombreado de los cultivos de *Eucalyptus* spp. (al igual que en *H. uruguayensis*) en las zonas adyacentes a los afloramientos rocosos debido a que puede afectar la viabilidad de las poblaciones (Kunz & Borges-Martins, 2013). Por esto es necesario políticas del uso sustentable del suelo, que permitan la conservación de corredores biológicos entre las AP involucradas en su conservación.

CONCLUSIONES

Al comparar los modelos de distribución a escala de Bioma Pampa y a escala de Uruguay, se observan que son muy similares para la mayoría de las especies, menos para las lagartijas costeras del género *Liolaemus*. En *Liolaemus* los modelos de Uruguay

muestran una distribución más coherente y acotada a los registros de las especies, por lo que no se puede rechazar la hipótesis: los modelos de distribución de las especies de saurios a escala de Uruguay están más acotados al microhabitat que ocupan en comparación a los modelos a escala de Bioma Pampa. Sin embargo los modelos que se obtuvieron describen las áreas favorables para cada especie en el territorio uruguayo, dentro de las cuáles hay zonas en las que no se disponen de registros, por lo tanto, es recomendable establecer futuros esfuerzos de muestreo, por ejemplo en zonas del litoral este del país.

Se acepta la hipótesis de que las variables ambientales más condicionantes de los modelos geográficos de las especies amenazadas son las variables climáticas, ya que el factor topo-climático fue el de mayor peso explicativo de las distribuciones, seguido del factor cobertura y uso del suelo.

Aunque los resultados del análisis de interacciones bióticas en este estudio no pueden probar exclusión competitiva entre estas especies, si proporciona posibles hipótesis que podrían ser probadas con estudios experimentales y de laboratorio. Por lo tanto, tampoco se puede rechazar la hipótesis de que la interacción biótica está determinada por un componente geográfico y espacial.

La última hipótesis que se refiere a que las áreas protegidas definidas por el SNAP tienen un alto grado de eficiencia en la conservación de las especies de saurios estudiadas, tampoco puede ser rechazada. Las AP que conforman el SNAP, y que estarían superponiéndose con las áreas favorables para las especies estudiadas, tienen características congruentes con el hábitat de dichas especies, ya que éstos están conformados principalmente por las quebradas del norte y por áreas costeras al este del país. Por lo tanto, todas las especies de saurios estudiadas tienen al menos una porción de su distribución que se encuentra protegida por parte del SNAP involucrando varias

AP. En el caso de *L.occipitalis*, si bien su distribución coincide con la de tres AP, ninguna de ellas coincide con las tres localidades conocidas para la especie, por lo tanto se puede considerar que de todos los saurios es la que se encuentra en una situación más crítica de conservación. El análisis de desfasajes, es un proceso que continuará indefinidamente puesto que el sistema de conservación cambiará según cambios en la distribución, ya sea por mejoras debido a la introducción de nuevos registros, como por cambios en el uso del suelo y/o cambios en el clima.

La Función de Favorabilidad es un método adecuado para comparar entre diferentes modelos ya que los valores de favorabilidad son fácilmente interpretables en términos absolutos y proporcionan una medida de favorabilidad ambiental para la especie. Esta función puede informar de manera sutil sobre muchos aspectos de la biología: historia evolutiva e interacciones (Pollock *et al.*, 2014), o complementar a otras líneas como la inferencia filogeográfica o el modelado ecofisiológico de distribuciones.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acevedo, P. & Real, R. (2012). Favourability: concept, distinctive characteristics and potential usefulness. *Naturwissenschaften*, 99: 515-522.
- Acevedo, P. & Cassinello, J. (2009). Human-induced range expansion of wild ungulates causes niche overlap between previously allopatric species: red deer and Iberian ibex in mountainous regions of southern Spain. *Annales Zoologici Fennici*, 46(1): 39-50.
- Acevedo, P., Alzaga, V., Cassinello, J. & Gortázar, C. (2007a). Habitat suitability modelling reveals a strong niche overlap between two poorly known species, the broom hare and the Pyrenean grey partridge, in the north of Spain. *Acta Oecologica*, 31: 174– 184.
- Acevedo, P., Cassinello, J., Hortal, J. & Gortázar, C. (2007b). Invasive exotic aoudad (*Ammotragus lervia*) as a major threat to native Iberian ibex (*Capra pyrenaica*): a habitat suitability model approach. *Diversity and Distributions*, 13: 587–597.
- Acevedo, P., Jiménez - Valverde, A., Melo - Ferreira, J., Real, R., & Alves, P.C. (2012). Parapatric species and the implications for climate change studies: a case study on hares in Europe. *Global Change Biology*, 18(5): 1509-1519.
- Allen, C.R., Pearlstine, L.G. & Kitchens, W.M. (2001). Modeling viable mammal populations in gap analyses. *Biological Conservation*, 99(2): 135-144.
- Alzaga, V., Tizzani, P., Acevedo, P., Ruiz-Fons, F., Vicente, J. & Gortázar, C. (2009). Deviance partitioning of host factors affecting parasitization in the European brown hare (*Lepus europaeus*). *Naturwissenschaften*, 96(10): 1157-1168.
- Anderson, R.P., Peterson, A.T. & Gómez-Laverde, M. (2002). Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos*, 98: 3–16.

- Araújo, M.B., Williams, P.H. & Turner, A. (2002). A sequential approach to minimize threats within selected conservation areas. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1011-1024.
- Avila, L.J., Morando, M. & Sites, J.W. (2006). Congeneric phylogeography: hypothesizing species limits and evolutionary processes in Patagonian lizards of the *Liolaemus boulengeri* group (Squamata: Liolaemini). *Biological Journal of the Linnean Society*, 89(2): 241-275.
- Avila, L.J., Morando, M., Perez, D.R. & Sites Jr., J.W. (2009). A new species of *Liolaemus* from Añelo sand dunes, northern Patagonia, Neuquén, Argentina, and molecular phylogenetic relationships of the *Liolaemus wiegmanni* species group (Squamata, Iguania, Liolaemini). *Zootaxa*, 2234: 39–55.
- Barbosa A.M. (2015). fuzzySim: applying fuzzy logic to binary similarity indices in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 6: 853-858.
- Barbosa A.M., Brown J.A., Jiménez-Valverde A. & Real R. (2014). modEvA – Model Evaluation and Analysis. R package, version 0.7.2.
- Barbosa, A.M., Real, R., Olivero, J. & Vargas, J.M. (2003). Otter (*Lutra lutra*) distribution modeling at two resolution scales suited to conservation planning in the Iberian Peninsula. *Biological Conservation*, 114: 377-387.
- Bárcena, S., Real, R., Olivero, J. & Mario Vargas, J. (2004). Latitudinal trends in breeding waterbird species richness in Europe and their environmental correlates. *Biodiversity and Conservation*, 13(11): 1997-2014.
- Benjamini, Y. & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 57: 289-300.

- Brazeiro, A., Achkar, M., Canavero, A., Fagúndez, C., González, E., Grela, I., Lezama, F., Maneyro, R., Barthesagy, L., Camargo, A., Carreira, S., Costa, B., Núñez, D., da Rosa, I. & Toranza, C. (2008). Prioridades Geográficas para la Conservación de la Biodiversidad Terrestre de Uruguay. Resumen Ejecutivo. Proyecto PDT 32-26. 48 pp.
- Cabrera, M.R. & Carreira, S. (2009). A new, but probably extinct, species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from Uruguay. *Herpetological Journal*, 19 (2): 97-105.
- Carreira, S. & Maneyro, R. (2015). *Lista Roja de los Anfibios y Reptiles del Uruguay*. DINAMA. Montevideo. 64 pp.
- Carreira, S. & Maneyro, R. (2013). Guía de reptiles del Uruguay. Ediciones de la Fuga. Montevideo. 285 pp.
- Carreira, S. & Estrades, A. (2013). Reptiles. Pp. 129-147. En: Soutullo, A., Clavijo, C. & Martínez-Lanfranco, J.A. (eds.). Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares. SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/ MEC, Montevideo.
- Carreira, S. & Baletta, S. (2004). *Stenocercus azureus* (NCN). Reproduction. *Herpetological Review*, 35(3): 270.
- Carreira, S., Meneghel, M. & Achaval, F. (2005). *Reptiles de Uruguay*. D.I.R.A.C. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, 639 pp.
- Cei, J. M. (1993). Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina: Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas (Vol. 14). Museo Reg. Scienze Nat. Torino. 527pp.
- De Boer, W.D., & Prins, H.H.T. (1990). Large herbivores that strive mightily but eat and drink as friends. *Oecologia*, 82(2): 264-274.

- Di-Bernardo, M., Martins, M.B. & Oliveira, R.B. (2003). Répteis. *Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul*. (ed. By Fontana C.S., Bencke, G. A. & Reis, R.) Edipucrs, Porto Alegre, 165-188.
- Di Bernardo, M., Martins, M.B. & Oliveira, R.B. (2000). *Liolaemus occipitalis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2000: e.T39908A10282088. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2000.RLTS.T39908A10282088.en>
- Estrada, A. (2008). Evaluación de las redes de espacios naturales protegidos en Andalucía mediante el uso de modelos espaciales de distribución de vertebrados. *Ecosistemas*, 17 (3): 149-154.
- Estrada, A., Márquez, A.L., Real, R. & Vargas, J.M. (2007). Utilidad de los espacios naturales protegidos de Andalucía para preservar la riqueza de especies de anfibios. *Munibe*, 25: 74-81.
- Etheridge, R. (2000). A review of lizards of the *Liolaemus wiegmanni* group (Squamata, Iguania, Tropiduridae), and a history of morphological change in the sand – dwelling species. *Herpetological Monographs*, 14: 293-352.
- Etheridge, R. & Williams, E.E. (1991). A review of the South American lizard genera *Urostrophus* and *Anisolepis* (Squamata: Iguania: Polychridae). *Bull. of the Museum of comparative zoology*, 152(5): 317-361.
- Felappi, J.F. (2012). *Filogeografía e conservação de Homonota uruguayensis* (Squamata, Phyllodactylidae), lagarto endêmico da Savana Uruguiaia. Dr. Thesis. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Brazil, 81 pp.
- Fielding, A.H., & Bell, J.F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental conservation*, 24(1): 38-49.

- Halloy, M., Etheridge, R. & Burghardt, G.M. (1998). To bury in sand: phylogenetic relationships among lizard species of the boulengeri group, *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropiduridae), based on behavioral characters. *Herpetological Monographs*, 12: 1–37.
- Hosmer, D.W. & Lemeshow, S. (2000). Interpretation of the fitted logistic regression model. *Applied Logistic Regression, Second Edition*, 47-90.
- Kunz, T.S. & Borges-Martins, M. (2013). A new microendemic species of *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae) from southern Brazil and revalidation of *Tropidurus catalanensis* Gudynas & Skuk, 1983. *Zootaxa*, 3681(4): 413-439.
- Langone, J.A., Espinosa., B.M. & Rodríguez-Mazzini, R. (2000). Nuevos registros y observaciones sobre *Anisolepis undulatus* (Wiegmann, 1834) (Squamata: Polychrotidae) en Uruguay. *Cuaderno Herpetologico*, 14(1): 83-84.
- Laplace, P.S. (1825). *Essai philosophique sur les probabilités*. Bachelier, Paris.
- Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74(6): 1659-1673.
- Levinsky, I., Skov, F., Svenning, J.C. & Rahbek, C. (2007). Potential impacts of climate change on the distributions and diversity patterns of European mammals. *Biodiversity and Conservation*, 16: 3803-3816.
- Löwenberg-Neto, P. (2014). Neotropical region: a shapefile of Morrone's (2014) biogeographical regionalisation. *Zootaxa*, 3802 (2): 300-300.
- Maiorano, L., Falcucci, A. & Boitani, L. (2006). Gap analysis of terrestrial vertebrates in Italy: Priorities for conservation planning in a human dominated landscape. *Biological Conservation*, 133: 455-473.
- Margules, C.R. & Pressey, R.L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature*, 405: 243-253.

- Morando, M., Avila, L.J., Baker, J. & Sites Jr., J.W. (2004). Phylogeny and phylogeography of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Liolaemidae): evidence for introgression and incomplete lineage sorting. *Evolution*, 58(4): 842-861.
- Muñoz, A.R. & Real, R. (2006). Assessing the potential range expansion of the exotic monk parakeet in Spain. *Diversity and Distributions*, 12: 656-665.
- Nix, H.A. & Gillison, A.N. (1985). Towards an operational framework for habitat and wildlife management. *Wildlife Management in the Forests and Forestry-controlled Lands in the Tropics and Southern Hemisphere*, 39-55.
- Olivero, J., Fa, J.E., Farfán, M.A., Márquez, A.L., Vargas, J.M., Real, R. & Nasi, R. (2016). Protected African rainforest mammals and climate change. *African Journal of Ecology*, 54(3): 392-397.
- Peñagaricano, F., Fernández, V., Álvarez, A., Petraglia, C., Dell'Acque, M., Gorfinkiel, D., Cal, A., López, N., Pescale, A., Gallego, F., Coiana, N. & Alvez, P. (2011). Mapa de cobertura del suelo de Uruguay. Land cover classification system Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente (MVOTMA). Montevideo. 51pp.
- 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, Princeton.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S. & Borcard, D. (2006). Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87(10): 2614-2625.
- Pollock, L.J., Tingley, R., Morris, W.K., Golding, N., O'Hara, R.B., Parris, K.M., Veski, P.A. & McCarthy, M.A. (2014). Understanding co-occurrence by modelling

- species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM). *Methods in Ecology and Evolution*, 5: 397–406.
- Putman R.J. (1996). Competition and Resource Partitioning in Temperate Ungulate Assemblies. Chapman & Hall, London
- Real, R., Barbosa, A.M. & Vargas, J.M. (2006a). Obtaining environmental favourability functions from logistic regression. *Environmental of Ecological Statistics*, 13: 237–245.
- Real, R., Estrada, A., Barbosa, A.M., Vargas, J.M. (2006b). Aplicación de la lógica difusa al concepto de rareza para su uso en Gap Analysis: el caso de los mamíferos terrestres en Andalucía. *Serie Geográfica*, 13: 99-116.
- Real, R., Romero, D., Olivero, J., Estrada, A., & Márquez, A.L. (2013). Estimating how inflated or obscured effects of climate affect forecasted species distribution. *PloS one*, 8(1), e53646.
- Real, R., Barbosa, A.M., Rodríguez, A., García, F.J., Vargas, J.M., Palomo, L.J. & Delibes, M. (2009). Conservation biogeography of ecologically interacting species: the case of the Iberian lynx and the European rabbit. *Diversity and Distributions*, 15: 390-400.
- Rodrigues, M.T. (1987). Sistemática, ecología e zoogeografía dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*, 31(3): 105-230.
- Romo, H., Munguira, M. & García-Barros, E. (2007). Area selection for the conservation of butterflies in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Animal Biodiversity and Conservation*, 30 (1): 7-27.
- Rouget, M., Richardson, D.M., Cowling, R.M., Lloyd, J.W. & Lombard, A.T. (2003). Current patterns of habitat transformation and future threats to biodiversity in

- terrestrial ecosystems of the Cape Floristic Region, South Africa. *Biological Conservation*, 112(1): 63-85.
- Scott, J.M., Davis, F., Csuti, B., Noss, R., Butterfield, B., Groves, C., Anderson, H., Caicco, S., D'Erchia, F., Edwards Jr., T.C., Ulliman, J. & Wright, R.G. (1993). Gap Analysis: a geographic approach to protection of biological diversity. *Wildlife Monographs*, 123:1-41.
- Sierra, R., Campos, F. & Chamberlin, J. (2002). Assessing biodiversity conservation priorities: ecosystem risk and representativeness in continental Ecuador. *Landscape and Urban Planning*, 59(2): 95-110.
- Torres_Carvajal. (2004). *Stenocercus azureus* (NCN). *Reproduction. Herpetological Review*, 35(2), 172.
- Verrastro, L. & Rauber, R.C. (2013). Reproducción de las hembras de *Liolaemus occipitalis* boulenger, 1885 (Iguania, Liolaemidae) en la región sur de Brasil. *Boletín de la Sociedad Zoológica de Uruguay*, 22: 84-98.
- Verrastro, L., Maneyro, R., Silva, C.M. & Farias, I. (2017). A new species of lizard *Liolaemus* of in the *L. wiegmannii* group from the Uruguayan Savanna (Iguania, Liolaemidae). *Zootaxa*, 4294: 443–461
- Vaz-Ferreira, R., & Sierra de Soriano, B. (1973). Notas ecológicas sobre *Homonota uruguayensis*. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 2: 53-63.
- Vaughn, C.C. & Taylor, C.M. (2000). Macroecology of a host-parasite relationship. *Ecography*, 23(1): 11-20.
- Zadeh, L. A. (1965). Fuzzy sets. *Information and control*, 8(3): 338-353.

**CAPITULO 2: Distribución de especies de Saurios
(Squamata: Sauria) amenazadas en Uruguay y pronósticos
según escenarios futuros de cambio climático.**

INTRODUCCIÓN

El cambio global abarca el conjunto de cambios ambientales, que debe ser entendido como un proceso complejo, resultante de las interacciones entre los diferentes procesos biofísicos afectados por la actividad humana (Duarte, 2006). Los componentes del cambio global son los cambios en los ciclos geoquímicos a nivel mundial, el cambio climático por el aumento de gases invernaderos en la atmósfera debido a los combustibles fósiles y por la deforestación, cambio en el uso del suelo para sistemas agrícolas y urbanos (Postel *et al.*, 1996), y la dispersión de especies invasoras que facilitado por el movimiento de personas atravisan barreras geográficas (Brook *et al.*, 2008). Se proyecta que el cambio de uso del suelo causará el mayor impacto global sobre la biodiversidad para el año 2100, seguido por el cambio climático y por las especies invasoras (Sala *et al.*, 2000).

Existen evidencias de que los reptiles podrían situarse entre los taxones con significativos problemas de conservación (Böhm *et al.*, 2013; Reading *et al.*, 2010), como consecuencia del cambio global ya sea expresado en modificaciones en el uso del suelo como en el clima (Winter *et al.*, 2016), ya que estos organismos son muy vulnerables a los cambios en el microhábitat, tanto por la poca capacidad que tienen algunos para desplazarse, como por las restricciones fisiológicas para regular la temperatura corporal por ser ectotermos (Reading *et al.*, 2010; Sinervo *et al.*, 2010). Las lagartijas, al igual que otros animales ectotermos, dependen de los recursos ambientales para obtener el calor necesario para la regulación de su temperatura corporal (Bogert, 1959; Huey & Slatkin, 1976), ya que termoregulan por procesos fisiológicos y mecanismos comportamentales (Goin *et al.*, 1978). El metabolismo funciona de forma óptima dentro de un pequeño rango de temperatura, por lo tanto, la temperatura corporal es un factor importante que influye en el comportamiento en ectotermos (Bennett,

1980). Todavía queda mucho por explorar sobre los efectos del calentamiento global, pero hay una insinuación de los impactos que puede provocar en aquellas especies que tienen determinaciones del sexo dependiente de la temperatura, como sucede en cocodrilos, tortugas y algunos saurios (Shine *et al.*, 2002; Eggert, 2004).

Es una premisa central en biogeografía que el clima es el principal componente que domina la distribución de las especies, ya sea por evidencia en registros fósiles (Davis & Shaw, 2001), o por tendencias observadas en la actualidad (Walther *et al.*, 2002), por lo tanto, es de esperar que el cambio climático cause un gran impacto en la distribución futura de las especies.

El cambio climático es uno de los componentes del cambio global más difundido y estudiado en la actualidad. El aumento de la concentración de gases de efecto invernadero en la atmósfera establece el principal factor desencadenante del aumento en la temperatura, provocando una serie de alteraciones a largo plazo en el sistema climático. Durante el siglo XXI se esperan cambios importantes en el clima (IPCC, 2014), y para Uruguay se pronostican aumentos en la temperatura y en las precipitaciones acumuladas anuales, así como eventos extremos durante el siglo XXI. Se espera que dichas tendencias se acentúen hacia finales de este siglo (DINAMA 2005) y que estos cambios puedan afectar algún aspecto de la historia de vida de los organismos.

El cambio climático está alterando la biodiversidad del planeta (Vitousek *et al.*, 1997), a diversos niveles y en distinta magnitud, modificando la distribución geográfica de las especies por corrimiento de los rangos de distribución geográfica, es decir, por dispersión de las especies hacia nuevas zonas que presenten condiciones ambientales favorables, principalmente hacia latitudes altas y zonas de mayor altitud (Parmesan, 2006; Pounds *et al.*, 2006; Thuiller *et al.*, 2008), por retracción o expansión de la distribución, y también puede darse extinciones locales o globales de las especies

(Pounds *et al.*, 1999). Uruguay se encuentra en una zona de transición entre sistemas subtropicales y templados (Haretche *et al.* 2012), y por lo tanto, en esta zona los cambios potenciales en el clima pueden implicar una alta tasa de recambio entre biotas subtropicales y templados (Lawler *et al.* 2009). Por lo tanto, es fundamental estudiar la distribución presente y compararlos con la distribución en escenarios futuros, para que sean tenidos en cuenta a la hora de conservar, elaborar planes de manejo y eventualmente mitigar los impactos sobre la biodiversidad (Araújo & Rahbek, 2006). Estos estudios son importantes en zonas de transición que coinciden con los límites de rango de distribución de varias especies, como es el caso de Uruguay que se encuentra entre zonas subtropicales y templadas (Haretche *et al.*, 2012), pues en dicha zona se espera que las poblaciones sean más sensibles a los cambios en el clima (Shmida & Wilson, 1985; Lovejoy & Hannah, 2005).

Es necesario el estudio de las relaciones geográficas entre diferentes especies en el contexto del cambio climático, ya que la dinámica de rango diferencial de especies que interactúan ecológicamente puede tener consecuencias importantes para su potencial de viabilidad. En el contexto de la evaluación de las relaciones biogeográficas entre las especies, los modelos de distribución se han utilizado para mapear la idoneidad del hábitat de cada especie para comparar los determinantes ecológicos y para predecir los lugares donde se puede esperar convivencia (Acevedo *et al.*, 2007b). Los modelos biogeográficos además de ser utilizados para explicar la distribución de las especies (Barbosa *et al.*, 2003), han sido de gran utilidad para: predecir los efectos del cambio global (modificaciones humanas o cambio climático) sobre la distribución de los organismos (Levinsky *et al.*, 2007), establecer las relaciones geográficas entre diferentes taxas que interactúan, tales como competidores, depredadores y sus presas, etc. (Acevedo *et al.*, 2007a; Acevedo *et al.*, 2007b; Acevedo & Cassinello, 2009; Alzaga

et al., 2009; Anderson *et al.*, 2002; Real *et al.*, 2009), y seleccionar áreas importantes para la conservación (Araújo *et al.*, 2002), además de otros usos. Entre los algoritmos para modelar la distribución de las especies se encuentra la Función de Favorabilidad (Acevedo & Real, 2012), que establece cómo varía la probabilidad local de ocurrencia respecto a la probabilidad general esperada por la prevalencia de la especie, que sería el número de presencias dividido entre el número total de casos o celdas (Laplace, 1825).

Las áreas protegidas son una de las herramientas principales de conservación a nivel mundial (Gaston *et al.*, 2008). Han sido consagradas para la protección y mantenimiento de la biodiversidad a largo plazo, asumiendo que la distribución de las especies cambia de forma muy lenta, abordando áreas como si las condiciones ambientales fueran inmutables en el tiempo. Sin embargo, estas áreas son sistemas dinámicos, abiertos a los flujos de energía, materia y propágulos (Zamora, 2010). Por lo tanto, es necesario que en la selección de sitios para la conservación se consideren las posibles modificaciones en la distribución de las especies a causa de los factores que pueden determinar las mismas. Entre estos factores, el cambio climático es uno de los que tiene posibilidades de ser predicho (Araújo & Rahbek, 2006), y por ello, los estudios de los cambios en la distribución geográfica como respuesta al cambio climático se ha convertido en una de las preocupaciones centrales de los biogeógrafos de la conservación.

Es posible comparar la distribución de las especies con la red de áreas protegidas de un territorio a partir de una técnica denominada análisis de los desajustes o desfases en la protección de la biodiversidad ("Biodiversity Gap Analysis"; Scott *et al.*, 1993; Oldfield *et al.*, 2004). Es el procedimiento por el que la distribución de la biodiversidad, en la que se incluye tanto las especies individuales como los patrones complejos y los procesos ecológicos o evolutivos, son comparados con la distribución de las áreas

protegidas. Esta metodología biogeográfica comenzó a aplicarse en Estados Unidos a principios de la década de los noventa (Scott *et al.*, 1993) y desde entonces se ha vuelto una importante herramienta para analizar la idoneidad de una red de áreas protegidas. Básicamente se trata de conocer que áreas son importantes para la conservación y compararlas con las áreas protegidas, para ver si existen desajustes entre ambas (Estrada *et al.*, 2007). Las zonas que se consideran importantes y quedan sin proteger son los "gaps" o desajustes en la conservación, indicando la necesidad de ampliar la red de reservas en el territorio (Estrada *et al.*, 2007).

De las 71 especies de reptiles reconocidas para Uruguay (Carreira & Maneyro, 2013), 24 son prioritarias de conservación para el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP), y dentro de ellas siete son especies de saurios (Carreira & Estrades, 2013). Una de ellas es una especie endémica de la localidad de Cabo Polonio que se considera extinta (*Contomastix charrua*, Cabrera & Carreira, 2009), y por lo tanto, no será incluida en este estudio. Una especie que tampoco será analizada en este trabajo por haber sido descrita recientemente es *Liolaemus gardeli*, que si bien aún no ha sido evaluada seguramente tiene importantes problemas de conservación por tratarse de una especie microendémica del Departamento de Tacuarembó (Verrastro *et al.*, 2017). Finalmente, las especies amenazadas de saurios consideradas en el presente estudio son: *Anisolepis undulatus*, *Homonota uruguayensis*, *Liolaemus occipitalis*, *Liolaemus wiegmannii*, *Stenocercus azureus* y *Tropidurus catalanensis* (para más información ver Tabla 1 en introducción general).

El objetivo principal de este capítulo es describir la distribución espacial en escenarios futuros de cambio climático de los saurios amenazados en Uruguay (*A. undulatus*, *H. uruguayensis*, *L. occipitalis*, *L. wiegmannii*, *S. azureus*, *T. catalanensis*) y evaluar su posible condición futura, además de utilizar dichos modelos en el estudio de

interacciones bióticas entre las especies y para el Análisis de desfasajes. Para ello se cuenta con los siguientes objetivos particulares: 1) Predecir y generar mapas de áreas geográficas favorables y desfavorables de las especies con variables climáticas en la actualidad y en diferentes escenarios futuros, 2) Comparar el componente geográfico de la interacción biótica actual y futura entre las especies de saurios estudiadas, a través de operaciones de lógica difusa, y 3) Determinar áreas importantes para la conservación de estas especies en escenarios futuros de cambio climático, analizar la eficacia que tienen para ello las áreas definidas por el SNAP, y en base a este análisis, generar conocimientos a tener en cuenta en la toma de decisiones para el manejo.

Las hipótesis propuestas son:

- 1- El cambio climático podría modificar la distribución de las especies de saurios estudiados, por tratarse de especies ectotermicas.

Predicción: La distribución de las especies sufrirán una expansión debido al aumento de temperatura.

- 2- La interacción biótica espacial entre las especies pueden sufrir cambios debido a mayor solapamiento entre las distribuciones, ya que se espera una expansión en las distribuciones a causa del cambio climático.

Predicción: Se observara mayor solapamiento entre la distribución de aquellas especies que se encuentran más cercanas.

- 3- Las áreas protegidas definidas por el SNAP pueden tener alteraciones en el grado de eficiencia en la conservación de las especies de saurios en escenarios futuros de cambio climático debido a posibles modificaciones en la distribución de dichas especies.

Predicción: Las distribuciones y las áreas protegidas van a tener un mayor solapamiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó a nivel de todo el territorio uruguayo (30° - 35° S y 53° - 58° W) el cual fue dividido en 177.708 unidades geográficas de 1 km² de área.

Bases de datos: especies y variables ambientales

Se realizó una revisión exhaustiva de los datos de presencia y ausencia para las seis especies (*Anisolepis undulatus*, *Homonota uruguayensis*, *Liolaemus occipitalis*, *Liolaemus wiegmannii*, *Stenocercus azureus* y *Tropidurus catalanensis*) para Uruguay obtenidos de registros en dos colecciones científicas nacionales (Colección Científica de Facultad de Ciencias y Museo Nacional de Historia Natural, Anexo 1). Se utilizaron 19 variables bioclimáticas de temperatura y precipitación además de la altitud obtenidos de WorldClim (www.worldclim.org) para representar la distribución actual y futura de diferentes escenarios de cambio climático (CC) (Tabla 1). La variable altitud, si bien no cambia en escenarios futuros, fue introducida en los análisis para limitar el hábitat de las especies, además la altura influye en las condiciones climáticas pero de manera local. La predicción de los distintos escenarios de CC se basa en estimaciones del grado de emisiones de gases invernadero, proyectados para los años 2050 y 2070, de acuerdo al quinto informe del IPCC (2014). Las proyecciones corresponden a la salida del

pronóstico basado en el modelo HadGm2-AO, que es un modelo de circulación general océano-atmósfera acoplados (CGCM o AOGCM), con una resolución de 30 arcos segundos ($\approx 1\text{km}$), obtenidos de WorldClim (www.worldclim.org). Se eligió dicho modelo por ser el sucesor de Had_CM3 (IPCC, 2001), el cual según estudios climatológicos regionales es el que tiene mejor ajuste con la climatología observada (DINAMA, 2005), ya que se ha demostrado que coincide con la climatología tanto en la zona tropical como en la extra tropical (Brands *et al.*, 2013).

Tabla 1. Variables Bioclimáticas de temperatura y precipitación más la variable de Altura, utilizadas en los modelos climáticos actuales y de predicción de escenarios futuros para Uruguay.

Código	Variable
B1	Temperatura media anual
B2	Rango medio diario de la media mensual (Temp. máx. - Temp. mín)
B3	Isotermalidad (B2 / B7) * 100
B4	Temperatura estacional (desviación estándar * 100)
B5	Temperatura del mes más cálido (enero)
B6	Temperatura del mes más frío (julio)
B7	Rango de temperatura anual (B5 - B6)
B8	Temperatura media del mes más húmedo (abril)
B9	Temperatura media del mes más seco (agosto)
B10	Temperatura media del trimestre más cálido (enero, febrero, marzo)
B11	Temperatura del trimestre más frío (julio, agosto, setiembre)
B12	Precipitación media anual
B13	Precipitación del mes más húmedo (abril)
B14	Precipitaciones del mes más seco (agosto)
B15	Precipitación estacional (coeficiente de variación * 100)
B16	Precipitación del trimestre más húmedo (abril, mayo y junio)
B17	Precipitación del trimestre más seco (julio, agosto y setiembre)
B18	Precipitación del trimestre más cálido (enero, febrero y marzo)

B19	Precipitación del trimestre más frío (julio, agosto y setiembre)
Alt	Altura en metros

El IPCC propone cuatro escenarios de emisión (IPCC, 2014) (Fig. 1), que exploran distintas vías de concentración representativas (RCP, Representative Concentration Pathways), basadas en el desarrollo tecnológico, económico, político-social y demográfico:

- RCP3-PD (2.6) (optimista): Las emisiones de gases se reducen considerablemente con el tiempo (Van Vuuren *et al.*, 2007, 2006).
- RCP 4.5 (moderado): La emisión se estabiliza antes del 2100 por tecnologías y estrategias para la reducción de emisiones de gases (Clarke *et al.*, 2007; Smith & Wigley, 2006; Wise *et al.*, 2009)
- RCP 6.0 (moderado): La emisión se estabiliza después del 2100 por tecnologías y estrategias para la reducción de emisiones de gases (Fujino *et al.*, 2006; Hijioka *et al.*, 2008).
- RCP 8.5 (severo): Alta demanda de energía y de emisiones de gases de efecto invernadero en ausencia de políticas de cambio climático (Riahi *et al.*, 2007).

Los dos escenarios de gases de efecto invernadero que fueron escogidos para realizar este estudio son considerados los más extremos y opuestos, actualmente propuestos por el IPCC (2014): RCP 2.6 (optimista) y RCP 8.5 (pesimista).

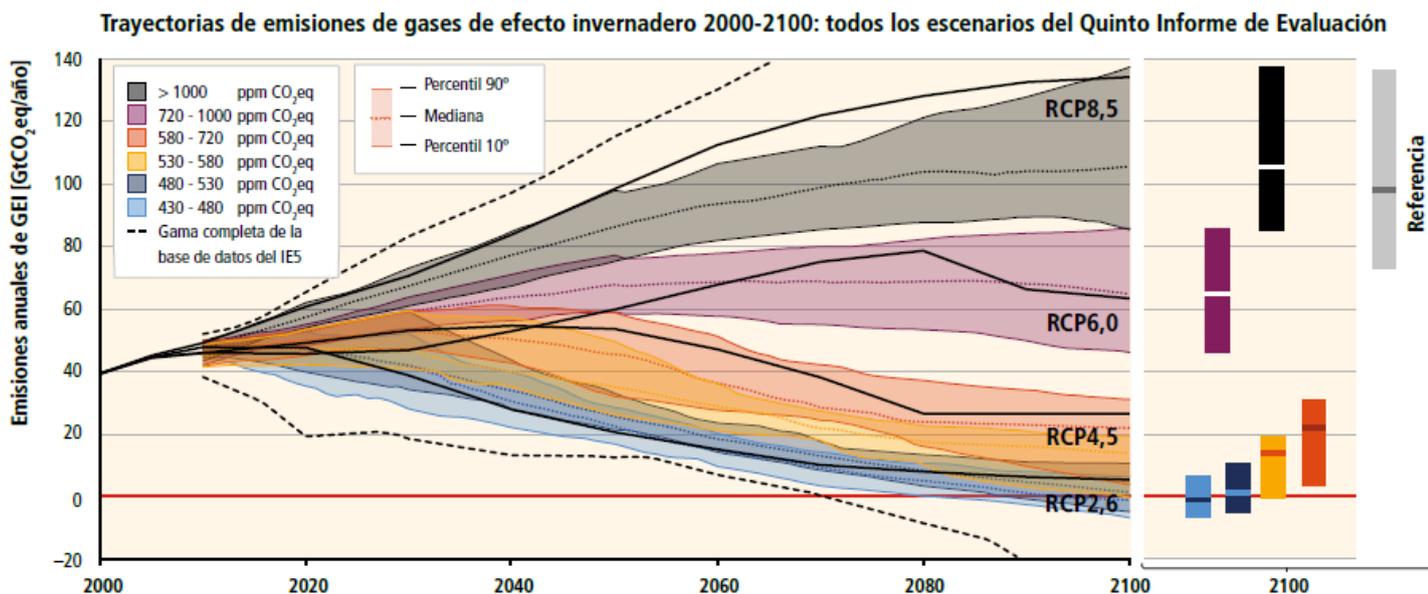


Figura 1. Trayectoria de las emisiones globales GEI (GtCO₂ eq/año) en los cuatro escenarios RCP, de referencia y mitigación para distintos niveles de concentración a largo plazo (periodo 2000 – 2100) (IPCC, 2014).

Elaboración de los modelos de distribución

Para modelar la distribución de las seis especies de saurios se aplicó el modelo basado en la Función de Favorabilidad (Real *et al.*, 2006); para ello se utilizaron los paquetes modEvA y fuzzySim (Barbosa *et al.*, 2014; Barbosa, 2015) implementados en el programa estadístico R (versión 3.2.5). Dichos paquetes incluyen la selección de variables por la tasa de falso descubrimiento (FDR) para controlar el incremento del error tipo I (multicolinealidad), usando el procedimiento de Benjamini & Hochberg (1995). Además de la Función de Favorabilidad para cada modelo, se obtuvo el valor de favorabilidad (F) para cada unidad geográfica que se clasificó en tres intervalos: $F < 0,2$ corresponde a áreas desfavorables, $0,2 < F < 0,8$ áreas de favorabilidad intermedia y $F > 0,8$ son áreas de alta favorabilidad. Para representar la distribución en escenarios futuros, se utilizó la función de favorabilidad del modelo actual y se modificaron los valores correspondientes a las variables explicativas del modelo (Real *et al.*, 2010). Para la representación de las áreas favorables y desfavorables para cada especie en mapas de

distribución, se empleó el programa Quantum GIS (QGIS, versión 2.8.7) para la distribución actual y de escenarios futuros.

Se evaluó el poder de discriminación de los modelos según su tasa de clasificación correcta (CCR), la sensibilidad (la proporción de presencias que predice correctamente el número total de presencias) y especificidad (la proporción de ausencias que predice el número total de ausencias), utilizando el valor de $F=0,5$ como umbral de clasificación de acuerdo con el concepto de favorabilidad (Real *et al.*, 2006). También se utilizó para evaluar el poder de discriminación de los modelos el área bajo la curva (AUC) de la curva Característica Operativa del Receptor (ROC), que es independiente de cualquier umbral de favorabilidad (Hosmer & Lemeshow, 2000).

Análisis de la interacción biótica

Se estudió el componente geográfico de la interacción biótica según Acevedo *et al.* (2011), entre las especies costeras parapátridas *Liolaemus wiegmanni* y *Liolaemus occipitalis*, y entre las especies *Homonota uruguayensis*, *Tropidurus catalanensis* y *Stenocercus azureus* que se restringen al norte de Uruguay. Las áreas simultáneamente favorables, es decir la favorabilidad de intersección (FI), para más de una especie puede ser identificada por la intersección borrosa, es decir, el valor mínimo de favorabilidad de dos especies en un lugar dado (Zadeh, 1965).

Los valores de favorabilidad de intersección se dividieron en 10 intervalos (entre 0 y 1), y se calcularon valores de favorabilidad individual a cada intervalo para cada par de especies. La forma de las curvas nos informa sobre el equilibrio de favorabilidad entre las especies estudiadas. A lo largo del gradiente definido por la FI, se dividió la curva en intervalos fijos: $FI < 0,2$ (áreas que al menos para una especie eran desfavorables) y $FI > 0,8$ (áreas altamente favorables simultáneamente para dos especies). Se

seleccionaron estos intervalos fijos para definir áreas claramente desfavorables ($F < 0,2$), muy favorables ($F > 0,8$) y favorabilidad intermedia ($0,2 < F < 0,8$) (Muñoz & Real 2006). Se examinó si las interacciones bióticas espaciales entre las especies de saurios estudiadas sufrirán alguna modificación por efecto del CC.

El término de interacción biótica no se limita a una relación de competencia entre las especies, sino que es el solapamiento de las áreas favorables entre ellas que puede permitir una coexistencia potencial. El hecho de que la favorabilidad de una especie sea mayor comparada con otra especie en una zona determinada, no quiere decir que haya competencia, sino que la explicación puede ser histórica o ecológica.

Análisis de desfasaje de la conservación

Se realizó un análisis de desfasajes para determinar posibles desfasajes entre las áreas prioritarias para la conservación y la red de áreas protegidas SNAP, utilizando como indicadores de riqueza un índice basado en la acumulación de los valores de favorabilidad obtenidos para cada especie en cada localidad (Estrada, 2008). Los modelos de favorabilidad (Real *et al.*, 2006, Acevedo & Real, 2012) permiten distinguir entre localidades cuyas condiciones ambientales favorecen la presencia de la especie y localidades donde las condiciones son perjudiciales para la especie independientemente del efecto de la prevalencia de la especie dentro del estudio, y permite a través de la lógica difusa la suma de los modelos y realizar este tipo de análisis (Acevedo & Real, 2012).

La riqueza obtenida por lógica difusa no refleja necesariamente las zonas donde se concentran más especies, sino aquellas zonas que son favorables para más especies (Olivero *et al.*, 2016).

La Favorabilidad Acumulada (FA_{ij}), se calculó sumando el valor de favorabilidad (F_i) de todos los taxones *i* en cada célula *j* del área de estudio, según Olivero *et al.*, 2016: $FA_{ij} = \sum F_i$

El objetivo de este análisis, es evaluar la eficiencia del Sistema Nacional de Áreas Protegidas frente a los cambios en la distribución de las especies de saurios prioritarios para la conservación, tomando como referencia un FA_j>2,0 (debido a que es el valor de la mediana que se obtuvo para FA_j), debido a que es el valor de la mediana que se obtuvo para FA_j. También se hizo el análisis de desfasaje de algunas especies de forma individual evaluando las unidades geográficas de F>0,5 que están protegidas por el SNAP, ya que las áreas con este valor se consideran de favorabilidad intermedia a alta para las especies.

RESULTADOS

En la Tabla 2, se muestran las variables incluidas en el modelo y sus coeficientes en la función de favorabilidad.

La capacidad de discriminación evaluada por el área bajo la curva ROC (AUC) de *A. undulatus* es regular, para *S. azureus* fue buena (según Hosmer & Lemeshow, 2000), y para el resto de las especies fue de muy buena a excelente (según Hosmer & Lemeshow, 2000). La evaluación de la capacidad de clasificación por la tasa de clasificación correcta (CCR), sensibilidad y especificidad en general fueron muy buenos para cada modelo a excepción de *A.undulatus* (Tabla 3).

Los mapas que representan las áreas favorables y desfavorables de los modelos de distribución de las seis especies de saurios basado en variables bioclimáticas en la

actualidad y proyectado a escenarios futuros (para el 2050 y 2070) se muestran en la Figura 2 (A – F). Se observa que para las especies *H. uruguayensis*, *S. azureus* y *T. catalanensis* se espera una expansión de su distribución que abarca todo el territorio uruguayo en escenarios futuros de cambio climático. En el caso de *L.occipitalis*, está especie también experimentaría una expansión pero de forma más gradual. Por otro lado se podría decir que *A. undulatus* en alguno de los escenarios muestra una leve retracción en su distribución. Finalmente *L. wiegmannii* es la especie que más sufrió con un cambio abrupto de retracción en su distribución, con la tendencia a desaparecer en los cuatro escenarios futuros de cambio climático estudiados.

Tabla 2. Función de favorabilidad obtenida para los modelos de cada especie. El significado de las abreviaturas que se muestra en las ecuaciones figura en la Tabla 1.

Especie	Función de Favorabilidad
<i>Anisolepis undulatus</i>	$F=1-(1/(1+\exp(13.0574-0.5689*B7)))$
<i>Homonota uruguayensis</i>	$F=1-(1/(1+\exp(6.8208+0.0098*B12-0.2306*B14+0.1634*B16-0.3202*B15-2.4457*B6)))$
<i>Liolaemus occipitalis</i>	$F=1-(1/(1+\exp(-87.2359+11.5720*B6)))$
<i>Liolaemus wiegmannii</i>	$F=1-(1/(1+\exp(11.247-0.09*ALT-0.057*B18-0.033*B16)))$
<i>Stenocercus azureus</i>	$F=1-(1/(1+\exp(-14.8892+0.0144*ALT+0.1231*B18)))$
<i>Tropidurus catalanensis</i>	$F=1-(1/(1+\exp(-44.3460+0.2202*B18+0.1832*B16)))$

Tabla 3. Valores obtenidos de los índices para evaluar de la discriminación y clasificación de cada modelo: Área bajo la curva ROC (AUC), tasa de clasificación correcta (CCR), sensibilidad y especificidad.

Especie	AUC	CCR	Sensibilidad	Especificidad
<i>Anisolepis undulatus</i>	0,725	0,754	0,5	0,754
<i>Homonota uruguayensis</i>	0,943	0,877	0,841	0,877
<i>Liolaemus occipitalis</i>	0,975	0,899	1,0	0,899
<i>Liolaemus wiegmannii</i>	0,962	0,874	0,954	0,874

<i>Stenocercus azureus</i>	0,899	0,815	0,882	0,815
<i>Tropidurus catalanensis</i>	0,961	0,867	0,917	0,867

Interacción biótica

Las relaciones de interacción geográfica de las especies estudiadas en términos de favorabilidad, tanto en la actualidad como en los escenarios futuros de CC, se encuentran representadas en la Figura 3, 4 y 5. La interacción de las especies *H. uruguayensis*, *T. catalanensis* y *S. azureus* en escenarios futuros son de un 100% de solapamiento, en donde ninguna de las especies en todas las combinaciones tiene valores de favorabilidad por encima de la otra especie (Figura 3). En el caso de la interacción de *L. wiegmanni* con las especies de *A. undulatus*, *L. occipitalis*, se estudiaron solo en la actualidad ya que en el futuro no hay solapamiento, debido a la desaparición de *L. wiegmanni* (Fig. 4). Entre las especies *L. occipitalis* y *A. undulatus* se encontraron diferencias en las interacciones actuales con las futuras, ya que en la actualidad se observa dominancia en términos de favorabilidad ambiental por parte de *A. undulatus* sobre *L. occipitalis* y en los escenarios futuros esta dominancia se invierte (Fig. 5).

Actual

Anisolepis undulatus

A)

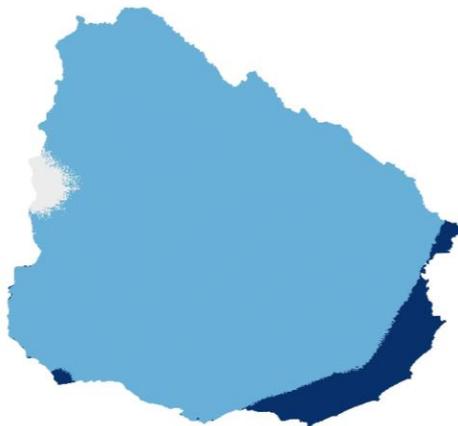


Favorabilidad

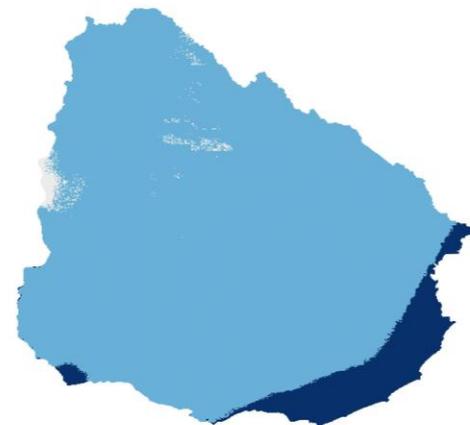
- 0.0000 - 0.2000 Baja
- 0.2001 - 0.8000 Intermedia
- 0.8001 - 1.0000 Alta



2050

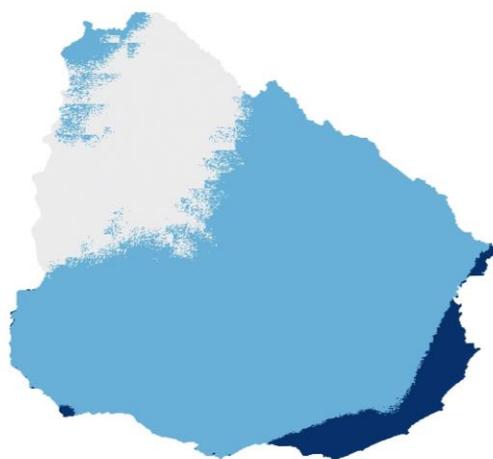


RCP 2.6

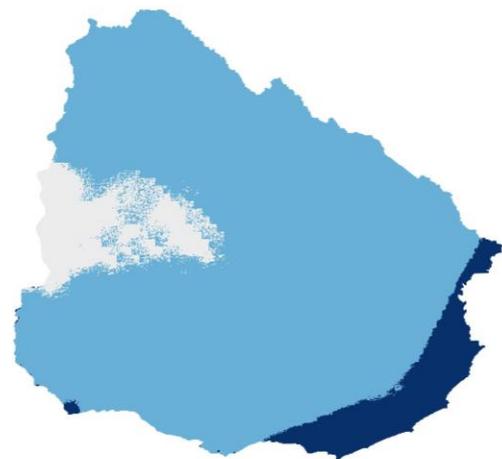


RCP 8.5

2070



RCP 2.6

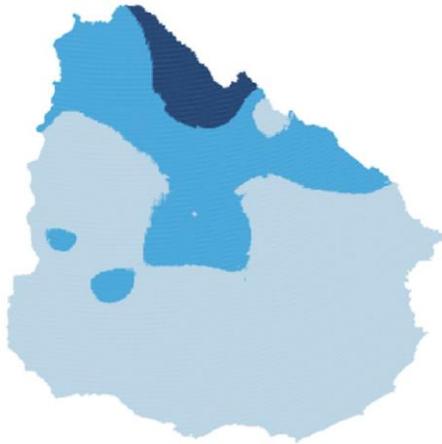


RCP 8.5

Actual

Homonota uruguayensis

B)

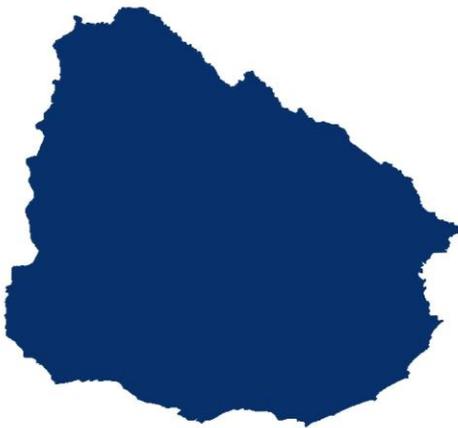


Favorabilidad

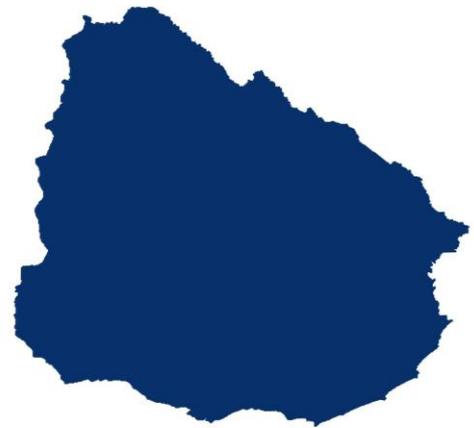
- 0.0000 - 0.2000 Baja
- 0.2001 - 0.8000 Intermedia
- 0.8001 - 1.0000 Alta



2050

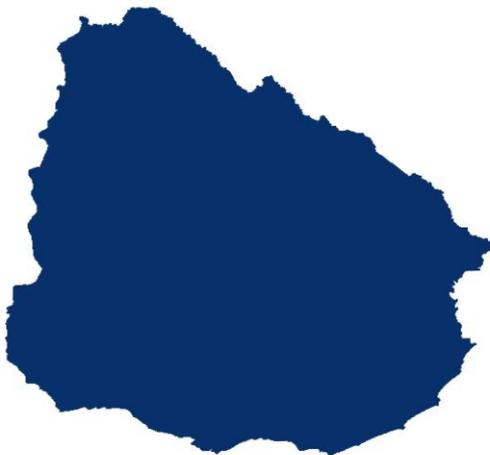


RCP 2.6

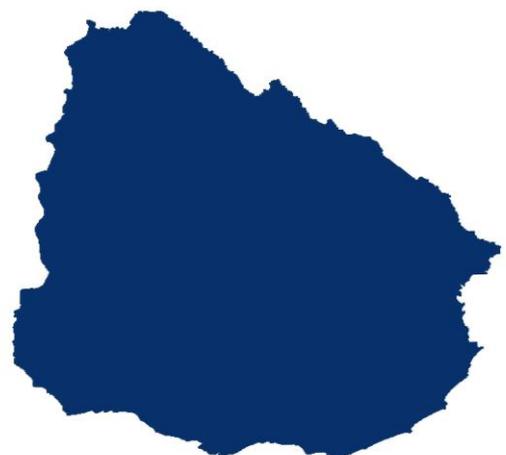


RCP 8.5

2070



RCP 2.6

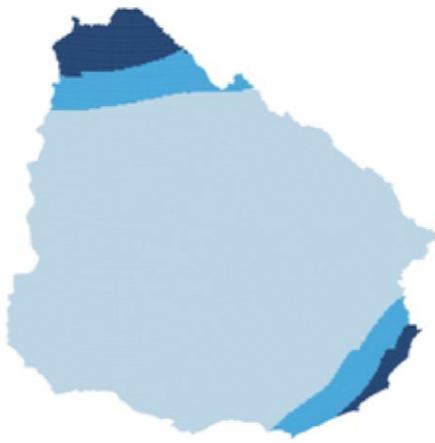


RCP 8.5

Actual

Liolaemus occipitalis

C)

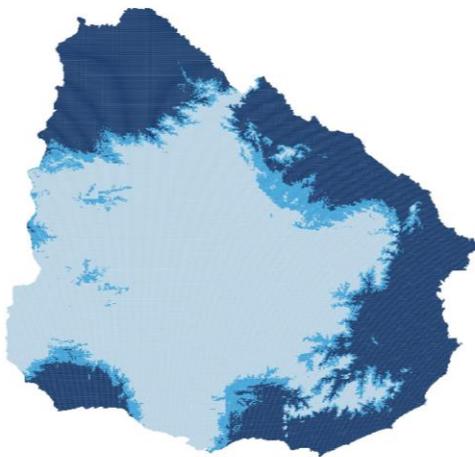


Favorabilidad

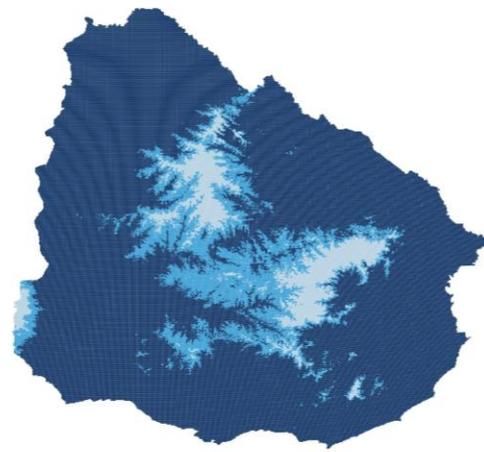
- 0.0000 - 0.2000 Baja
- 0.2001 - 0.8000 Intermedia
- 0.8001 - 1.0000 Alta



2050

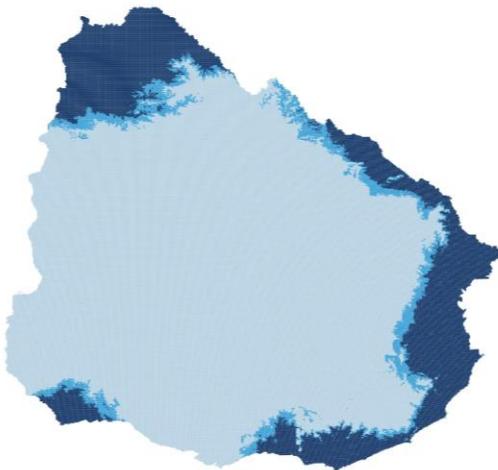


RCP 2.6



RCP 8.5

2070



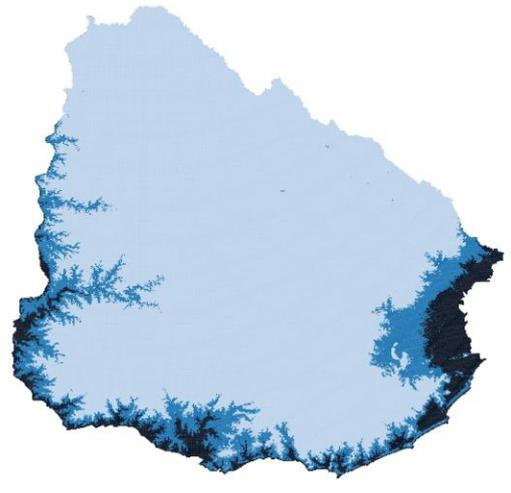
RCP 2.6



RCP 8.5

D) **Actual**

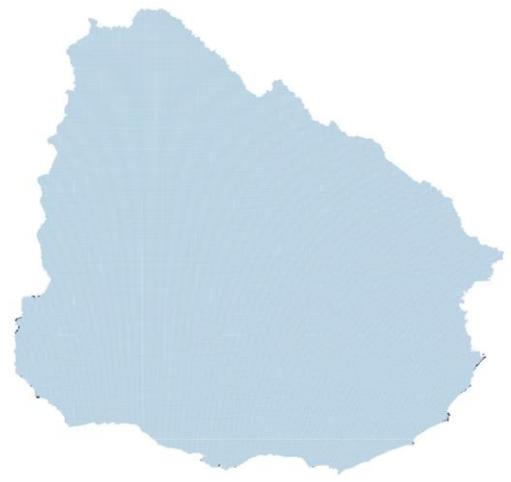
Liolaemus wiegmannii



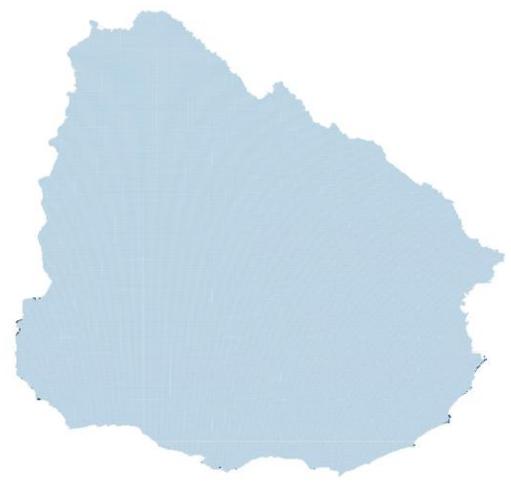
Favorabilidad
0.0000 - 0.2000 Baja
0.2001 - 0.8000 Intermedia
0.8001 - 1.0000 Alta



2050

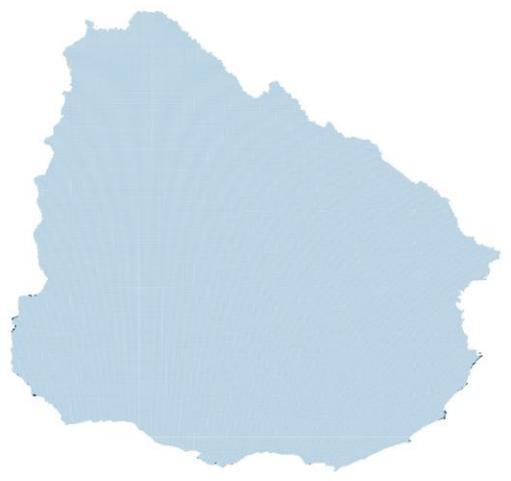


RCP 2.6

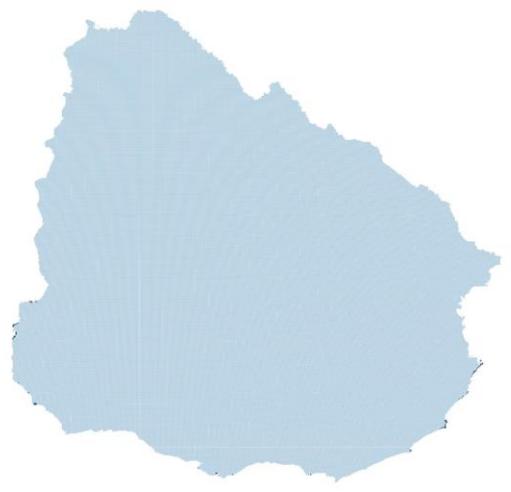


RCP 8.5

2070



RCP 2.6

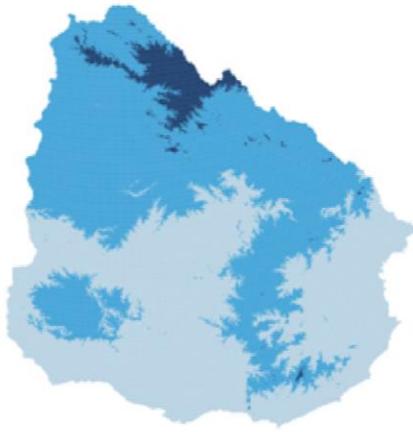


RCP 8.5

Actual

Stenocercus azureus

E)

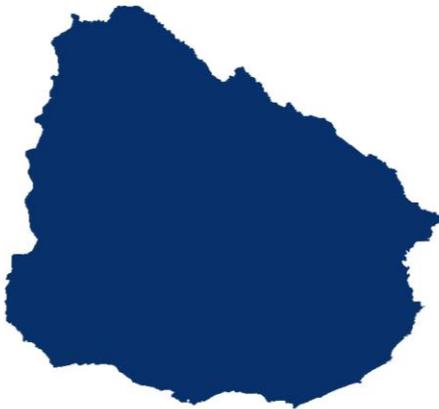


Favorabilidad

- 0.0000 - 0.2000 Baja
- 0.2001 - 0.8000 Intermedia
- 0.8001 - 1.0000 Alta



2050



RCP 2.6

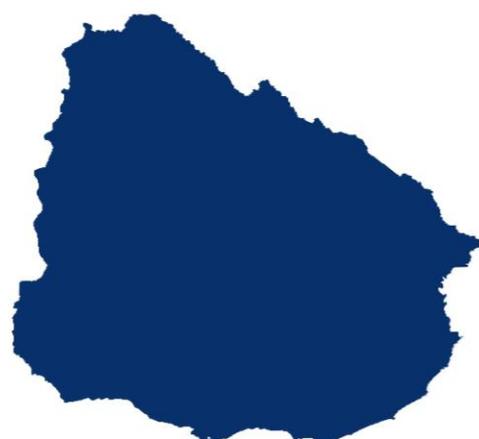


RCP 8.5

2070



RCP 2.6



RCP 8.5

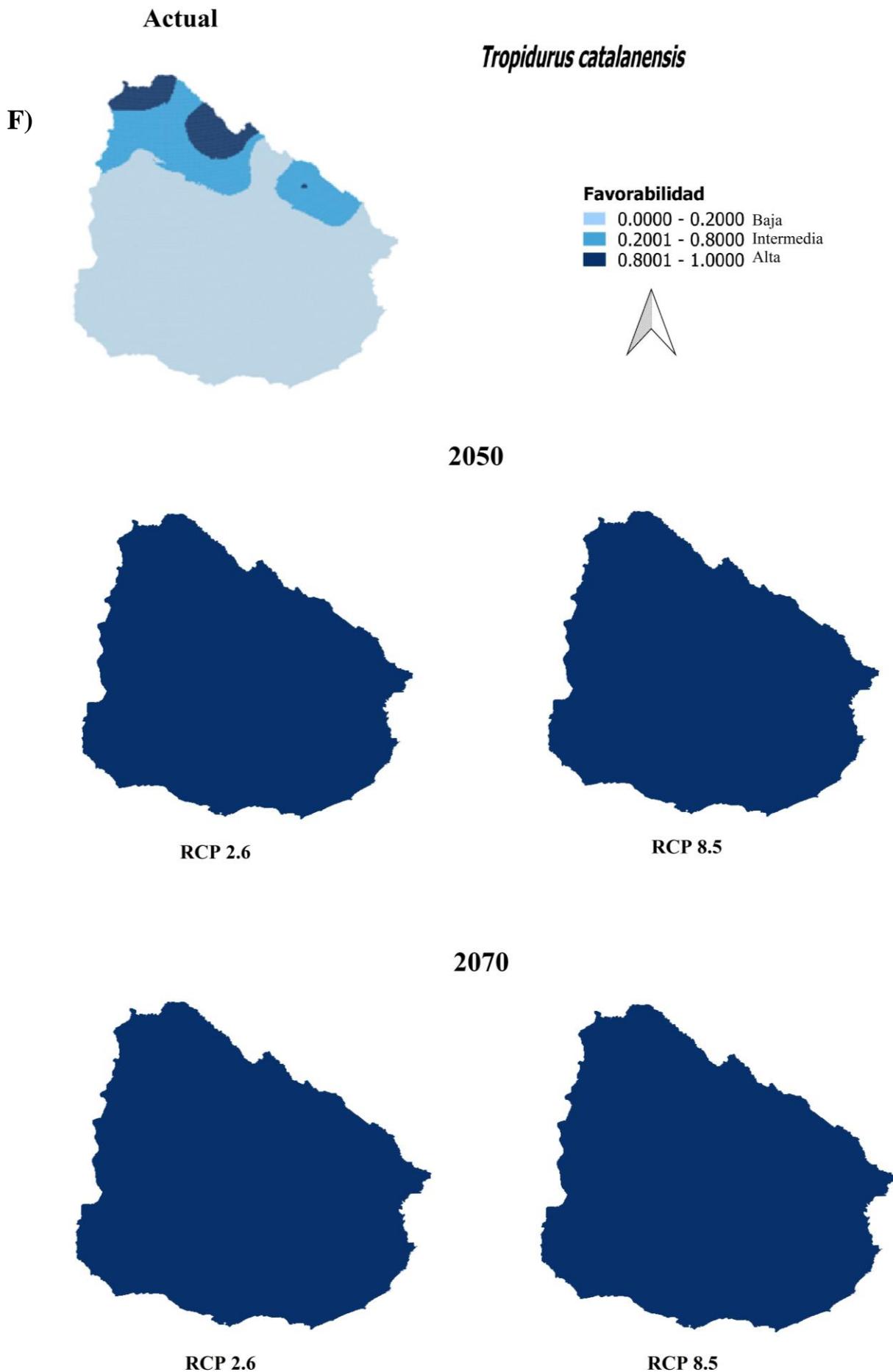


Figura 2. Mapas con las áreas de favorabilidad de los modelos de distribución para cada especie, en los escenarios actuales y futuros. En los escenarios RCP 2.6 son de mitigación de la emisión de gases de efecto invernadero (optimista) y los escenarios RCP 8.5 son de altas emisiones de gases (severo), para los años 2050 y 2070

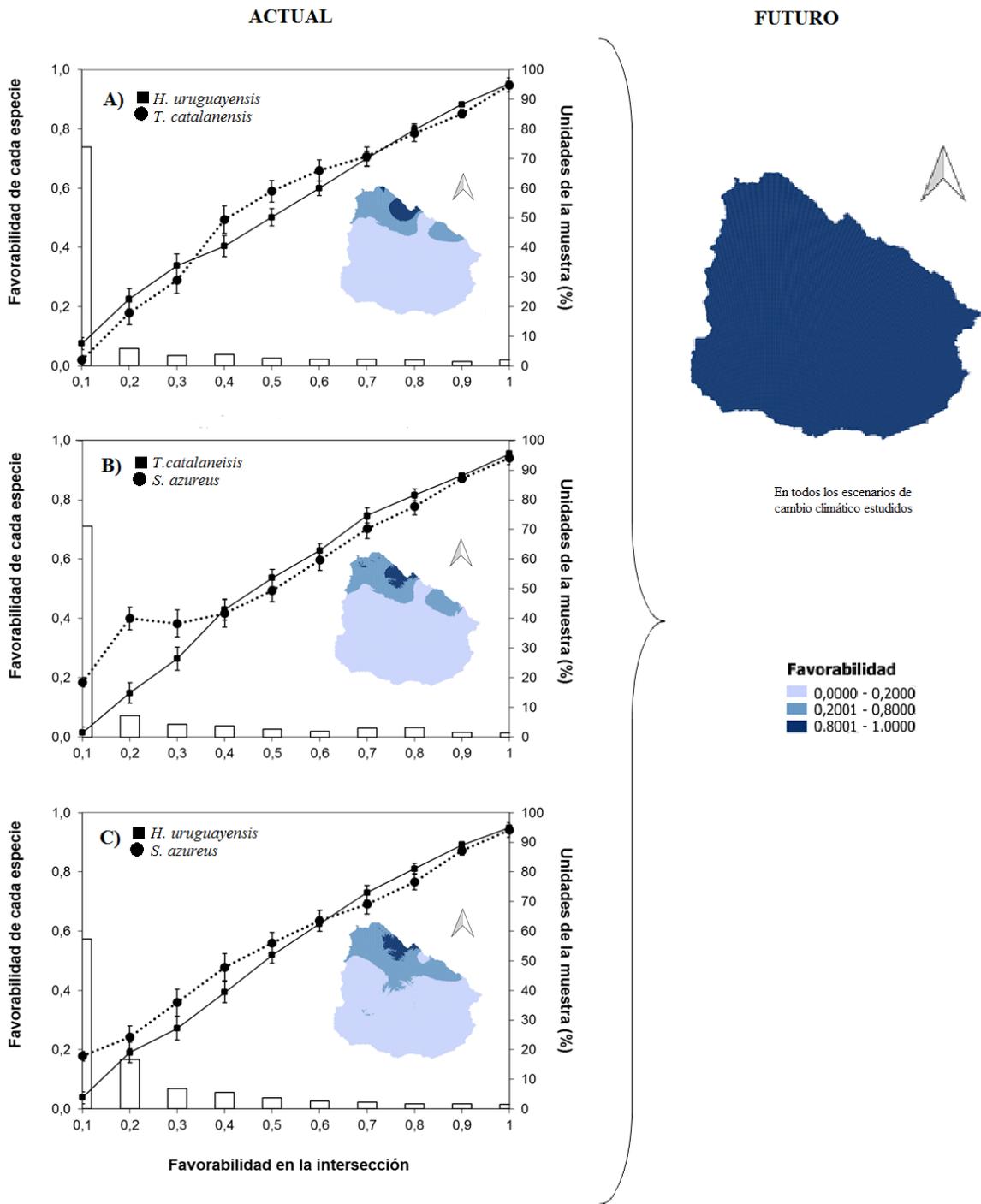


Figura 3. Relación biogeográfica entre especies de saurios que se distribuyen al norte de Uruguay (*H. uruguayensis*, *S. azureus* y *T. catalanensis*), a partir de variables climáticas actuales y escenarios futuros. Se muestran las variaciones de las medias de favorabilidad (intervalos de confianza 95%) de cada especie a lo largo de los gradientes definidos por los valores absolutos de superposición local, favorabilidad en la intersección (FI). El número de sitios de muestreo en cada intervalo también se muestra en el segundo eje y.

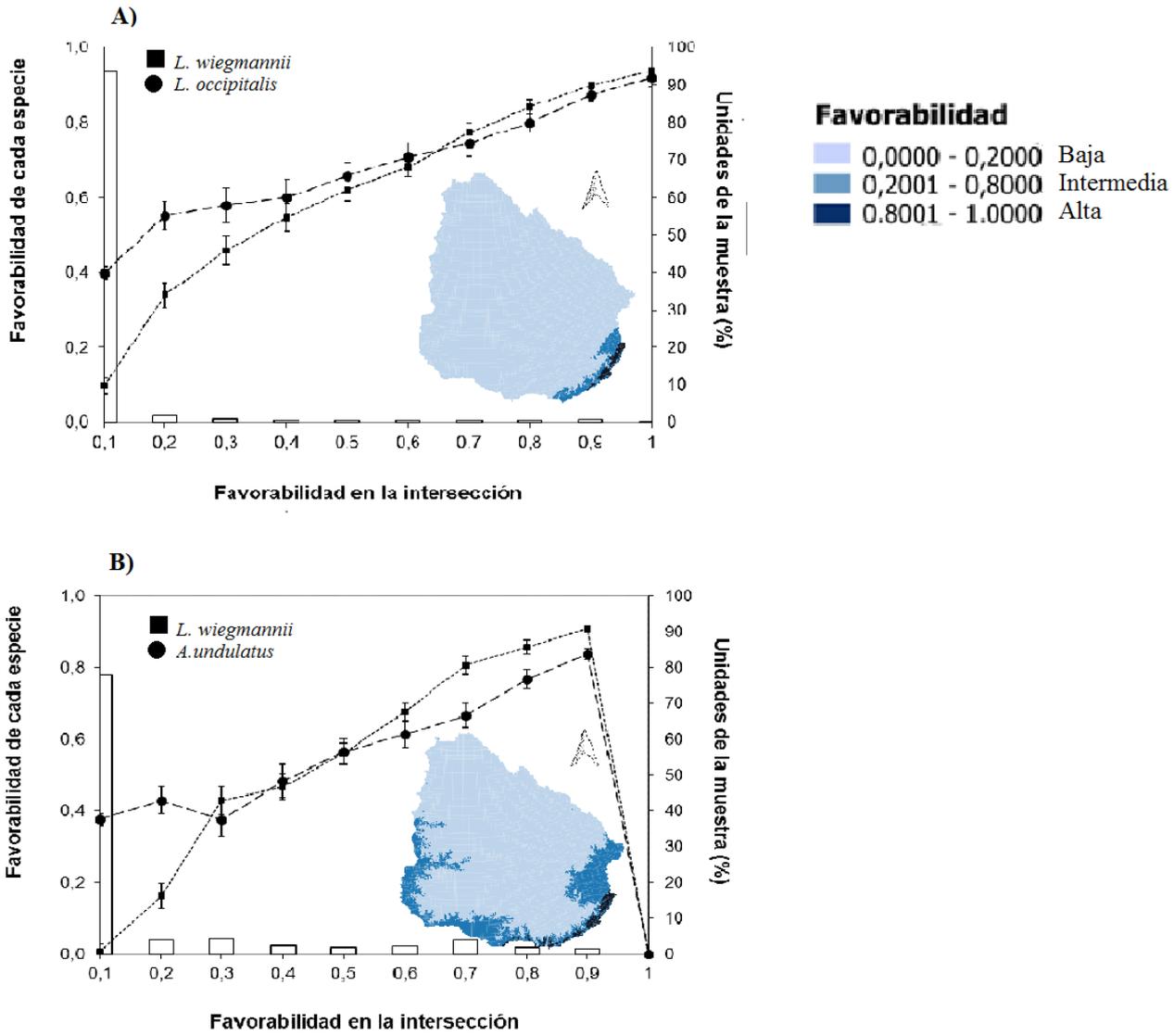
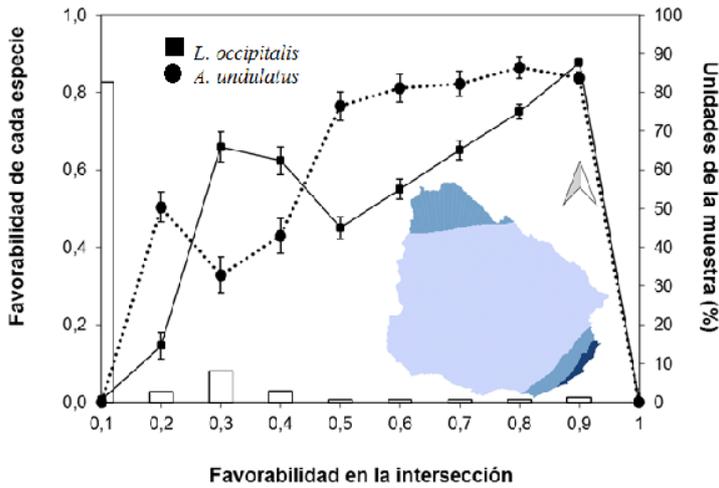


Figura 4. Relación biogeográfica entre especies de saurios, a partir de variables climáticas actuales y escenarios futuros: A) *L. wiegmannii* y *L. occipitalis*; B) *L. wiegmannii* y *A. Undulatus*. Se muestran las variaciones de las medias de favorabilidad (intervalos de confianza 95%) de cada especie a lo largo de los gradientes definidos por los valores absolutos de superposición local, favorabilidad en la intersección (FI). El número de sitios de muestreo en cada intervalo también se muestra en el segundo eje y.

ACTUAL



Favorabilidad

- 0,0000 - 0,2000 Baja
- 0,2001 - 0,8000 Intermedia
- 0,8001 - 1,0000 Alta

FUTURO

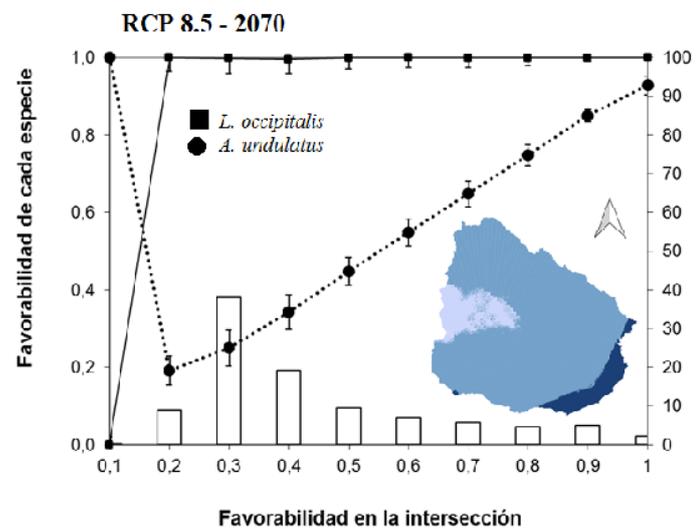
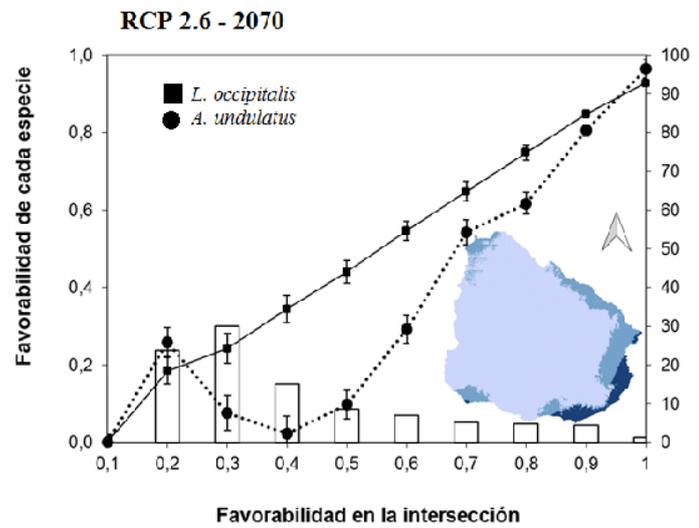


Figura 5. Relación biogeográfica entre especies de saurios, a partir de variables climáticas actuales y escenarios futuros: *Liolaemus occipitalis* y *Anisolepis undulatus*. Se muestran las variaciones de las medias de favorabilidad (intervalos de confianza 95%) de cada especie a lo largo de los gradientes definidos por los valores absolutos de superposición local, favorabilidad en la intersección (FI). El número de sitios de muestreo en cada intervalo también se muestra en el segundo eje y.

Análisis de desfasajes

La favorabilidad acumulada de las seis especies de saurios (representada en un rango de 0,0 a 5,0 que es el valor máximo obtenido de la suma de la favorabilidad), tiene un total de 27.837 cuadrículas o unidades geográficas con $F > 2,0$, de las cuales 1.793 (6,44%) se encuentran solapadas con las AP Rincón de Franquía, Valle de Lunarejo,

Laureles – Cañas (en proceso de ingreso al SNAP), San Miguel, Cerro Verde, Potrerillo de Santa Teresa (en proceso de ingreso al SNAP), Laguna Negra (en proceso de elaboración y estudio de propuesta), Laguna de Castillos (en proceso de elaboración y estudio de propuesta), y Cabo Polonio (Figura 6, Anexo 3). En los escenarios RCP 2.6 y RCP 5.8 para el año 2070, se observa un incremento del porcentaje de solapamiento con todas las AP ingresadas en el SNAP (Fig. 6).

En el caso particular de las especies *A. undulatus* y *L. wiegmanni* que sufrirían una retracción de su distribución en el futuro, se ven afectadas por la reducción del grado de cobertura de las AP (Fig. 7, Tabla 4).

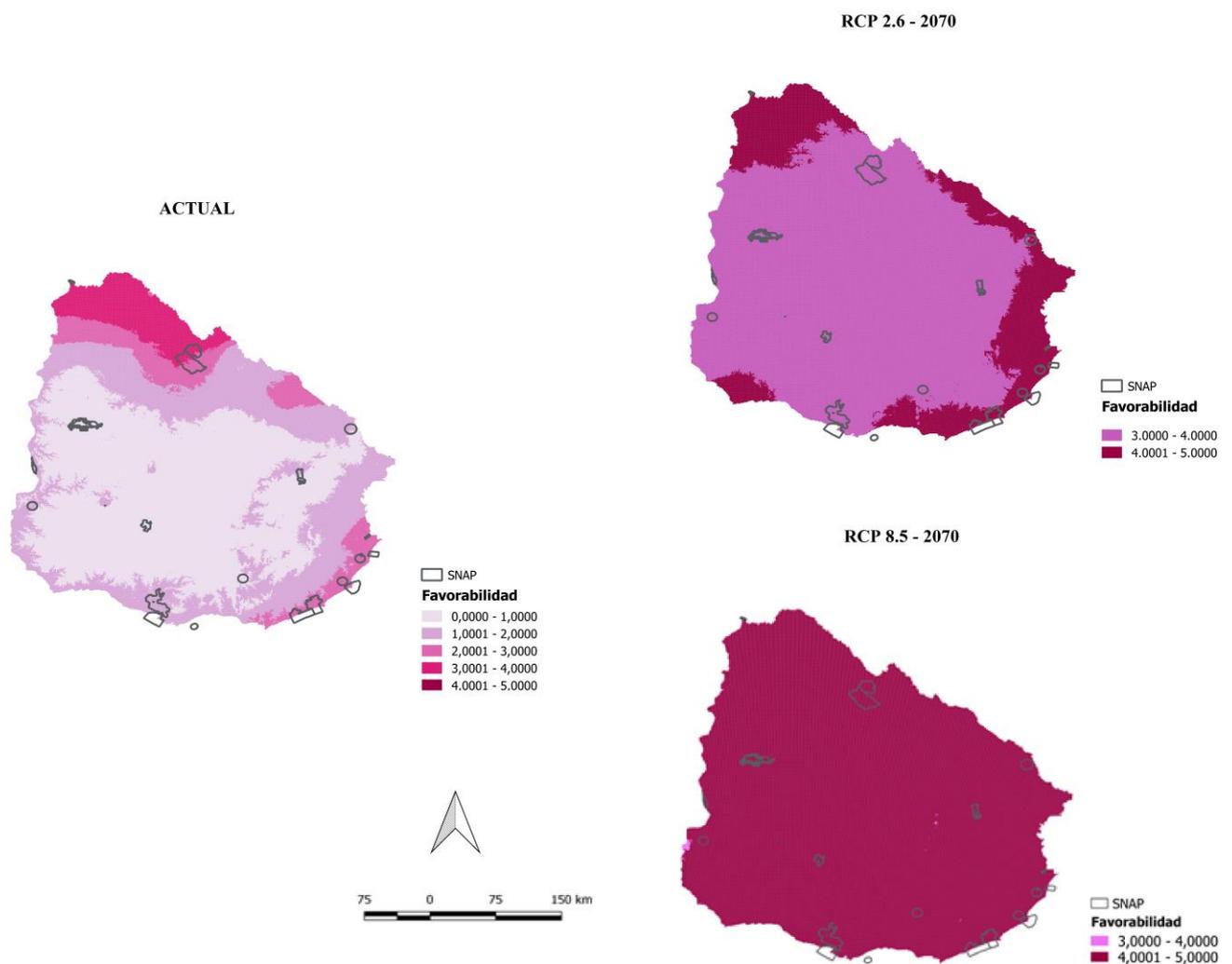
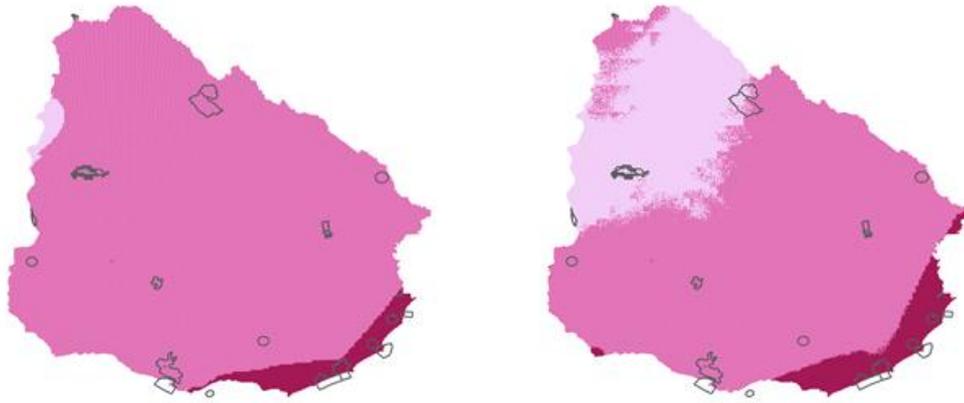


Figura 6. Superposición de la favorabilidad acumulada de las especies de *A. undulatus*, *L. occipitalis*, *L. wiegmanni*, *H. uruguayensis*, *T. catalanensis* y *S. azureus*, en la distribución actual y en escenarios futuros de cambio climático con las áreas protegidas pertenecientes al SNAP.

Anisolepis undulatus

ACTUAL

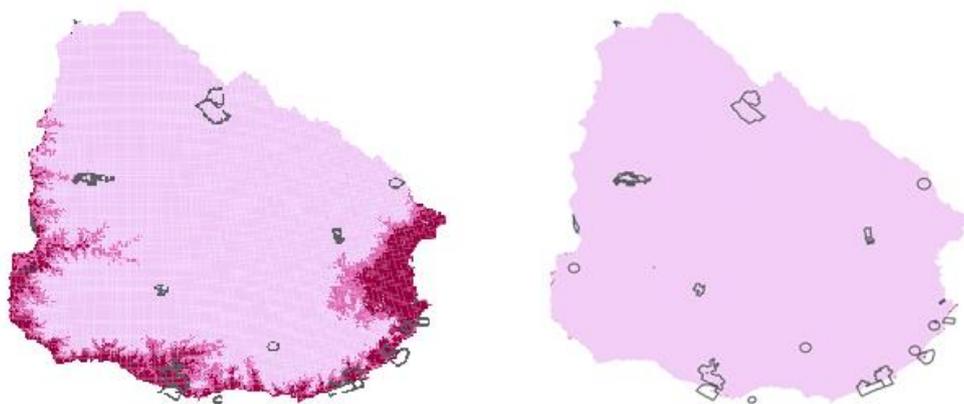
RCP 2.6- 2070



Liolaemus wiegmanni

ACTUAL

RCP 8.5 - 2070



□ SNAP
Favorabilidad
0,0000 - 0,2000
0,2001 - 0,8000
0,8001 - 1,0000

75 0 75 150 km

Figura 7. Superposición de la favorabilidad de *A. undulatus* y *L. wiegmanni* en la actualidad y en escenarios futuros de cambio climático con las áreas protegidas pertenecientes al SNAP.

Tabla 4. Número de unidades geográficas (UG) con favorabilidad $F > 0,5$, el número de UG que se superponen a Áreas protegidas (AP) y su porcentaje (%), además de cuáles son las AP que corresponden a dicha superposición. Para *A. undulatus* y *L. wiegamanni* en escenarios actual y futuro. El número total de UG en el área de estudio es de 177708

Especie		N° de UG con $F > 0,5$	N° de UG que superponen con las AP (%)	AP
<i>A. undulatus</i>	Actual	43.792	1778 (4,06)	Paso Centurión, San Miguel, Cerro Verde, Potrerillo de Santa Teresa, Laguna Negra, Laguna de Castillos, Cabo Polonio, Laguna de Rocha, Laguna Garzón, Arequita, Humedales de Santa Lucía
	RCP 2.6 - 2070	39.902	1446 (3,62)	Las mismas AP que en el escenario actual
<i>L. wiegmanni</i>	Actual	11.516	1256 (10,91)	Cerro Verde, Potrerillo de Santa Teresa, Laguna Negra, Laguna de Castillos, Cabo Polonio, Laguna de Rocha, Laguna Garzón, Humedales de Santa Lucía, Bosques del Río Negro Esteros de Farrapos
	RCP 8.5 - 2070	74	16 (21,6)	Cabo Polonio, Humedales de Santa Lucía

DISCUSIÓN

Modelos de distribución en escenarios futuros de Cambio Climático (CC)

Los resultados indican que la mayoría de las especies de saurios estudiadas podrían expandir su distribución en Uruguay en los escenarios futuro de CC incluidos en este estudio, menos *Anisolepis undulatus* y *Liolaemus wiegmanni* (Fig. 2). El cambio climático parecería afectar positivamente a los reptiles, aumentando el área de ocupación potencial de las especies a medida que aumenta la temperatura, a diferencia de los anfibios que estarían más relacionados con las precipitaciones que los reptiles, ya que éstos generalmente pueden adaptarse a condiciones más secas (Currie, 2001; Bickford *et al.* 2010). Sin embargo, las variables que predominaron en los modelos de este estudio incluyen variables tanto de temperatura como de precipitación (Tabla 2). Es probable que la fauna herpetológica sea más sensible a los enfriamientos que al calentamiento global por tratarse de especies ectotérmicas (Snyder & Weathers, 1975).

Este fenómeno de expansión puede ser observado en zonas templadas, ya que se ha constatado que el CC tiene como efecto principalmente el corrimiento en la distribución hacia latitudes altas y zonas elevadas (Parmesan, 2006; Pounds *et al.*, 2006). Estos corrimientos hacia los polos ha sido documentado en múltiples taxones (Currie, 2001; Parmesan, 2006). Además estos desplazamientos del rango de distribución debido a cambios climáticos también se han visto en el pasado, durante los ciclos glaciales del Pleistoceno (Currie, 2001; Pielou, 1991).

El calentamiento de zonas templadas crean nuevas oportunidades de colonización, dado que los espacios climáticos adecuados aumentan para una gran proporción de la herpetofauna (Araújo *et al.*, 2006). Estos hechos podrían repercutir favorablemente en sus estatus de conservación a nivel nacional (Toranza *et al.*, 2016) y también podría favorecer la ganancia de especies por dispersión desde zonas tropicales y subtropicales hacia el sur (Lawler *et al.*, 2009; Maneyro & Kwet, 2008).

Se muestra que una gran proporción de reptiles proyecta una futura expansión de sus distribuciones si la dispersión no se ve limitada (Araújo *et al.*, 2006). Pero la tasa contemporánea de aumento de temperatura es sin precedentes y más rápido que eventos anteriores de CC (Houghton, 1997). Es casi seguro que va más allá de la capacidad de las especies para adaptarse o evolucionar con esta tasa de cambio en las condiciones ambientales (Markham, 1996; Kingsolver, 2009). Además estos taxa en general tienen poca capacidad de dispersión y generalmente son filopátridas (Blaustein *et al.*, 1994). Por otro lado, los niveles actuales de fragmentación y degradación del hábitat, podría reducir la capacidad de dispersión (Araújo *et al.*, 2006). Por lo tanto, tomar una postura de dispersión limitada por factores morfológicos y comportamentales sería lo más adecuado para este estudio. De todas formas en las especies de saurios *H. uruguayensis*, *S. azureus* y *T. catalanensis* (Figura 2 B, E y F), en las que se observa una expansión en

su distribución futura asociado a una relación positiva con las precipitaciones (Tabla 2; Figura 2), si se considera que no hay dispersión y que además solo habitan en ambientes rocosos (Carreira & Maneyro, 2013), su distribución actual se conservaría como tal. Por lo tanto, las estrategias de conservación de estas especies se deberían enfocar en proteger su hábitat en las localidades actuales de las tres especies, principalmente en las zonas donde existe solapamiento de sus distribuciones.

En la lagartija arborícola *A. undulatus* donde el modelo está asociado a una relación negativa con el rango de temperatura anual, no se encuentran grandes diferencias en los escenarios de CC para el 2050, solo alguna diferencia en las zonas de favorabilidad intermedia (Tabla 2; Figura 2 A). Sin embargo, para los escenarios del 2070, se puede observar una retracción de las zonas de favorabilidad intermedia y una pequeña retracción en la zonas de favorabilidad alta (Figura 2 A). En el caso de la lagartija de la arena *L. wiegmanni*, cuyo modelo está relacionado de forma negativa con las precipitaciones (de forma opuesta a las especies con distribución en el norte), los resultados indican en los cuatro escenarios de CC una pérdida total de las condiciones climáticas favorables para la especie corriendo el riesgo de extinción (Figura 2 D). Los corrimientos en las distribuciones hacia el sur, puede afectar algunas especies que habitan en zonas costeras, ya que el Río de la Plata y el Océano Atlántico actúan como barrera geográfica; los mismos resultados fueron obtenidos con *Melanophryniscus montevidensis*, un anuro que se distribuye en las costa este de Uruguay (Toranza & Maneyro, 2013).

Dadas las predicciones de la distribución para *L. wiegmanni* en el futuro, es fundamental aumentar los conocimientos fisiológicos y ecológicos de esta especie para establecer un manejo efectivo y mitigar las consecuencias del CC. La estrategia de conservación debería enfocarse en medidas para mantener las poblaciones actuales, con

adecuación de hábitat que minimicen los efectos del CC y biomonitorización de poblaciones. Este estudio también puede ser un nuevo elemento para revisar el estatus de conservación a escala nacional.

El modelo de *L. occipitalis* fue una excepción, ya que a pesar de ser una especie estrictamente costera, en los resultados se observan zonas de alta favorabilidad en el norte de Uruguay (Figura 2 C). Su modelo fue explicado por la temperatura del mes más frío con una correlación positiva. A pesar de que no se conoce cuál sería su distribución en escenarios futuros de CC en Rio Grande do Sul, se podría suponer que estas zonas no tendría continuidad con los registros conocidos para la especie (Corso *et al.*, 2012). Por el contrario, estas zonas no coinciden con el tipo de hábitat costero (aunque podría haber arenales a orillas del Río Uruguay), pero si es climáticamente un área favorable, entonces en vez de sufrir un corrimiento hacia el sur, se observa una expansión en los escenarios de CC hacia el centro del país.

En general las especies en donde se observa un aumento de las áreas con condiciones climáticas favorables, estas se verían limitadas en ocuparlas por los requerimientos de hábitat, ya sea por los afloramientos rocosos en las especies *H. uruguayensis*, *S. azureus* y *T. catalanensis*, o por las dunas arenosas en el caso de *L. occipitalis*. En estos casos donde las estimaciones de distribución no parecen realistas, se podría decir que la distribución de estas especies no cambia frente a los efectos del CC

Se debe tener en cuenta que los resultados obtenidos en los modelos representan lo que ocurriría si la premisa de los modelos fuera estrictamente correcto. La premisa más importante, es que el patrón de co-variación entre la distribución y el clima, y la covarianza entre las variables climáticas no cambiarán a medida que cambie el clima,

sin embargo, el clima futuro puede ser cualitativamente muy diferente al actual (Currie, 2001).

Interacción biótica en el marco de Cambio Climático

En los resultados de interacción entre la distribución actual de las especies de saurios, se observa que en el área de contacto o superposición de las distribuciones, la favorabilidad es diferente entre las especies a lo largo del gradiente de la favorabilidad de intersección (FI). En las especies con distribución actual restringida al norte del país como es el caso de *Homonota uruguayensis*, *Stenocercus azuereus* y *Tropidurus catalanensis*, se predijo que en los escenarios futuros de CC habría condiciones climáticas favorables en todo el territorio uruguayo, en donde todas las unidades geográficas para cada especie corresponden a una favorabilidad con valor igual a 1. Es decir la interacción biótica futura entre estas especies es de un 100 % de superposición, en donde la favorabilidad de ambas especies no varía a lo largo del gradiente de FI, consecuentemente estas distribuciones futuras tendrían una superposición total (Figura 3), en donde habría una coexistencia equilibrada entre las tres especies. En el escenario actual se puede observar diferentes valores de favorabilidad individual para cada especie pero son muy parejas sin que haya una clara dominancia por parte de alguna de las especies.

En el caso de las lagartijas de la arena, en el área de contacto de sus distribuciones en la actualidad, la favorabilidad de *L. occipitalis* está por encima de la favorabilidad de *L. wiegmannii*, por lo que podría ser competitivamente superior, pero a partir de $FI > 0,6$ esta relación se invierte (Figura 4 A). En el caso de la intersección de *L. wiegmannii* y *A. undulatus*, a partir de $FI > 0,5$ la favorabilidad para *L. wiegmannii* es

mayor (Figura 4 B). Para los cuatro escenarios de CC no habría intersección porque habría una pérdida de las condiciones climáticas favorables para *L. wiegmanni*.

En la interacción con *L. occipitalis* la favorabilidad de *A. undulatus* en la actualidad es mayor a partir de la FI = 0,45, y esta relación se sigue observando en el escenario RCP 2.6 para el 2070. Sin embargo, en el escenario RCP 8.5 del mismo año, pasan a invertirse y es *L. occipitalis* quien pasa a dominar con mayor favorabilidad en las áreas de intersección entre ambas especies (Figura 5).

Resulta que las áreas de mayor favorabilidad en la actualidad para *A. undulatus* se mantienen casi constantes en las predicciones de escenarios futuros, posiblemente porque el rango de la temperatura anual que es la variable explicativa en este caso, no sufre cambios tan substanciales. Sin embargo, *Liolaemus occipitalis* sufre cambios radicales hacia una expansión de su distribución con altos valores de Favorabilidad en la mayoría de los escenarios futuros, y por esto la dominancia por parte de *L. occipitalis*, (asociado a la temperatura del mes más frío que iría en aumento). Por otro lado *L. wiegmanni*, a pesar de su futuro pesimista, en el modelo actual puede dilucidar mayor dominancia debido a mayores valores de favorabilidad frente a las otras especies con las que se solapa.

Análisis del desfase de la conservación en el marco de Cambio Climático

La riqueza obtenida por la favorabilidad acumulada (Olivero *et al.*, 2016) de las seis especies de saurios, tiene un total de 27.837 cuadrículas o unidades geográficas con $F > 2,0$, de las cuales 1.793 (6,44%) se encuentran solapadas con las AP Rincón de Franquía, Valle de Lunarejo, Laureles – Cañas (en proceso de ingreso al SNAP), San

Miguel, Cerro Verde, Potrerillo de Santa Teresa (en proceso de ingreso al SNAP), Laguna Negra (en proceso de elaboración y estudio de propuesta), Laguna de Castillos (en proceso de elaboración y estudio de propuesta), Cabo Polonio (Figura 6). En los escenarios de CC para el año 2070, las áreas con $F > 2.0$ están cubiertas 100% por las AP del SNAP (Figura 6). Esto se debe a que para la mayoría de las especies que habitan al norte del país a futuro tienen un aumento de las áreas de favorabilidad, pero por la limitante del hábitat posiblemente la distribución quede igual. La protección por parte del SNAP se mantendría en el futuro, a excepción de *A. undulatus* y *L. wiegmannii*.

En el caso de *L. occipitalis* también se observó una expansión en su distribución, pero como ya ha sido discutido anteriormente, el modelo a pesar de que sus valores evaluativos son buenos, sufre un grado de distorsión al predecir favorabilidad al norte del país alejado del hábitat costero en donde se encuentran los registros para esta especie.

Para *A. undulatus* se predice una pérdida en el porcentaje de superficie protegida por el SNAP, al pasar de un 4,1% en la actualidad a un 3,62% en el escenario de mitigación para el 2070, debido a la contracción del área de favorabilidad intermedia en el norte del país (Figura 7). Por lo tanto, las AP que se encuentran a lo largo de la costa de Uruguay (Tabla 4) pueden tener un rol fundamental a la hora de conservar esta lagartija frente a los efectos del CC.

La distribución de *L. wiegmannii* disminuye de 11.516 unidades geográficas (con un 10,91% de solapamiento con las AP) en la actualidad a 74 (con un 21,6% de solapamiento con las AP) en los escenarios de CC (Figura 7). Su distribución queda muy restringida a unas pocas localidades que incluyen a las AP de Cabo Polonio y los Humedales de Santa Lucía (Tabla 4); este último cuenta solo con una unidad geográfica con un valor de favorabilidad mayor a 0,5. Por lo tanto, Cabo Polonio parecería ser la

única AP que podría cumplir con el rol de conservar esta especie bajo estas condiciones climáticas.

A pesar de que el CC esperado a partir de las predicciones no sería una amenaza para la mayoría de los reptiles estudiados, igual a lo que sucede con anfibios según Toranza *et al.* (2016), la escasa protección por parte del SNAP sigue siendo una preocupación, debido a los riesgos en la conservación de la herpetofauna frente a otros elementos del cambio global como son el uso del suelo y la urbanización (Reading *et al.*, 2010, Carreira & Maneyro, 2015).

CONCLUSIONES

Los modelos de distribución en diferentes escenarios futuros de cambio climático, demuestran en la mayoría de las especies que hay un aumento radical de las áreas con condiciones climáticas favorables, debido a una tropicalización en el clima. Pero es probable que este hecho no afecte la distribución de dichas especies, debido a limitaciones en el hábitat, y estas se mantengan igual que en la actualidad. Por lo tanto, se podría rechazar la primera hipótesis que sostiene que el cambio climático modificará la distribución de las especies de saurios. Por otro lado, las especies, *A.undulatus* y *L. wiegmannii*, sufrieron una retracción de la distribución, en el caso de esta última especie con una tendencia a desaparecer.

La favorabilidad climática cambia entre el escenario actual con los escenarios futuros, por lo tanto, se observaron diferentes valores de favorabilidad de las especies en las áreas de intersección, en algunos casos invirtiendo los roles de dominancia

competitiva entre las especies. Por lo tanto, no se puede rechazar la hipótesis de que la interacción biótica entre las especies puede sufrir cambios debido a mayor solapamiento entre las distribuciones, ya que como se mencionó antes, la mayoría de las especies expandirían sus áreas favorables. La tercera hipótesis, que plantea cambios en la eficiencia de la conservación por parte del SNAP, tendría que ser rechazada por la misma razón que se rechaza la primera hipótesis. Debido que no habría cambio en la distribución de la mayoría de las especies la eficiencia de la conservación por parte del SNAP se mantendría igual. Sin embargo, las especies *Anisolepis undulatus* y *Liolaemus wiegmanni*, son la excepción, ya que se verían afectadas por una retracción en su distribución, y por lo tanto la conservación por parte del SNAP no sería suficiente.

Es importante a la hora de interpretar los modelos, que posiblemente estemos analizando casos en donde es muy baja la probabilidad de dispersión de estas especies, y que en lo mejor de los casos mantendrían sus distribuciones actuales, aquellas especies en donde se incrementaban las áreas de favorabilidad. También hay que tener en cuenta que existen otras amenazas que actúan a menor plazo que el cambio climático, expresados en modificaciones en el uso del suelo para sistemas agrícolas y urbanos (Postel *et al.*, 1996) provocando cambios, fraccionamiento y pérdida del hábitat (Reading *et al.*, 2010).

No hay datos de validación disponibles para evaluar las predicciones de los modelos en condiciones de cambio climático (Araújo *et al.*, 2005). Además es muy difícil distinguir los patrones espaciales generados por intervención interespecífica de aquellos causados por factores abióticos, factores históricos o barreras de dispersión (Wiens, 1989). Sería necesario estudios filogeográficos de estas especies de saurios para ver cómo han sido afectas por eventos climáticos del pasado.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acevedo, P. & Real, R. (2012). Favourability: concept, distinctive characteristics and potential usefulness. *Naturwissenschaften*, 99: 515-522.
- Acevedo, P. & Cassinello, J. (2009). Human-induced range expansion of wild ungulates causes niche overlap between previously allopatric species: red deer and Iberian ibex in mountainous regions of southern Spain. *Annales Zoologici Fennici* 46(1): 39-50.
- Acevedo, P., Alzaga, V., Cassinello, J. & Gortázar, C. (2007a). Habitat suitability modelling reveals a strong niche overlap between two poorly known species, the broom hare and the Pyrenean grey partridge, in the north of Spain. *Acta Oecologica*, 31: 174– 184.
- Acevedo, P., Cassinello, J., Hortal, J. & Gortázar, C. (2007b). Invasive exotic aoudad (*Ammotragus lervia*) as a major threat to native Iberian ibex (*Capra pyrenaica*): a habitat suitability model approach. *Diversity and Distributions*, 13: 587–597.
- Acevedo, P., Farfán, M.A., Márquez, A.L., Delibes-Mateos, M., Real, R. & Vargas, J.M. (2011). Past, present and future of wild ungulates in relation to changes in land use. *Landscape Ecology*, 26: 19-31.
- Alzaga, V., Tizzani, P., Acevedo, P., Ruiz-Fons, F., Vicente, J. & Gortázar, C. (2009). Deviance partitioning of host factors affecting parasitization in the European brown hare (*Lepus europaeus*). *Naturwissenschaften*, 96(10): 1157-1168.
- Anderson, R.P., Peterson, A.T. & Gómez-Laverde, M. (2002). Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos*, 98: 3–16.
- Araújo, M. & Rahbek, R. (2006). How does climate change affect biodiversity? *Science*, 313: 1396-1397.

- Araújo, M., Thuiller, W. & Pearson, R. (2006). Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33: 1712-1728.
- Araújo, M.B., Williams, P.H. & Turner, A. (2002). A sequential approach to minimize threats within selected conservation areas. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1011-1024.
- Araújo, M.B., Pearson, R.G., Thuiller, W. & Erhard, M. (2005). Validation of species–climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, 11: 1504–1513.
- Barbosa, A.M. (2015). fuzzySim: applying fuzzy logic to binary similarity indices in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 6: 853-858.
- Barbosa, A.M., Brown, J.A., Jiménez-Valverde, A. & Real, R. (2014). modEvA – Model Evaluation and Analysis. R package, version 0.7.2.
- Barbosa, A.M., Real, R., Olivero, J. & Vargas, J.M. (2003). Otter (*Lutra lutra*) distribution modeling at two resolution scales suited to conservation planning in the Iberian Peninsula. *Biological Conservation*, 114: 377-387.
- Benjamini, Y. & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B*, 57: 289–300.
- Bennett, A.F. (1980). The thermal dependence of lizard behaviour. *Animal Behavior* 28: 752–762.
- Bickford, D., Howard, S.D., Ng, D.J. & Sheridan, J.A. (2010). Impacts of climate change on the amphibians and reptiles of Southeast Asia. *Biodiversity and conservation*, 19(4): 1043-1062.

- Blaustein, A.R., Wake, D.B. & Sousa, W.P. (1994) Amphibian declines: judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Conservation Biology*, 8: 60–71.
- Bogert, C.M. (1959). How reptiles regulate their body temperature. *Scientific American*, 200: 105-120.
- Brands, S., Herrera, S., Fernández, J. & Gutiérrez, J.M. (2013). How well do CMIP5 Earth System Models simulate present climate conditions in Europe and Africa? *Climate dynamics*, 41(3-4): 803-817.
- Brook, B.W., Sodhi, N.S., & Bradshaw, C.J. (2008). Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in ecology & evolution*, 23(8), 453-460.
- Böhm, M., Collen, B., Baillie, J.E., Bowles, P., Chanson, J., Cox, N., ... & Rhodin, A.G. (2013). The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation*, 157, 372-385.
- Cabrera, M.R. & Carreira, S. (2009). A new, but probably extinct, species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from Uruguay. *Herpetological Journal*, 19 (2): 97-105.
- Carreira, S. & Maneyro, R. (2015). *Lista Roja de los Anfibios y Reptiles del Uruguay*. DINAMA. Montevideo. 64 pp.
- Carreira, S. & Maneyro, R. (2013). *Guía de reptiles del Uruguay*. Ediciones de la Fuga. Montevideo. 285 pp.
- Carreira, S. & Estrades, A. (2013). Reptiles. Pp. 129-147. En: Soutullo, A., Clavijo, C. & Martínez-Lanfranco, J.A. (eds.). *Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares*. SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/ MEC, Montevideo.

- Clarke, L.E., Edmonds, J.A., Jacoby, H.D., Pitcher, H., Reilly, J.M. & Richels, R. (2007). Scenarios of greenhouse gas emissions and atmospheric concentrations. Sub-report 2.1^a of Synthesis and Assessment Product 2.1. Climate Change Science Program and the Subcommittee on Global Change Research, Washington DC.
- Corso, J., Gonçalves, G.L., & de Freitas, T.R. (2012). Sequence variation in the melanocortin-1 receptor (MC1R) pigmentation gene and its role in the cryptic coloration of two South American sand lizards. *Genetics and molecular biology*, 35(1): 81-87.
- Currie, D.J. (2001). Projected effects of climate change on patterns of vertebrate and tree species richness in the conterminous United States. *Ecosystems*, 4(3): 216-225.
- Davis, M.B. & Shaw, R.G. (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, 292(5517): 673-679.
- DINAMA. 2005. *Análisis de la estadística climática y desarrollo y evaluación de escenarios climáticos e hidrológicos de las principales cuencas hidrográficas el Uruguay y de su Zona Costera (Río Uruguay, Río Negro, Laguna Merín, Río de la Plata y Océano Atlántico)*. Informe Técnico, Unidad de Cambio Climático. Montevideo, Uruguay. 84 pp.
- Duarte, M. (2006). *Cambio global. Impacto de la actividad humana sobre el sistema tierra*. Colección divulgación, CSIC, Madrid. 166 pp.
- Eggert, C. (2004). Sex determination: the amphibian models. *Reproduction Nutrition Development*, 44: 539–549.

- Estrada, A. (2008). Evaluación de las redes de espacios naturales protegidos en Andalucía mediante el uso de modelos espaciales de distribución de vertebrados. *Ecosistemas*, 17 (3): 149-154.
- Estrada, A., Márquez, A. L., Real, R. & Vargas, J. M. (2007). Utilidad de los espacios naturales protegidos de Andalucía para preservar la riqueza de especies de anfibios. *Munibe*, 25: 74-81.
- Frujino, J., Nair, R., Kainuma, M., Masuri, T. & Matsuoka, Y. (2006). Multigas mitigation analysis on stabilization scenarios using aim global model. *The Energy Journal*, 3: 343-354.
- Gaston, K., Jackson, S.F., Cantú-Salazar, L. & Cruz-Piñón, G. (2008). The ecological performance of protected areas. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 93-113.
- Goin, C.J., Goin, O.B. & Zug, G.R. (1978). *Introduction to Herpetology*. Third edition. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Haretche, F., Mai, P. & Brazeiro, A. (2012). Woody flora of Uruguay: inventory and implication within the Pampean region. *Acta Botanica Brasílica*, 26: 537-552.
- Hijioka, Y., Matsuoka, Y., Nishimoto, H., Masui, T. & Kainuma, M. (2008). Global GHG emission scenarios under GHG concentration stabilization targets. *Journal of Global Environmental Engineering*, 13: 97-108.
- Hosmer, D.W. & Lemeshow, S. (2000). Interpretation of the fitted logistic regression model. *Applied Logistic Regression, Second Edition*, 47-90.
- Houghton, J. (1997). *Global warming*. Cambridge University Press, Cambridge, 267 pp.
- Huey, R.B. & Slatkin, M. (1976). Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*, 51(3): 363-384.

- IPCC (2014). *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds. Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCreacken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White). 1132 pp. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Kingsolver, J. G. (2009). The well-temperated biologist. *The American Naturalist*, 174: 755-768.
- Laplace, P.S. (1825). *Essai philosophique sur les probabilités*. Bachelier, Paris. 276 pp.
- Lawler, J.J., Shafer, S.L., White, D., Kareiva, P., Maurer, E., Blaustein, A.R. & Bartlein, P.J. (2009). Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere. *Ecology*, 90: 588-597.
- Levinsky, I., Skov, F., Svenning, J.C. & Rahbek, C. (2007). Potential impacts of climate change on the distributions and diversity patterns of European mammals. *Biodiversity and Conservation*, 16: 3803-3816.
- Lovejoy, T. & Hannah, L. (2005). *Climate change and biodiversity*. Yale University Press. New Haven, USA. 418 pp.
- Maneyro, R. & Kwet, A. (2008). Amphibians in the border region between Uruguay and Brazil: Updated species list with comments on taxonomy and natural history (Part I: Bufonidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, 1: 95-121.
- Markham, A. (1996). Potential impacts of climate change on ecosystems: a review of implications for policymakers and conservation biologists. *Climate Research*, 6(2): 179–191.

- Muñoz, A.R. & Real, R. (2006). Assessing the potential range expansion of the exotic monk parakeet in Spain. *Diversity and Distributions*, 12: 656-665.
- Oldfield, E.E., Smith, R.J., Harrofs, R. & Leader- Williams, N. (2004). A Gap Analysis of terrestrial protected areas in England and its implications for conservation policy". *Biological Conservation*, 120: 303-309.
- Olivero, J., Fa, J.E., Farfán, M.A., Márquez, A.L., Vargas, J.M., Real, R. & Nasi, R. (2016). Protected African rainforest mammals and climate change. *African Journal of Ecology*, 54(3): 392-397.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 637-669.
- Pielou, C. (1991). *After the ice age*. Chicago: University of Chicago Press.
- Pounds, J., Bustamante, M., Coloma, L., Consuegra, J., Fogden, F. ... (2006). Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, 439: 161-167.
- Pounds, J., Fogden, M. & Campbell, J. (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, 398: 611-615.
- Postel, S.L., Daily, G.C. & Ehrlich, P.R. (1996). Human appropriation of renewable fresh water. *Science*, 271: 785-788.
- Reading, C.J., Luiselli, L.M., Akani, G.C., Bonnet, X., Amori, G., Ballouard, J.M., Filippi, E., Naulleau, G., Pearson, D. & Rugiero, L. (2010). Are snake populations in widespread decline? *Biology Letters*, 6(6): 777-780.
- Real, R., Barbosa, A.M. & Vargas, J.M. (2006). Obtaining environmental favourability functions from logistic regression. *Environmental of Ecological Statistics*, 13: 237-245.

- Real, R., Márquez, A.L., Olivero, J. & Estrada, A. (2010) Are species distribution models in climate warming scenarios useful for informing emission policy planning? An uncertainty assessment using fuzzy logic. *Ecography*, 33:304-314.
- Real, R., Barbosa, A.M., Rodríguez, A., García, F.J., Vargas, J.M., Palomo, L.J. & Delibes, M. (2009). Conservation biogeography of ecologically interacting species: the case of the Iberian lynx and the European rabbit. *Diversity and Distributions*, 15: 390-400.
- Riahi, K., Grübler, A. & Nakicenovic, N. (2007). Scenarios of long-term socio-economic and environmental development under climate stabilization. *Technological Forecasting and Social Change*, 74(7): 887-935.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto J.J., Berlow, E., Bloomfield, J. & Dirzo, R. (2000) Biodiversity - global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287: 1770-1774.
- Scott, J.M., Davis, F., Csuti, B., Noss, R., Butterfield, B., Groves, C., Anderson, H., Caicco, S., D'Erchia, F., Edwards Jr., T.C., Ulliman, J. & Wright, R.G. (1993). Gap Analysis: a geographic approach to protection of biological diversity. *Wildlife Monographs*, 123: 1-41.
- Shine, R., Elphick, M.J. & Donnellan, S. (2002). Co-occurrence of multiple, supposedly incompatible modes of sex determination in a lizard population. *Ecology Letters*, 5:486-489.
- Shmida, A., & Wilson, M.V. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12: 1-20.
- Sinervo, B., Mendez-De-La-Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., ... & Gadsden, H. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328(5980): 894-899.

- Smith, S.J. & Wigley, T.M.L. (2006). MultiGas forcing stabilization with minicam. *The Energy Journal* 3: 373-392.
- Snyder, G.K., Weathers, W.W. (1975). Temperature adaptations in amphibians. *American Naturalist*, 109: 93–101.
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M., Sykes, M.T. & Zimmermann, N.E. (2008). Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 9: 137–152.
- Toranza, C. & Maneyro, R. (2013). Potential effects of climate change on the distribution of an endangered species: *Melanophryniscus montevidensis* (Anura: Bufonidae). *Phyllomedusa*, 12(2): 11-20.
- Toranza, C., Brazeiro, A. & Maneyro, R. (2016). Anfibios amenazados de Uruguay: efectividad de las áreas protegidas ante el cambio climático. *Ecología Austral*, 26(2), 138-149.
- Toranza, C. & Maneyro, R. (2013). Potential effects of climate change on the distribution of an endangered species: *Melanophryniscus montevidensis* (Anura: Bufonidae). *Phyllomedusa*, 12(2): 11-20.
- Van Vuuren, D.P., Eickhout, B., Lucas, P.L., den Elzen, M.G.J. (2006). Long-term multi-gas scenarios to stabilise radiative forcing-exploring costs and benefits within an integrated assessment framework. *Energy Journal*, 27: 201-233.
- Van Vuuren, D.P., Den Elzen, M.G.J., Lucas, P.L., Eickhout, B., Strengers, B.J., Van Ruijven, B., Wonink, S. & Van Houdt, R. (2007). Stabilizing greenhouse gas concentrations at low levels: an assessment of reduction strategies and costs. *Climatic Change*, 81: 119-159.

- Verrastro, L., Maneyro, R., Silva, C.M. & Farias, I. (2017). A new species of lizard *Liolaemus* of in the *L. wiegmannii* group from the Uruguayan Savanna (Iguania, Liolaemidae). *Zootaxa*, 4294: 443–461
- Vitousek, P., Mooney, H., Lubchenco, J. & Melillo, J. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277: 494-499.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J. & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879): 389-395.
- Wiens, J. A. (1989). *The Ecology of Bird Communities*. Cambridge University Press, Cambridge. 543 pp.
- Winter, M., Fiedler, W., Hochachka, W.M., Koehncke, A., Meiri, S., & De la Riva, I. (2016). Patterns and biases in climate change research on amphibians and reptiles: a systematic review. *Royal Society open science*, 3(9): 160158.
- Wise, M., Calvin, K., Thomson, A., Clarke, L., Bond-Lamberty, B., Sands, R., Smith, S. J., Janetos, A. & Edmonds, J. (2009). Implications of limiting CO2 concentrations for land use energy. *Science*, 324: 1183-1186.
- Zadeh, L. A. (1965). Fuzzy sets. *Information and Control*, 8: 338–353.
- Zamora, R. (2010) Las áreas protegidas como observatorios del cambio global. *Ecosistemas*, 19 (2): 1-4.

PERSPECTIVAS

Este estudio podría considerarse un punto de partida para elaborar planes de conservación de las especies de saurios amenazadas en Uruguay, ya que los modelos de distribución de las especies son una herramienta clave, debido a que brindan información relevante y necesaria para establecer directrices en su conservación. Estos modelos deben ser ajustados a medida que se obtienen nuevas localidades para las especies, por eso se recomienda mayor esfuerzos de muestreo en aquellas áreas en donde los modelos señalan alta favorabilidad ambiental pero no se conocen registros, principalmente en aquellas especies en donde las localidades conocidas son escasas, como en *Anisolepis undulatus* (el cual no pudo ser modelado a escala de Uruguay) y *Liolaemus occipitalis* (que cuenta con solo tres localidades a escala de Uruguay). Los modelos también pueden ser ajustados adjudicando nuevas variables que se consideren relevantes a una especie o para un grupo de especie de saurio, para eso se necesita obtener información de mayores estudios de su historia natural y ecología.

Con respecto al efecto del cambio climático, éste no parecería perjudicar la distribución de la mayoría de las especies, debido a que pueden llegar a beneficiarse con una expansión (*H. uruguayensis*; *L. occipitalis*; *S. azureus* y *T. catalanensis*), estos resultados deberían complementarse con estudios de capacidad de dispersión y flujo entre las poblaciones, para evaluar si efectivamente pueden beneficiarse, así como en aquellas especies que sufren algún grado de retracción en su distribución (*A. undulatus* y *L. wiegmanni*), se debería complementar con estudios moleculares de variabilidad genética entre poblaciones, para conocer el grado de pérdida genética que pueden llegar a tener. Estos organismos además de verse afectados por el cambio climático debido a su condición de ectotermos, también son muy vulnerables a los cambios en el microhabitat, siendo la modificación y la fragmentación del hábitat su principal

amenaza, por lo tanto se puede considerar que el cambio y uso del suelo puede causar mayor impacto a corto plazo. Por lo tanto, sería necesario adicionar modelos de escenarios futuros de cambio y uso del suelo, que permitan comprender de qué modo podría afectar la distribución de estas especies de saurios y de esta forma complementar los modelos de cambio climático.

ANEXO 1: Fuente de información de registros.

Anisolepis undulatus

- Colección Científica de Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay (Colección de reptiles, ZVC-R).
- Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay (MNHN).
- Portal GBIF: Museum of Comparative Zoology, Harvard University (<http://www.gbif.org/occurrence/476736539>).
- Carreira, S.; Meneghel, M. & Achaval, F. (2005). Reptiles de Uruguay. D.I.R.A.C. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo. 639 pp.

Homonota uruguayensis

- Colección Científica de Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay (Colección de reptiles, ZVC-R).
- Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay (MNHN).
- Portal PUCRS, Coleção de Répteis, Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS (Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul) (<http://webapp.pucrs.br/colecoesMCT>).

Liolaemus occipitalis

- Colección Científica de Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay (Colección de reptiles, ZVC-R).
- Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay (MNHN).
- Portal GBIF: CM Herps Collection; Museum of Comparative Zoology, Harvard University (<http://www.gbif.org/species/2460401>).

- Portal PUCRS, Coleção de Répteis, Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS (Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul) (<http://webapp.pucrs.br/colecoesMCT>)
- Da Silva C. M. 2013. Filogeografia de três espécies de *Liolaemus* do grupo *Boulengeri*, subgrupo “*Wiegmannii*”: *L. occipitalis*, *L. arambarensis* e *L. wiegmanni* Phd thesis. Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Brazil. 147 p.

Liolaemus wiegmanni

- Colección Científica de Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay (Colección de reptiles, ZVC-R).
- Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay (MNHN).
- Portal GBIF: KUBI Herpetology Collection; MVZ Herp Collection (Arctos); Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”(MACN). Herpetology National Collection (MACNHe); Museum of Comparative Zoology, Harvard University; Coleccion Herpetologica Reptiles LJAMM-CNP; Museum of Comparative Zoology, Harvard University (<http://www.gbif.org/species/2460403>).
- Da Silva C. M. 2013. Filogeografia de três espécies de *Liolaemus* do grupo *Boulengeri*, subgrupo “*Wiegmannii*”: *L. occipitalis*, *L. arambarensis* e *L. wiegmanni* Phd thesis. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Brazil. 147 pp.

Stenocercus azureus

- Colección Científica de Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay (Colección de reptiles, ZVC-R).
- Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay (MNHN).
- Portal GBIF: Museum of Comparative Zoology, Harvard University (<http://www.gbif.org/species/2459802>).

Tropidurus catalanensis

- Colección Científica de Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay (Colección de reptiles, ZVC-R).
- Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay (MNHN).
- Portal GBIF: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia“(MACN). Herpetology National Collection (MACNHe). (<http://www.gbif.org/occurrence/1315889361>).
- Marindia, C. F., & Verrastro, L. (2013) Dieta de *Tropidurus catalanensis* (Squamata, Tropidurinae) com ocorrência no bioma Pampa, RS. Laboratorio de Herpetología, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Poster apresentado no Salão de Iniciação Científica, Porto Alegre, RS, Brazil.

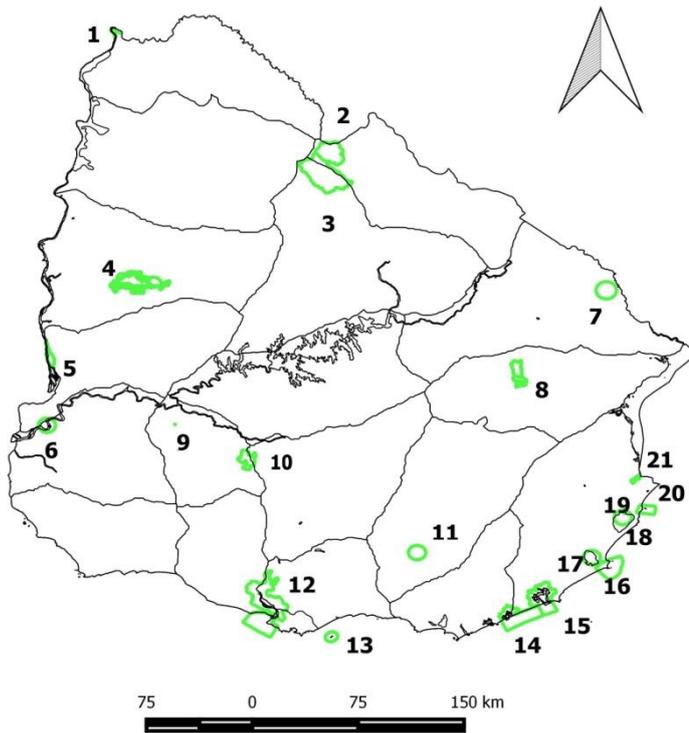
ANEXO 2: Cobertura del suelo para modelos de Bioma Pampa

El Sistema de clasificación de la cubierta terrestre (Land Cover Classification System, LCCS) que se utilizó en los modelos de Bioma Pampa, ha sido diseñado como una clasificación jerárquica, que permite ajustar el detalle temático de la leyenda a la cantidad de información disponible para describir cada clase de cobertura, siguiendo un enfoque de clasificación estandarizado. Existen 22 clases del mapa global de cobertura terrestre de GlobCover 2009 (www.edenextdata.com) (Tabla 2).

Tabla 2. Las 22 clases del mapa global de cobertura terrestre.

Value	GlobCover global legend
11	Post-flooding or irrigated croplands
14	Rainfed croplands
20	Mosaic Cropland (50-70%) / Vegetation (grassland, shrubland, forest) (20-50%)
30	Mosaic Vegetation (grassland, shrubland, forest) (50-70%) / Cropland (20-50%)
40	Closed to open (>15%) broadleaved evergreen and/or semi-deciduous forest (>5m)
50	Closed (>40%) broadleaved deciduous forest (>5m)
60	Open (15-40%) broadleaved deciduous forest (>5m)
70	Closed (>40%) needleleaved evergreen forest (>5m)
90	Open (15-40%) needleleaved deciduous or evergreen forest (>5m)
100	Closed to open (>15%) mixed broadleaved and needleleaved forest (>5m)
110	Mosaic Forest/Shrubland (50-70%) / Grassland (20-50%)
120	Mosaic Grassland (50-70%) / Forest/Shrubland (20-50%)
130	Closed to open (>15%) shrubland (<5m)
140	Closed to open (>15%) grassland
150	Sparse (>15%) vegetation (woody vegetation, shrubs, grassland)
160	Closed (>40%) broadleaved forest regularly flooded - Fresh water
170	Closed (>40%) broadleaved semi-deciduous and/or evergreen forest regularly flooded - Saline water
180	Closed to open (>15%) vegetation (grassland, shrubland, woody vegetation) on regularly flooded or waterlogged soil - Fresh, brackish or saline water
190	Artificial surfaces and associated areas (urban areas >50%)
200	Bare areas
210	Water bodies
220	Permanent snow and ice

ANEXO 3: Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP)



- 1- Rincón de Franquía
- 2- Valle del Lunarejo
- 3- Laureles – Las Cañas*
- 4- Bosques del Queguay y áreas adyacentes
- 5- Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay
- 6- Bosques del Río Negro*
- 7- Paso Centurión*
- 8- Quebrada de los Cuervos y áreas adyacentes
- 9- Grutas del Palacio
- 10- Chamanga
- 11- Arequita*
- 12- Humedales de Santa Lucía
- 13- Isla de Flores*
- 14- Laguna Garzón
- 15- Laguna de Rocha
- 16- Cabo Polonio
- 17- Laguna de Castillos*
- 18- Laguna Negra*
- 19- Potrerillo de Santa Teresa *
- 20- Cerro Verde
- 21- San Miguel

*Áreas que se encuentran en proceso de ingreso o en elaboración y estudio de propuesta

ANEXO 4. Resúmenes publicados en eventos

2014 -II Simposio Gaúcho de Herpetología, Porto Alegre, RS, Brasil. (Presentación en póster):

Distribución potencial de *Anisolepis undulatus* (Wiegmann, 1834) (Squamata: Leiosauridae) en la región Bioma Pampa.

Valdez, V.(1); Carreira, S.(1)(2); Maneyro, R.(1); Achkar, M.(1); Real, R.(3) & Guerrero, J.C.(1)

(1) Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias.

Uruguay. vvaldez785@gmail.com

(2) Museo Nacional de Historia Natural. Uruguay

(3) Universidad de Málaga. España

Anisolepis undulatus se distribuye en el sur de Brasil, en el centro y este de Argentina y en Uruguay (donde se encuentran la mayoría de las localidades de la especie). Siguiendo criterios de UICN ha sido catalogada como especie Vulnerable tanto a escala nacional como global e integra la lista de especies prioritarias para la conservación en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas. Los modelos de distribución permiten identificar áreas potenciales de ocurrencia de una especie y las variables que la podrían estar condicionando. Esto permite sistematizar la información existente para su aplicación al diseño de estrategias de conservación. El objetivo de este trabajo es modelar la distribución de *A. undulatus* en el Bioma Pampa, para identificar las áreas más favorables e identificar las variables que pueden estar condicionando dicha distribución. Se utilizaron registros de presencia, provenientes de dos colecciones científicas nacionales, la Facultad de Ciencias (ZVC-R) y el Museo Nacional de Historia Natural (MNHN), los registros externos a Uruguay se obtuvieron de la base de datos de *Global Biodiversity Information Facility* (Gbif) y de artículos científicos. Se consideraron como condicionantes de su distribución, variables climáticas y altitud (disponibles en la base de datos Worldclim), situación espacial y cobertura del suelo, que conforman un total de 35 variables. Se utilizó como algoritmo de modelación, la función de favorabilidad que es un modelo lineal generalizado (GLM) y se usó el paquete modEvA implementado en el programa R. Para representar el mapa de distribución se empleó el programa QGIS. Se observó que las áreas más favorables se encuentran en la costa de Uruguay y en la costa sur y este de Brasil, condicionadas por variables relacionados con el factor climático y cobertura del suelo. Este trabajo mostraría las zonas en las cuales es

recomendable establecer futuros esfuerzos de muestreo, así como contribuye a identificar áreas prioritarias para la conservación de esta especie. Financiamiento: Proyecto ANII-FCE_2_2011_1_5765.

Palabras claves: Squamata, Distribución, Función de favorabilidad, Conservación.

2014 -III Congreso Uruguayo de Zoología. Montevideo, Uruguay. (Presentación oral):

Determinantes ambientales de la distribución de Reptiles terrestres de Uruguay prioritarios para la conservación, utilizando el modelo de Favorabilidad.

Valdez, V.(1); Carreira, S.(1)(2); Maneyro, R.(1); Achkar, M.(1); Real, R.(3) & Guerrero, J.C.(1)

(1) Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias.

Uruguay. vvaldez785@gmail.com

(2) Museo Nacional de Historia Natural. Uruguay

(3) Universidad de Málaga. España

Los modelos biogeográficos de distribución son una herramienta que se emplea para identificar que factores estarían condicionando la distribución de los organismos en un territorio dado, lo que permite generar información de utilidad para establecer directrices en su conservación. Actualmente se piensa que algunos grupos de reptiles se encontrarían entre los taxones con mayores problemas de conservación ya que son sensibles a los cambios de microhábitat debido a su escasa vagilidad. El objetivo de este trabajo es modelar la distribución potencial de los reptiles de Uruguay que están listados como prioritarios para la conservación según el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) y estudiar cuales son los factores que condicionan dicha distribución. Se trabajó con registros de presencia de 17 especies de reptiles de Uruguay los cuales provienen de dos colecciones científicas nacionales (ZVC-R y MNHN). Los factores explicativos que se han comprobado fueron clima, uso del suelo, topografía, litología, situación espacial y actividades antrópicas, que conforman un total de 51 variables, los datos fueron proporcionados por el Laboratorio de Desarrollo Sustentable y Gestión Territorial (LDSGT) con una resolución de 1 km x 1 km (177.709 cuadrículas). Se utilizó como algoritmo de modelación, la función de favorabilidad que es un modelo lineal generalizado (GLM), se usó el paquete modEVA implementado en el programa estadístico R. Se elaboraron los mapas con el programa QGIS. En los mapas que se

obtuvieron se puede observar cuales son las áreas favorables para cada especie y los factores que generalmente explicaron la distribución son el clima, topografía y antrópico. Este trabajo indica donde es recomendable futuros esfuerzos de muestreo, también contribuye a identificar áreas prioritarias para su conservación. Además el conocimiento de las variables que condicionan la distribución aporta a los planes de manejo. Financiamiento: Proyecto ANII-FCE_2_2011_1_5765.

2016 -IV Congreso Uruguayo de Zoología. Montevideo, Uruguay. (Presentación oral):

DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE *Liolaemus wiegmannii* (DUMÉRIL & BIBRON, 1837) Y *Liolaemus occipitalis* (BOULENGER, 18859) (SQUAMATA: LIOLAEMIDAE) EN URUGUAY Y UN ESTUDIO DE SU INTERACCIÓN BIÓTICA

Valdez, V.(1); Carreira, S.(1)(2); Maneyro, R.(1); Achkar, M.(1); Real, R.(3) & Guerrero, J.C.(1)

(1) Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias.

Uruguay. vvaldez785@gmail.com

(2) Museo Nacional de Historia Natural. Uruguay

(3) Universidad de Málaga. España

Liolaemus wiegmannii se distribuye en la pampa Argentina y en la costa de Uruguay mientras que *Liolaemus occipitalis* se localiza desde el sur de Brasil hasta la costa este de Uruguay. Estas dos especies de lagartijas de la arena son parapátricas en el territorio uruguayo, ya que *L. wiegmannii* se encuentra en la franja costera al oeste del arroyo Valizas y *L. occipitalis* se encuentra al este del mismo. El objetivo de este trabajo es modelar la distribución potencial de estas dos especies en Uruguay y estudiar el componente geográfico de la interacción biótica así como algunos de los factores que pueden condicionar dicha distribución. Se trabajó con registros provenientes de las dos colecciones científicas nacionales más grandes, Facultad de Ciencias (ZVC-R) y el Museo Nacional de Historia Natural (MNHN). Los factores explicativos estudiados fueron: ambiente, uso y tipo de suelo y situación espacial, que conforman un total de 62 variables. Los datos tienen una resolución de 1 km² (177.708 cuadrículas). Se utilizó como algoritmo de modelación, la Función de Favorabilidad que es un modelo lineal

generalizado (GLM), utilizando los paquetes modEvA y fuzzySim implementados en el programa estadístico R. Se elaboraron los mapas de favorabilidad con el programa QGIS. Las zonas más favorables para *L. wiegmannii* resultaron ser toda la franja costera del país incluyendo el este del arroyo Valizas, los factores que explicaron su distribución fueron el ambiental y uso y tipo del suelo. En el caso de *L. occipitalis* las áreas favorables que se identificaron están muy restringidas a las localidades de presencia de la especie, y el único factor explicativo fue el ambiental. Este trabajo señala las zonas en las cuales es recomendable establecer futuros esfuerzos de muestreo, así como contribuye a identificar áreas prioritarias para la conservación. En cuanto a la interacción biótica entre las especies se observó que el área de superposición entre los modelos es más favorable para *L. occipitalis*, lo cual es coherente ya que en esta área solo se encuentran registros de esta especie. Financiamiento: Proyecto ANII-FCE_2_2011_1_5765.