

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA



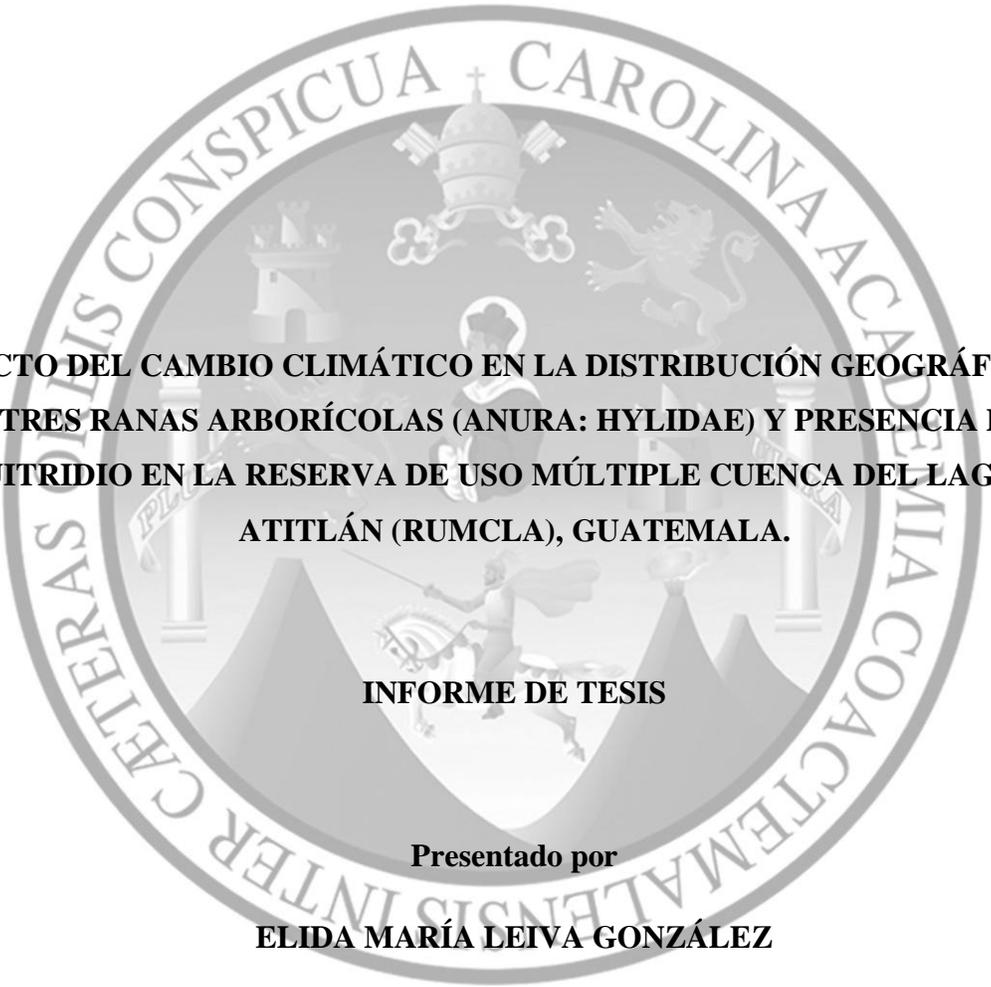
**EFECTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE
TRES RANAS ARBORÍCOLAS (ANURA: HYLIDAE) Y PRESENCIA DE
QUITRIDIO EN LA RESERVA DE USO MÚLTIPLE CUENCA DEL LAGO DE
ATITLÁN (RUMCLA), GUATEMALA.**

ELIDA MARÍA LEIVA GONZÁLEZ

BIÓLOGA

Guatemala, julio de 2015.

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

The seal of the University of San Carlos of Guatemala is a circular emblem. It features a central shield with a figure on horseback, a cross, and other heraldic symbols. The shield is surrounded by a circular border containing the Latin motto "SALUS POPULI SUPREMA LEY EST" at the top and "CETERAS QUAE SUNT INTER CAELUM ET TERRAM" at the bottom. The text "ACADEMIA CAROLINA COACTEMALENSIS" is also visible around the inner edge of the seal.

**EFEECTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE
TRES RANAS ARBORÍCOLAS (ANURA: HYLIDAE) Y PRESENCIA DE
QUITRIDIO EN LA RESERVA DE USO MÚLTIPLE CUENCA DEL LAGO DE
ATITLÁN (RUMCLA), GUATEMALA.**

INFORME DE TESIS

Presentado por

ELIDA MARÍA LEIVA GONZÁLEZ

Para optar al título de

BIÓLOGA

Guatemala, julio de 2015.

JUNTA DIRECTIVA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

Dr. Rubén Dariel Velásquez Miranda	DECANO
Licda. Elsa Julieta Salazar Meléndez de Ariza, M.A.	SECRETARIA
MSc. Miriam Carolina Guzmán Quilo	VOCAL I
Dr. Juan Francisco Pérez Sabino	VOCAL II
Br. Michael Javier Mó Leal	VOCAL IV
Br. Blaqui Eunice Flores de León	VOCAL V

A la memoria de mi madre...

*Para mi padre,
mis hermanos Paquito y Astrid,
mis sobrinos Sebas y Vale,
con amor...*

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP) por otorgar los permisos de investigación y exportación, a la MSc. Lucía Prado y Lic. Carlos Vásquez Almazán del Museo de Historia Natural (MUSHNAT-USAC) por facilitar el trámite de dichos permisos. Al Director de la Unidad Técnica Atitlán, Ing. Enrique Mérida por los permisos para trabajar en la RUMCLA. Asimismo a las asociaciones, municipalidades y personas particulares que permitieron trabajar en los diferentes sitios de muestreo: al señor Raúl Lec de la Asociación Cristiana para el Municipio de San Lucas Tolimán, a los señores Salvador Culán Tziná de la Unidad de Medio Ambiente y Rafael Estrada Arteaga coordinador de seguridad de la Municipalidad de Santiago Atitlán, al señor Rony Par del Parque Ecológico Chuiraxamoló y a los ingenieros Jorge Hastedt y Héctor Sosa de la Reserva Natural Privada (RNP) Milán y Anexos. A los acompañantes en las colectas, los guardarecursos del CONAP Esteban Vásquez y Domingo Mendoza, los señores Marcos Chojuaj de la comunidad Nueva Providencia (San Lucas Tolimán), Nicolás Chiviliu Coché de la municipalidad de Santiago Atitlán, Bruno Mendoza de San Marcos la Laguna, Nicolás Gómez y Jorge Lavarenzo de la RNP Milán y Anexos.

Especial agradecimiento a Jacobo Conde Pereira de la Universidad Estatal de San Francisco, California, EE. UU., por la donación de material, asesoría y análisis moleculares. A Cinthya Mendoza Almeralla y Dra. Gabriela Parra Olea del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por el apoyo brindado para los análisis moleculares adicionales.

A mi asesor, MSc. José Luis Echeverría Tello por su asesoría y apoyo en el desarrollo de esta investigación. Al Lic. Claudio Méndez por las revisiones y observaciones que ayudaron a mejorar este trabajo de tesis.

A mi familia y amigos por todo su apoyo. A mi compañero de vida, Cristian, por ser un pilar fundamental en el desarrollo de este trabajo, por su entusiasmo durante los muestreo y sobre todo por su esfuerzo, apoyo y dedicación.

ÍNDICE

	Pág.
RESUMEN	1
I. INTRODUCCIÓN	3
II. ANTECEDENTES	6
2.1 Cambio climático global	6
2.2 Los anfibios y el cambio climático	11
2.2.1 Anfibios como indicadores de perturbación.....	11
2.2.2 Efectos del cambio climático sobre los anfibios	13
2.3 El hongo quitridio y los casos en Guatemala.....	18
2.4 Modelos de distribución de especies (SDM)	20
2.4.1 SDM y escenarios de cambio climático	22
2.5 Especies de estudio	24
2.5.1 <i>Plectrohyla matudai</i> Hartweg, 1941 (Rana Dedos Delgados de Matuda)	25
2.5.2 <i>Plectrohyla sagorum</i> Hartweg, 1941 (Rana Dedos Delgados Arcana).....	25
2.5.3 <i>Ptychohyla euthysanota</i> Kellogg, 1928 (Rana de Árbol Guerrerense)	26
2.6 Área de estudio	26
III. JUSTIFICACIÓN	30
IV. OBJETIVOS	33
V. HIPÓTESIS	34
VI. MATERIALES Y MÉTODOS	35
6.1 Materiales.....	35
6.2 Métodos.....	36
6.2.1 Datos de entrada para la elaboración de los modelos.....	36
6.2.1.1 Condiciones ambientales: variables bioclimáticas.....	37
6.2.1.2 Obtención de registros de ocurrencia.....	38
6.2.1.3 Autocorrelación espacial de registros de ocurrencia	39

6.2.1.4	Filtrado espacial de registros de ocurrencia.....	40
6.2.1.5	Escenarios de cambio climático.....	41
6.2.2	Construcción de modelos: condiciones actuales y escenarios de cambio climático	41
6.2.3	Muestreos de campo: corroboración de modelos y detección de Bd	43
6.2.4	Evaluación efectos del cambio climático	45
VII.	RESULTADOS	46
7.1	Datos de entrada para construcción de modelos	46
7.1.1	Condiciones ambientales: variables bioclimáticas	46
7.1.2	Registros de ocurrencia: obtención, autocorrelación espacial y filtrado espacial ...	47
7.2	Construcción de modelos actuales, selección de sitios y corroboración de campo	49
7.3	Construcción de modelos: escenario de cambio climático	53
VIII.	DISCUSIÓN	58
8.1	SDM condiciones actuales.....	58
8.2	Sobre la presencia de Bd en la RUMCLA	59
8.3	SDM bajo escenarios de cambio climático.....	63
8.4	Implicaciones en la RUMCLA	65
IX.	CONCLUSIONES	68
X.	RECOMENDACIONES	69
XI.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	70
XII.	ANEXOS	87

RESUMEN

Se presume que los cambios en el clima tendrán un efecto en rasgos de la historia natural, la fisiología y la distribución geográfica de muchas especies. El cambio climático a escala global ha sido reconocido como un problema potencial para las poblaciones de anfibios. Recientemente, la atención se ha centrado en la relación sinérgica entre el cambio climático y las enfermedades infecciosas emergentes, como el caso de la quitridiomycosis, enfermedad producida por la infección del hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd) que ha provocado declives poblacionales a nivel mundial. Actualmente la disponibilidad de herramientas, como los algoritmos para modelado de la distribución de las especies (SDM por sus siglas en inglés), permite proyectar las distribuciones potenciales de las especies utilizando registros georeferenciados provenientes de bases de datos de colecciones científicas. Los SDM permiten, entre otras cosas, reconocer áreas con las condiciones adecuadas o favorables para la presencia de las especies; asimismo se han convertido en una herramienta para predecir los cambios de distribución como producto del cambio climático. La finalidad de este estudio fue evaluar la posible relación entre el cambio climático y la distribución geográfica de tres especies de ranas arborícolas: *Plectrohyla matudai*, *Plectrohyla sagorum* y *Ptychohyla euthysanota*, y la presencia del hongo Bd en sus poblaciones dentro de la Reserva de Uso Múltiple Cuenca del Lago de Atitlán (RUMCLA). Se llevó a cabo la identificación de áreas de distribución potencial para las tres especies bajo condiciones actuales y dos escenarios de cambio climático hacia el horizonte temporal 2050. Se empleó el programa Maxent, el cual utiliza el algoritmo de máxima entropía para la construcción de modelos a partir de variables ambientales, que en este caso correspondieron a 19 variables bioclimáticas derivadas de valores de temperatura y precipitación. Para mejorar la capacidad predictiva de los modelos se llevaron a cabo análisis multivariados para evitar la redundancia entre las variables predictoras y análisis de autocorrelación espacial y filtrado de los datos de ocurrencia. Se corrieron 100 réplicas de los modelos con valores por defecto, usando el 25% de los registros como puntos de validación y el 75% de entrenamiento. Se seleccionaron los 10 modelos con los valores más altos del área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés), se promedió la probabilidad de ocurrencia de estos 10 modelos y se aplicó el umbral del 10 percentil para transformar los datos de probabilidad a datos binarios (presencia/ausencia). Los mapas binarios distinguen las áreas adecuadas de las inadecuadas para la presencia de las especies, lo cual permitió la selección de

sitios de muestreo dentro de la RUMCLA para la detección de las especies de estudio y la identificación de Bd. De la misma forma se elaboraron mapas binarios a partir de modelos bajo los escenarios de cambio climático, esto para contrastar los posibles cambios con los mapas bajo las condiciones actuales. Los resultados obtenidos demuestran la importancia de herramientas como los SDM para la planificación de muestreos, ya que en cinco de los seis sitios muestreados fue posible el registro de las especies de estudio, logrando identificar la presencia de Bd en cuatro de estos sitios. En relación al cambio climático, se produjo una respuesta especie-específica en cuanto a la intensidad y dirección de los cambios de distribución: para las tres especies bajo el escenario de mitigación se produjo una expansión de las áreas climáticamente adecuadas (aunque difieren en la magnitud de la expansión), mientras que para el escenario más drástico que representa condiciones más cálidas, se destaca la reducción del área climáticamente adecuada para la especie con distribución más restringida. Las áreas protegidas en el país deben considerar los impactos relacionados con enfermedades infecciosas emergentes y el cambio climático, mediante la implementación de acciones que ayuden a mejorar su capacidad de resiliencia.

I. INTRODUCCIÓN

Actualmente se está experimentando una crisis de diversidad biológica a nivel mundial y hay quienes sugieren que nos encontramos de cara a un sexto evento de extinciones en masa (Stuart *et al.*, 2004; Wake & Vredenburg, 2008). Esta crisis consiste en una repentina y acelerada pérdida de especies y hábitats (Crump, 2010). El grupo de los anfibios, constituido por ranas y sapos (orden Anura), salamandras (orden Caudata) y cecilias (orden Gymnophiona), no es la excepción a esta pérdida de diversidad. La mayoría de anfibios presentan un ciclo de vida bifásico con una etapa larvaria acuática y una adulta terrestre, experimentando metamorfosis para pasar de una etapa a otra (Crump, 2010). Los anfibios son componentes cruciales de muchas comunidades ecológicas (Hopkins, 2007). En algunos ecosistemas son los vertebrados más abundantes, por lo que su ausencia puede interrumpir el funcionamiento ecológico (Hopkins, 2007). Son componentes críticos en comunidades acuáticas y terrestres, ocupando variados nichos tróficos (Hopkins, 2007; Wells, 2007c). Los anfibios en comparación con otros vertebrados son considerados más vulnerables a problemas ambientales, convirtiéndolos en indicadores de la calidad del hábitat (Wells, 2007c). Esta susceptibilidad se debe en gran medida a características distintivas del grupo, como tamaño relativamente pequeño, fisiología ectotérmica, capacidad limitada de dispersión, requerimientos específicos del microhábitat y piel altamente permeable que es vulnerable a diversos agentes biológicos y/o químicos (Wells, 2007c).

Probablemente, los anfibios son el único grupo que en la actualidad se encuentra en situación de riesgo a nivel mundial (Wake & Vredenburg, 2008). En todo el mundo se están produciendo declives poblacionales, reducciones de rangos de distribución y extinciones de especies (Wake & Vredenburg, 2008). En algunas regiones, los declives poblacionales y la pérdida de especies parecen ser más graves en comparación con otros taxones de vertebrados (Stuart *et al.*, 2004; Wells, 2007c). Se ha propuesto que las especies de anfibios del Neotrópico, debido a su alto endemismo y rangos de distribución restringida enfrentan una crisis muy severa con un 35% de especies en peligro de extinción (Urbina, 2008). Más de la mitad de las especies de anfibios de la región Mesoamericana se encuentra amenazada (Young, Stuart, Chanson, Cox y Boucher, 2004).

Los anfibios son considerados vulnerables al cambio climático (Carey & Alexander, 2003; Wells, 2007c; Blaustein, Walls, Bancroft, Lawler, Searle & Gervasi, 2010) ya que por

tratarse de organismos ectotermos, los cambios en las condiciones ambientales pueden alterar su fisiología de forma drástica, además de exponerlos a las denominadas enfermedades infecciosas emergentes (EIE) como la quitridiomycosis, causada por el hongo patógeno *Batrachochytrium dendrobatidis* -Bd- (Daszak, Berger, Cunningham, Hyatt, Green & Speare, 1999). Muchos factores hacen del Bd una preocupación importante, como su distribución amplia, difusión rápida, virulencia alta y el hecho de presentar una gran variedad de anfibios hospederos (Daszak, Cunningham & Hyatt, 2003; Olson *et al.* 2013).

Los cambios en el clima ocurren como resultado de la variabilidad interna del sistema climático y de factores externos (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático -IPCC-, 2007). Sin embargo, una nueva forma de alteración, provocada por actividades humanas (*e. g.* destrucción y fragmentación de los hábitats, contaminación, sobreexplotación generalizada e introducción de especies exóticas, entre otros) se está sumando a esta variabilidad natural y amenaza con acelerar la pérdida de diversidad biológica (Parmesan, 2006). Para autores como Pacifici *et al.* (2015), aunque el avance de la frontera agrícola, la sobreexplotación e introducción de especies exóticas, han sido las causas principales de la pérdida de diversidad biológica en los últimos años, varias líneas de investigación sugieren que el cambio climático podría convertirse en la causa de extinción más importante durante el siglo próximo, ya sea a través del efecto directo sobre las especies y/o sinergias con otros factores.

Las dos formas más comunes de medir la respuesta biológica al cambio climático son a través de cambios en la distribución geográfica y cambios en la fenología (Parmesan, 2006). La distribución de las especies se ha alterado de forma natural a lo largo de milenios (Parmesan & Matthews, 2006). Particularmente, el grupo de los anfibios ha existido por millones de años, experimentado cambios climáticos globales drásticos, cambios en la estructura del hábitat e incluso el desplazamiento de los continentes (Wells, 2007c). No obstante, la velocidad a la que estos cambios se están produciendo en la actualidad supera la velocidad de adaptación de los anfibios (Wells, 2007c). Actualmente, existe un creciente interés en el pronóstico a futuro de las distribuciones de las especies de cara a un entorno cada vez más alterado. El conjunto de métodos llamados de manera general “modelos de distribución de especies” (SDM, Species Distribution Models) se ha convertido en una herramienta estándar para predecir los cambios en la distribución de las especies en respuesta

a los cambios ambientales (Kubisch, Degen, Hovestadt & Poethke, 2013). Los SDM han cobrado importancia en campos como la ecología, evolución y conservación (Franklin, 2009). Estos métodos de predicción tienen como propósito, el identificar los lugares adecuados para la supervivencia de las especies a través de la identificación de sus necesidades ambientales (Soberón & Nakamura, 2009). Los SDM también han sido útiles en la evaluación de impactos de especies invasoras (*e. g.* Urbina-Cardona, Nori y Castro, 2011), incluidos patógenos como el Bd (*e. g.* Ron, 2005), así como en el estudio de las distribuciones de especies en el pasado y en el futuro (*e. g.* Houniet, Thuiller & Tolley, 2009), y su aplicación más básica consiste en sugerir sitios de muestreo destinados para el descubrimiento de nuevas especies (*e. g.* Raxworthy *et al.*, 2003).

En Guatemala son escasos los esfuerzos para entender el efecto del cambio climático para la mayoría de grupos taxonómicos y estos han sido enfocados a especies de interés económico, relegando al grupo de los anfibios, que además de considerarse vulnerables al cambio climático, representan un grupo muy diverso y con tasas altas de endemismo para el país. La región montañosa de Guatemala alberga especies endémicas y es la región donde se concentran las especies amenazadas de anfibios (Ríos, 2003; Acevedo, 2006). Los anfibios de las regiones montañosas presentan mayor susceptibilidad a la infección del Bd (Daszak *et al.*, 2003). Para Guatemala, un 59% del total de especies reportadas se proponen dentro de las tres principales categorías de amenaza (vulnerable, amenazada y críticamente amenazada) de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza -UICN- (amphibiaweb.org); además, se reportan al menos 43 especies portadoras de Bd, representando un 26% del total de las especies.

En este estudio se evaluó el posible efecto del cambio climático en la distribución geográfica de tres especies de ranas de la familia Hylidae: *Plectrohyla matudai*, *Plectrohyla sagorum* y *Ptychohyla euthysanota* y la presencia de Bd en sus poblaciones en la Reserva de Uso Múltiple Cuenca del Lago de Atitlán (RUMCLA). Lo anterior se logró mediante el uso de SDM, que permitieron no solo proyectar áreas dentro de la RUMCLA con las condiciones ambientales (climáticas) adecuadas para la presencia de las especies de estudio en la actualidad, con lo cual se diseñaron muestreos con la finalidad de detectar la presencia del Bd en estas especies, sino que también permitieron generar predicciones de la superficie geográfica ocupada bajo escenarios de cambio climático.

II. ANTECEDENTES

2.1 Cambio climático global

El sistema climático está conformado por atmósfera, hidrósfera, criósfera (capas de hielo) y superficie terrestre; en este último se incluyen vegetación, albedo, biomasa y ecosistemas (Karl & Trenberth, 2005). Los anteriores son considerados componentes internos, mientras que la rotación y órbita de la Tierra y la geometría del sol y la Tierra son considerados componentes externos (Karl & Trenberth, 2005; Parmesan & Matthews, 2006). Todos estos componentes determinan el clima promedio en el planeta (Karl & Trenberth, 2005).

El sistema climático recibe toda su energía del sol (Karl & Trenberth, 2005; Parmesan & Matthews, 2006; IPCC, 2007). El equilibrio entre la energía recibida y la remitida es el principal mecanismo que genera el clima en la Tierra (Rapp, 2008; Ayllón, 2013). La radiación solar pasa a través de la atmósfera como radiación ultravioleta (UV) y cuando ésta incide en la superficie terrestre se transforma en radiación infrarroja o calor (Parmesan & Matthews, 2006). Cerca del 70% de la radiación UV pasa a través de la atmósfera y el resto es reflejado de vuelta al espacio por las nubes y los aerosoles (Parmesan & Matthews, 2006). De esta radiación que pasa, parte es absorbida selectivamente por los gases de la atmósfera y de la radiación que llega a la superficie terrestre, parte es absorbida y parte es reflejada (Ayllón, 2013).

El equilibrio del sistema climático implica que a nivel mundial la cantidad de radiación solar recibida entrante debe ser, en promedio, igual a la suma de la radiación solar reflejada saliente más la radiación infrarroja térmica saliente emitida por el sistema climático (IPCC, 2007). Es decir, que cuando la Tierra emite la misma cantidad de energía que absorbe, su balance energético está en equilibrio y su temperatura promedio permanece estable (Ripa, 2011, p. 59). Cambios en la energía del sol, rotación, órbita o inclinación de la Tierra, además de cambios en la composición de la atmósfera debido a eventos naturales (*e. g.* vulcanismo) han producido y producirán cambios climáticos en todo el planeta, a lo que se le denomina cambio climático global (Karl & Trenberth, 2005; Parmesan & Matthews, 2006). Sin embargo, existe otra fuente de cambio en el clima global asociada a las actividades humanas con su origen desde la Revolución Industrial, que se suma a la variabilidad natural del sistema climático (Overpeck, Cole & Bartlein, 2005; Parmesan & Matthews, 2006).

El cambio climático es el resultado tanto de desequilibrios en el balance energético de la Tierra (causados por proceso y agentes naturales y forzamientos externos), así como por procesos antropogénicos (IPCC, 2007). El Convenio Marco sobre el Cambio Climático (CMCC) de las Naciones Unidas, en su Artículo 1, define como cambio climático al cambio de clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana, que altera la composición de la atmósfera mundial y que se suma a la variabilidad natural del clima observada en períodos de tiempo comparables (IPCC, 2007).

El concepto de forzamiento radiativo se utiliza para clasificar y seguir el ciclo de los elementos y compuestos relacionados con el cambio climático a través de los sistemas meteorológico, geológico, hidrológico y biológico (Parmesan & Matthews, 2006). El forzamiento radiativo cuantifica el cambio en los flujos de energía originados por variaciones en la acción de los agentes naturales y antropogénicos (IPCC, 2013). Los gases atmosféricos más importantes en el mantenimiento del balance energético actual de la Tierra son dióxido de carbono (CO_2), metano (CH_4), óxido nitroso (N_2O), ozono (O_3) y vapor de agua (Parmesan & Matthews, 2006; Ripa, 2011). Estos gases son llamados gases de efecto invernadero (GEI), ya que funcionan como las paredes transparentes de un invernadero permitiendo el paso de la radiación solar pero reteniendo parte del calor que escapa hacia el espacio (Ripa, 2011). La radiación solar y los GEI afectan positivamente al forzamiento radiativo, incrementando la habilidad de la atmósfera y de la superficie terrestre en la absorción y retención de la energía (Karl & Trenberth, 2005; Parmesan & Matthews, 2006). En contraste, el forzamiento radiativo negativo tiende a enfriar la parte baja de la atmósfera y la superficie terrestre; por ejemplo, el dióxido de azufre (SO_2) forma aerosoles que reflejan la energía solar de vuelta al espacio y por consiguiente enfrían la superficie terrestre (Parmesan & Matthews, 2006). El denominado efecto invernadero natural es lo que mantiene relativamente estable la temperatura de la superficie terrestre (IPCC, 2007). Sin los GEI naturales¹, la temperatura promedio del planeta sería de $-18\text{ }^\circ\text{C}$ (Ripa, 2011, p. 61); sin embargo, desde la Revolución Industrial la quema de carbón, petróleo y gas natural han aumentado los niveles de GEI, intensificando el efecto invernadero (Parmesan & Matthews, 2006; IPCC, 2007).

¹ En el Protocolo de Kioto, acuerdo derivado de la CMCC se hace la distinción entre GEI naturales y GEI de origen antropogénico, siendo estos últimos CO_2 , CH_4 , N_2O , hidrofluorocarbonos (HFC), perfluorocarbonos (PFC) y hexafluorocarbonos (IPCC, 2007).

La cantidad de CO₂ en la atmósfera se ha incrementado cerca de 31% desde el inicio de la Revolución Industrial (Karl & Trenberth, 2005). Las concentraciones de otros GEI (CH₄, N₂O, clorofluorocarbonos) también se están incrementando, intensificando los cambios causados por el incremento de CO₂ (Karl & Trenberth, 2005). Los niveles actuales de las concentraciones de GEI han llevado a un aumento de la temperatura promedio global de 0.75 °C desde la mitad del siglo XX (Lovejoy, 2008). De acuerdo con el Cuarto Reporte de Evaluación (Fourth Assessment Report -4AR-) del IPCC, el calentamiento del sistema climático es inequívoco y es atribuible en mayor medida a las actividades humanas, principalmente a la quema de combustibles fósiles y procesos de cambio de uso del suelo (IPCC, 2007; IPCC, 2013). De igual manera el IPCC, en su Quinto Informe de Evaluación (Fifth Assessment Report -5AR-), afirma con un 95% de probabilidad de certeza, que la influencia humana en el clima ha sido la causa dominante de más de la mitad del aumento en la temperatura promedio global (en el período comprendido de 1951 a 2010), lo cual además ha originado el calentamiento de los océanos, la disminución de cantidad y extensión de las masas de hielo y nieve y el aumento del nivel del mar, entre otros (IPCC, 2013). En este último reporte se afirma que los cambios en el sistema climático observados desde 1950 no tienen precedentes, tanto si se comparan con registros (observaciones) históricos (desde mediados del siglo XX), como con registros paleo-climáticos de los últimos milenios (IPCC, 2013).

El siglo XX fue el más cálido del último milenio, con un promedio de 0.2 °C por encima de la temperatura promedio de los últimos 500 años (Parmesan, 2006). Sin embargo, los promedios globales de temperatura y CO₂ han variado a lo largo de millones de años (Overpeck *et al.*, 2005). La variabilidad y cambios en el clima durante el siglo pasado son considerados moderados en relación con las alteraciones en el sistema climático de hace millones de años atrás. El entendimiento del cambio climático en el pasado resulta de suma importancia para el entendimiento de los posibles impactos en el futuro sobre la diversidad biológica (Overpeck *et al.*, 2005). Los cambios de temperatura en el Pleistoceno², por ejemplo, pueden ayudar a entender cuánto de un cambio en la temperatura es necesario para afectar características físicas y biológicas de la Tierra (Parmesan & Matthews, 2006, p. 336). Durante

² Primera división del Cuaternario que se extiende por cerca de dos millones de años (1.8 millones a 11,000 años atrás).

el Pleistoceno el clima global experimentó fluctuaciones periódicas de temperatura y precipitación a gran escala (Parmesan & Matthews, 2006). Estas fluctuaciones corresponden con cambios en la órbita e inclinación de la Tierra respecto al eje del sol, que alteran sutilmente la cantidad, ubicación y tiempo de la energía solar que llega a la Tierra -Ciclos de Milankovitch- (Parmesan & Matthews, 2006). El clima del Pleistoceno alternó entre dos extremos: período glacial e interglacial (Parmesan & Matthews, 2006). Por razones aún desconocidas, los ciclos glacial-interglacial se detuvieron hace aproximadamente 10,000 años atrás y las temperaturas han permanecido relativa e inusualmente estables (Parmesan & Matthews, 2006; Lovejoy, 2008). El clima de la actualidad representa el final de un período interglacial (Parmesan & Matthews, 2006).

Aunque las causas del cambio climático pasado a menudo son graduales (*e. g.* cambios lentos en el forzamiento radiativo asociados con la variación de la órbita de la Tierra), registros paleo-climáticos muestran que el clima también puede responder de manera abrupta (Overpeck *et al.*, 2005). La evaluación detallada de registros representativos de los pasados 200,000 años revela muchos cambios grandes y rápidos en el clima (Overpeck *et al.*, 2005). Entre ellos se incluyen las variaciones de escala milenaria, como los eventos “Dansgaard-Oeschger” (eventos D-O) y la reversión climática “Younger Dryas” o Dryas Reciente (Overpeck *et al.*, 2005). Los primeros se refieren a oscilaciones rápidas entre condiciones frías-cálidas que ocurrieron más de 20 veces hace 100,000 a 10,000 años atrás y el segundo, el Dryas Reciente (~13,000 a 11,500 años atrás) representa un regreso a las condiciones glaciales, que ocurrió en la Región del Atlántico Norte justo antes del período interglacial actual -Holoceno- (Overpeck *et al.*, 2005). Estos registros paleo-climáticos tan complejos muestran que gran parte de los últimos 2 millones años ha sido marcada por cambios globales grandes que han ocurrido rápidamente (Overpeck *et al.*, 2005). El cambio es una parte natural de la historia del clima de la Tierra (Karl & Trenberth, 2005) y aunque para los últimos 10,000 años el clima ha sido inusualmente estable, sería un error suponer que este período de estabilidad continuará, pues no solamente los impactos del aumento en las concentraciones de GEI (a causa de actividades humanas) están haciendo que el clima cambie, sino que datos paleo-climáticos muestran que la inestabilidad es el patrón más habitual (Lovejoy, 2008).

Pero en la actualidad, el clima se está calentando tan rápidamente que los efectos son perceptibles dentro de una generación humana (Hannah, Lovejoy & Schneider, 2005). A pesar

que el clima también cambió de manera rápida en el pasado, la diversidad biológica pudo mantener el ritmo con relativamente pocas extinciones (Hannah *et al.*, 2005). Estudios paleoecológicos sugieren resiliencia al calentamiento climático en el pasado (Moritz & Agudo, 2015). Por ejemplo, para algunos autores, el calentamiento a escala global que se produjo al final del Dryas Reciente podría considerarse análogo al calentamiento proyectado a futuro (debido a que la magnitud y tasas de cambio son similares) y sin embargo, extinciones a gran escala no han sido asociadas a este evento (Idso, Idso, Carter & Singer, 2014). Lo anterior indica que hay capacidades inherentes para hacer frente al cambio climático, mismas que pueden ser incorporadas en estrategias de conservación (Hannah *et al.*, 2005).

Las tasas de calentamiento proyectadas hacia el futuro condenan a muchas especies a la extinción (Hille Ris Lambers, 2015). Las especies no podrán enfrentar la extinción a consecuencia del cambio climático, si los hábitats climáticamente adecuados desaparecen o si estos se hacen inaccesibles por barreras geográficas o por la incapacidad de las especies para dispersarse (Hille Ris Lambers, 2015). La sinergia entre el cambio climático y la fragmentación de los hábitats son los factores que resultan más amenazadores para la diversidad biológica y considerados un reto para la conservación (Hannah *et al.* 2005).

De manera general, se prevé que los impactos del calentamiento del sistema climático sobre la diversidad biológica, serán menores en los trópicos en relación a los de las regiones templadas, debido a que la tasa de calentamiento proyectada en los trópicos es menor a la esperada para latitudes más altas (IPCC, 2007). Sin embargo, la tolerancia térmica (rango de temperaturas en las que un organismo puede funcionar) está influenciada fuertemente por la variación de las temperaturas ambientales a las que se exponen los organismos (Sheldon, Yang & Tewksbury, 2011; Tejedo *et al.*, 2012). Varios estudios aportan evidencia sobre la tolerancia térmica amplia de especies en regiones templadas debido a que están expuestas a una mayor variabilidad climática estacional (Katzenberger, 2009; Sheldon *et al.*, 2011). En cambio, las especies expuestas a una menor variabilidad climática estacional, tienden a presentar un rango de tolerancia térmica menor, lo que los convierte en especialistas térmicos (Sheldon *et al.*, 2011; Tejedo *et al.*, 2012). Los especialistas térmicos como los ectotermos de los trópicos son especialmente vulnerables al cambio climático (Sheldon *et al.*, 2011)

2.2 Los anfibios y el cambio climático

2.2.1 Anfibios como indicadores de perturbación

Varios autores sugieren que los anfibios actúan como indicadores de la degradación ambiental debido a que características de su biología, ecología y comportamiento los hacen particularmente susceptibles a perturbaciones ambientales (Wells, 2007c; Wake & Vredenburg, 2008). La idea de que los anfibios como grupo, son especialmente susceptibles a perturbaciones ambientales se deriva de características como: tamaño relativamente pequeño, fisiología ectotérmica, capacidad limitada de dispersión, requerimientos específicos del microhábitat y piel altamente permeable (Wells, 2007c). Esta última característica, es la que con mayor frecuencia se atribuye por muchos autores como responsable de esta susceptibilidad (Wells, 2007c). La piel de los anfibios los vincula a su entorno físico a través de intercambios de gases, energía y agua (Lillywhite, 2010). La piel para la mayoría de especies, además de su función como soporte y protección, también funciona como un órgano respiratorio y osmorregulador (Brattstrom, 1979). Es a través de la piel altamente permeable que obtienen oxígeno (O₂) y expulsan CO₂ (cerca de dos tercios de la eliminación total de CO₂) y es por ello que ésta debe mantenerse húmeda para que ocurra el intercambio gaseoso (Vitt & Caldwell, 2009). Este intercambio ocurre por medio de difusión y es facilitado por la epidermis altamente vascularizada, relativamente delgada y ligeramente queratinizada (Vitt & Caldwell, 2009). De esta misma forma, es a través de la piel que los anfibios pueden regular la composición iónica y osmótica de sus fluidos corporales, aunque también otras estructuras (*e. g.* riñones y vejiga) están involucradas en la osmorregulación (Vitt & Caldwell, 2009).

En los anfibios, el balance hídrico es el principal problema fisiológico y la evaporación es uno de los mecanismos más importantes para la termorregulación (Vitt & Caldwell, 2009). El balance hídrico se refiere a la interacción entre la ganancia de agua por medio de ósmosis y la pérdida de agua por evaporación (Blaustein *et al.*, 2010). A excepción de las especies “herméticas” el agua se mueve libremente a través de la piel, lo cual resulta en tasas muy altas de pérdida de agua por evaporación bajo condiciones secas y de mucho viento (Blaustein *et al.*, 2010; Lillywhite, 2010). Los organismos ectotermos carecen de la capacidad de generar su propio calor corporal y dependen de la termorregulación conductual para mantener la temperatura corporal dentro de un rango adecuado (Wells, 2007b). La temperatura corporal en

los anfibios está determinada principalmente por el intercambio de calor con el aire, el agua y/o el suelo o la ganancia de calor solar para especies que toman baños de sol (Carey & Alexander, 2003). En contraste con los reptiles, los anfibios están limitados en la manera que regulan la temperatura corporal debido a la permeabilidad de su piel (Wells, 2007b). Los anfibios pueden reducir el calor a través del enfriamiento por evaporación, sólo si tienen acceso a humedad suficiente en el ambiente para reemplazar el agua que se pierde (Wells, 2007b). Las especies terrestres y semi-acuáticas, experimentan una pérdida de agua de forma rápida y corren el riesgo de deshidratación (Vitt & Caldwell, 2009; Lillywhite, 2010).

La fisiología y ecología de los anfibios, así como sus relaciones térmicas, también están fuertemente influenciadas por la humedad (Lillywhite, 2010, p. 387). La humedad relativa influye en las tasas de pérdida de agua, las cuales limitan la actividad de estos organismos (Lillywhite, 2010). Los anfibios son particularmente sensibles a cambios ambientales que afecten la cantidad y distribución de agua, ya que muchas especies requieren del agua para completar sus complejos ciclos de vida, además del hecho que muchas especies experimentan deshidratación de forma rápida (Lillywhite, 2010). No obstante, han desarrollado numerosos mecanismos fisiológicos y respuestas de comportamiento para hacer frente a la pérdida de agua y así lograr mantener el equilibrio osmótico (Vitt & Caldwell, 2009). Por ejemplo, ciertas especies de hílidos del género *Phyllomedusa* (género Sudamericano) poseen glándulas especializadas en la piel que secretan una capa de lípidos que ayuda a reducir la pérdida de agua por evaporación (Wells, 2007a; Vitt & Caldwell, 2009). Entre las respuestas conductuales se incluyen: la selección de microhábitats húmedos que permitan equilibrar la pérdida de agua con la absorción de agua, cambios posturales, agrupamiento con otros individuos, selección de refugios húmedos y excavación de madrigueras durante períodos secos (Wells, 2007a). Los anteriores atributos de la piel, no sólo son importantes en lo que respecta al intercambio de gases, regulación de temperatura y relaciones hídricas, sino que también son relevantes para las evaluaciones de declives y desapariciones de especies, en el contexto de susceptibilidad y transmisión de enfermedades infecciosas, impactos de xenobióticos (compuestos químicos) y la sensibilidad de la capacidad de respuesta al cambio climático (Lillywhite, 2010, p. 364).

Además de la piel altamente permeable, ninguna otra característica tiene un impacto tan grande en la ecología y comportamiento de los anfibios, como el hecho de ser organismos

ectotermos (Wells, 2007b). Como ectotermos, todos los aspectos de su historia natural están fuertemente influenciados por el ambiente externo (Corn, 2005). Los procesos fisiológicos y conductuales en ectotermos son dependientes de la temperatura (Vitt & Caldwell, 2009). La temperatura en anfibios, actúa como un factor que controla muchos procesos químicos, físicos y fisiológicos, en los que se incluyen tasas metabólicas, alimentación y digestión, locomoción, crecimiento y desarrollo, ciclos reproductivos y gametogénesis, sistemas sensoriales y de comunicación (Carey & Alexander, 2003; Wells, 2007b; Vitt & Caldwell, 2009; Blaustein *et al.*, 2010). Debido a que la temperatura y la humedad tienen efectos tan generalizados sobre la biología de los anfibios, este grupo se ha propuesto como relativamente vulnerable a los efectos del cambio climático en comparación con otros vertebrados terrestres (Carey & Alexander, 2003).

2.2.2 Efectos del cambio climático sobre los anfibios

El cambio climático y otros cambios en el ambiente, que son de naturaleza global, han sido reconocidos por muchos investigadores como problemas potenciales para las poblaciones de anfibios (Blaustein *et al.*, 2010). A lo largo de los cerca de 350 millones de años de evolución de los anfibios, el cambio climático ha sido la regla y no la excepción (Carey & Alexander, 2003). Además de cambios climáticos globales, los anfibios como grupo, han experimentado cambios en la estructura de hábitats e incluso el arreglo de los continentes (Wells, 2007c). En muchas partes de América del Norte y Europa, las especies de anfibios presentes hoy en día, estaban presentes durante el Pleistoceno, período en el cual se produjeron cambios sustanciales y a menudo bastante rápidos en la temperatura (Wells, 2007c; Carey & Alexander, 2003).

Las consecuencias del cambio climático son tan variadas, que podrían resultar tanto beneficiosas como negativas para algunas poblaciones de anfibios (Corn, 2005; Wells, 2007c; Idso *et al.*, 2014). El cambio climático representa una causa menor en los casos de las disminuciones actuales de anfibios, pero representa el mayor desafío a futuro para la persistencia de muchas especies (Corn, 2005). En general, aunque algunos tipos de organismos podrían beneficiarse de un clima más cálido, el impacto total de este calentamiento como consecuencia de un incremento en los niveles de CO₂, se espera que sea un incremento muy acelerado en las tasas de extinción de muchos organismos (Urban, 2015).

Especies endémicas con rangos de distribución restringida y ciertos grupos taxonómicos como los anfibios y reptiles, se predice experimentarán un mayor riesgo de extinción (Urban, 2015).

Existe evidencia de que cambios a corto plazo en las condiciones climáticas podrían estar vinculados con declives poblacionales: la desaparición de varias especies de anfibios atribuida a heladas inusuales y extremas en el Sureste de Brasil (Heyer *et al.*, 1988 en Carey & Alexander, 2003; Blaustein *et al.*, 2010), el declive de anfibios en las montañas del Pacífico de Brasil atribuido a inviernos extremadamente secos (Weygoldt, 1989 en Carey & Alexander, 2003 y Blaustein *et al.*, 2010), la desaparición del sapo dorado (*Bufo periglenes*) atribuida a condiciones climáticas inusuales (Crump, Hensley & Clark, 1992) y la desaparición de especies de anfibios en tierras altas de Costa Rica debido a un patrón de períodos secos (Pounds, Fogden & Campbell, 1999). Estos cambios, a pesar de ser transitorios y tratarse de eventos localizados, podrían proporcionar una idea de cómo los anfibios pueden responder a cambios en el clima a largo plazo (Blaustein *et al.*, 2010).

De manera general, se cree que los cambios a largo plazo en temperatura y precipitación afectarán a los anfibios directa e indirectamente (Corn, 2005; Blaustein *et al.*, 2010). Entre los impactos directos se incluyen los relacionados con el movimiento, la fenología y el estrés fisiológico (Blaustein *et al.*, 2010). Los impactos indirectos incluyen cambios potenciales en hábitats terrestres y acuáticos, redes tróficas (*e. g.* suministro de alimento) y otras interacciones a nivel de comunidad (*e. g.* competencia), transmisión de enfermedades y la interacción entre todos estos factores (Corn, 2005; Blaustein *et al.*, 2010).

La mayoría de los efectos del cambio climático sobre anfibios se refieren principalmente a cambios en la fenología de algunas especies (Corn, 2005). En zonas templadas, el aumento de la temperatura del aire y agua durante la primavera, ocasiona que ciertas conductas inicien anticipadamente, incluyendo la emersión de la hibernación y actividades reproductivas (Carey & Alexander, 2003; Blaustein *et al.*, 2010). La fenología reproductiva ha recibido considerable atención, en especial reportes sobre adelantos en el inicio de actividades reproductivas (*e. g.* desove adelantado) debido a que esta información proporciona evidencias claras sobre el efecto de la temperatura en la biología de los anfibios (Wells, 2007c). La fenología reproductiva ha sido descrita como uno de los factores determinantes en la supervivencia de los anfibios (Blaustein *et al.*, 2010). Alteraciones en la

fenología reproductiva pueden producir una disminución en el éxito reproductivo (Blaustein *et al.*, 2010).

Las tasas de la mayoría de procesos metabólicos y fisiológicos en anfibios se incrementan de dos a tres veces por cada incremento de 10 °C en la temperatura corporal (Carey & Alexander, 2003; Sparling, 2010). A temperaturas altas, de 30-35 °C para algunas especies (25-30 °C para especies menos tolerantes), el estrés térmico podría causar movilidad reducida, tasas cardíacas anormalmente altas y eventualmente la muerte (Sparling, 2010). Los anfibios rara vez o nunca, viven a temperaturas que se acercan a sus límites letales superiores, las cuales se definen como el punto térmico en el cual la actividad locomotriz se entorpece y el organismo pierde la capacidad para escapar de condiciones que le podrían producir la muerte (Carey & Alexander, 2003). Los umbrales de temperatura y desecación dependen de la adaptación y la aclimatación de los individuos (Blaustein *et al.*, 2010). Los cambios en el clima podrían empujar a individuos o poblaciones más allá de sus umbrales, lo que resultaría en efectos no tan letales como el crecimiento reducido e incluso letales como la muerte (Blaustein *et al.*, 2010).

Los cambios proyectados en la temperatura y la precipitación podrían aumentar las probabilidades de mortalidad de determinadas especies o individuos (Blaustein *et al.*, 2010). Quizás las especies de anfibios que son más vulnerables al cambio climático futuro, son las especies que habitan bosques montanos, tanto en regiones templadas como tropicales (Wells, 2007c). Las especies adaptadas al clima de este tipo de hábitat, exhiben una marcada caída en las tasas metabólicas a temperaturas por encima de 15 °C, lo que significa que las poblaciones a elevaciones más bajas en las montañas viven cerca de sus límites fisiológicos (Wells, 2007c). Por otro lado, los bosques montanos tropicales se encuentran entre los hábitats de anfibios más amenazados debido a las tasas de deforestación aceleradas; incluso si estos bosques permanecieran intactos, los anfibios adaptados a estas condiciones podrían experimentar una reducción de sus hábitats, pues las temperaturas cálidas empujarían a las especies a hábitats más arriba en las montañas (Wells, 2007c). Lo anterior podría resultar en la extinción de muchas especies de anfibios montanos tropicales (Wells, 2007c).

En general, las especies de regiones templadas y tropicales están respondiendo al calentamiento del sistema climático a través de cambios en sus rangos de distribución (Sheldon *et al.*, 2011). Durante el siglo XX, numerosos estudios registraron cambios en la

distribución de varios taxones en respuesta al cambio climático actual (Parmesan, 2006). Las tendencias de los cambios en la distribución muestran desplazamientos de los rangos de distribución hacia latitudes altas o zonas de mayor altitud (Parmesan, 2006). Cada vez es mayor la evidencia sobre la expansión de los rangos geográficos de muchas especies marinas y terrestres adaptadas a climas cálidos en el hemisferio Norte y una correspondiente reducción de los rangos de muchas especies adaptadas a condiciones más frías (Parmesan, 2006).

Las consideraciones teóricas sobre los efectos del cambio climático en la distribución de las especies, incluyen tres tipos de respuestas: (1) el seguimiento espacial del nicho, que ocurre cuando las especies son capaces de “rastrear” las condiciones adecuadas; (2) la adaptación (evolución *in situ*) y cuando las especies fallan tanto en el movimiento como en la adaptación y se encuentran fuera de las condiciones que constituyen su nicho; (3) ocurre la extinción (Peterson, Tian, Martínez-Meyer, Soberón, Sánchez-Cordero & Huntley, 2005). Para Moritz & Agudo (2013), el desplazamiento geográfico de las especies para el seguimiento de su nicho climático es la respuesta más simple. Además, particularmente para los anfibios, datos paleo-climáticos sugieren que la sobrevivencia de estos organismos a través del tiempo ha dependido en mayor medida de la capacidad de rastrear las variaciones climáticas que de la adaptación a condiciones fijas (Carey & Alexander, 2003). El seguimiento espacial del nicho, es el tipo de respuesta que se explora a través de los modelos de distribución de especies (Peterson *et al.*, 2005), abordados en la sección 2.4 de este documento.

Son pocos los estudios que han tratado de modelar los posibles impactos del cambio climático sobre la distribución geográfica de anfibios, pero autores como Teixeira & Arntzen (2002); Parra-Olea, Martínez-Meyer & Pérez-Ponce de León (2005), Araújo, Thuiller & Pearson (2006) y García, Ortega-Huerta & Martínez-Meyer (2013), pronostican cambios en rangos de distribución de anfibios bajo escenarios de cambio climático. Los resultados de Teixeira & Arntzen (2002) pronostican una pérdida significativa en la distribución de la salamandra endémica de la Península Ibérica *Chioglossa lusitanica*, a corto y largo plazo. Araújo *et al.* (2006) pronostican, bajo escenarios de cambio climático a corto plazo, una reducción de los espacios climáticamente adecuados para especies de anfibios y reptiles en Europa, al considerar un supuesto de no dispersión. De la misma forma para Parra-Olea *et al.* (2005), asumiendo una capacidad de dispersión moderada para dos especies de salamandras

pletodóntidas del género *Pseudoeurycea* en México, obtienen resultados que según estos autores, concuerdan con resultados obtenidos para especies con una capacidad de dispersión limitada: pérdida del área de distribución. Aunque también se pronostican expansiones en los rangos de distribución. En el mismo estudio de Araújo *et al.* (2006), una gran proporción de anfibios y reptiles expanden sus rangos, al considerar como supuesto la dispersión ilimitada. Esta expansión se debe a que las especies podrían ser capaces de colonizar regiones más frías al Norte de Europa (Araújo *et al.*, 2006). Además cabe resaltar que de manera general, los posibles cambios en los rangos de distribución podrían ocasionar efectos profundos, tanto en la estructura de comunidades como en el funcionamiento de ecosistemas (Blaustein *et al.*, 2010).

Algunos autores sugieren que existe relativamente poca evidencia del cambio climático como causa principal de las disminuciones o extinciones de especies de anfibios alrededor de mundo; sin embargo, sí es considerado un problema potencial en conjunción con otros factores (Wells, 2007c, p. 849). Aunque el cambio climático representa una causa menor en los casos actuales de declives poblacionales, podría tratarse del mayor desafío a futuro para la persistencia de muchas especies de anfibios (Corn, 2005). Se ha propuesto que los cambios en el clima podrían interactuar con factores estresantes para los anfibios como enfermedades infecciosas, radiación UV-B y contaminantes (Blaustein *et al.*, 2010). Recientemente, la atención se ha centrado en la relación sinérgica entre el clima, las enfermedades infecciosas y su contribución con declives poblacionales (Kiesecker, Blaustein & Belden, 2001).

Pounds & Crump (1994) postularon por primera vez la hipótesis de una epidemia ligada al clima, como una de las posibles explicaciones a la desaparición de poblaciones de la rana arlequín (*Atelopus varius*) atribuida a condiciones climáticas cálidas y secas, asociadas al Fenómeno El Niño-Oscilación del Sur. Para ese entonces, se sugería que micro-parásitos podrían estar relacionados con estas y otras desapariciones de anfibios en Costa Rica (Pounds & Crump, 1994). Posteriormente Pounds *et al.* (2006) señalan que el calentamiento global, producto del aumento en las concentraciones de CO₂ atmosférico, estaba promoviendo la difusión del hongo patógeno *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd), que causó numerosos casos de muertes en masa de anfibios alrededor del mundo.

La temperatura del ambiente ejerce un gran impacto en el sistema inmune de los anfibios y puede llegar a ser un factor importante en la susceptibilidad de estos organismos

ante patógenos emergentes (Raffel, Rohr, Kiesecker & Hudson, 2006). Ahora es ampliamente reconocido que el cambio climático es capaz de producir alteraciones en la dinámica hospedero-patógeno y ejercer gran influencia en la manera como las enfermedades infecciosas se manifiestan (Daszak *et al.*, 1999). El estudio de Bosch, Carrascal, Durán, Walker & Fisher (2007) muestra una asociación significativa entre los cambios en variables climáticas locales y la ocurrencia de quitridiomycosis (enfermedad producida por el Bd) en una región montañosa al centro de España, con lo cual los autores suponen que el aumento de la temperatura se vincula a la ocurrencia de esta enfermedad.

2.3 El hongo quitridio y los casos en Guatemala

El Bd es un hongo acuático del grupo Chytridiomycota cuyos miembros son de distribución cosmopolita y se encuentran principalmente en el suelo y agua, dónde por lo general actúan como degradadores primarios o saprobios (Berger *et al.*, 1998). Estos hongos sólo se conocían como parásitos de plantas, algas, protistas e invertebrados (Berger *et al.*, 1998). Sin embargo, el Bd descrito recientemente (Berger *et al.*, 1998; Longcore, Pessier & Nichols, 1999) fue vinculado con declives poblacionales de anfibios en Panamá y Australia, siendo el primer caso de hongo quitridio en afectar vertebrados (Berger *et al.*, 1998). Por sus características estructurales únicas y su genoma, el Bd se ha ubicado como único miembro de su género, dentro del orden Rhizophydiales (Letcher, Powell & Viusent, 2008). Recientemente se aisló y caracterizó una nueva especie (*Batrachochytrium salamandrivorans*), que hasta la fecha solamente ha sido encontrada en Europa (Martel *et al.*, 2013).

La quitridiomycosis, catalogada como enfermedad infecciosa emergente -EIE- (Daszak *et al.*, 1999; Daszak *et al.*, 2003) es producida por la infección del hongo Bd y es una de las causas de declives poblacionales en anfibios anuros más intensamente estudiada (Fisher, Garner & Walker, 2009). El Bd utiliza la queratina como sustrato y su crecimiento está restringido a la capa superficial de la epidermis y otras estructuras con alto contenido de queratina (Berger *et al.*, 1998). Los signos clínicos de la quitridiomycosis pueden variar entre especies, pero por lo general al inicio del contagio se presenta un comportamiento asintomático y cuando los niveles de infección son altos los síntomas característicos son: hiperplasia epidérmica, hiperqueratosis y mudas anormales (lesiones que raramente son

visibles a simple vista). Mientras que las larvas de anuros exhiben deformidades en las partes queratinizadas de la cavidad bucal (Fisher *et al.*, 2009).

El Bd se ha reportado en 516 especies de anfibios (ordenes Anura y Caudata), detectadas en 56 países (Olson *et al.*, 2013). Hasta hace poco se reportó la presencia de Bd en especies del orden Gymnophiona (Churgin, Raphael, Pramuk, Trupkiewicz & West, 2013). A pesar de tener una distribución amplia, se considera irregular dado que en muchas regiones en donde la diversidad de anfibios es alta, la presencia de Bd es negativa (Olson *et al.*, 2013; Penner *et al.*, 2013). Es importante destacar que la distribución del Bd no necesariamente implica la distribución de la quitridiomycosis (Olson *et al.*, 2013). Algunos estudios han demostrado que en poblaciones donde ocurre el Bd, no han sido reportados declives ocasionados por la quitridiomycosis (Daszak *et al.*, 2003).

El mecanismo por el cual este patógeno produce quitridiomycosis y la muerte no está del todo claro (Rollins-Smith, Ramsey, Pask, Reinert & Woodhams, 2011). Las infecciones cutáneas producidas por el Bd raramente son fatales sin factores de predisposición (Fisher *et al.*, 2009). Voyles *et al.* (2009) sugieren que la hiperqueratosis crea una barrera impermeable que altera la hidratación, el intercambio gaseoso y el balance electrolítico, lo que conlleva a la muerte. Por otro lado, algunas especies parecen ser resistentes a la enfermedad en la fase de infección y los mecanismos subyacentes a esta resistencia aún no se conocen del todo (Fisher *et al.*, 2009). Se cree que la microbiota y péptidos antimicrobianos de la piel de algunos anfibios podrían desempeñar un papel clave en la defensa contra los efectos letales de este patógeno (Harris, James, Lauer, Simon & Patel, 2006). Asimismo, se sabe que algunas especies infectadas con el hongo pueden vivir por varios años sin presentar signos clínicos de la enfermedad (Fisher *et al.*, 2009). Estas especies infectadas (o portadoras) funcionan como reservorios y vectores (Fisher *et al.*, 2009; Reeder, Pessier & Vredenburg, 2012).

En la región Mesoamericana, se contaba con evidencia directa de declives poblacionales de anfibios asociados a quitridiomycosis ocurridos en Panamá (Berger *et al.*, 1998), Costa Rica y México (Lips *et al.*, 2006). En el caso de Guatemala, solo se contaba con evidencia indirecta constituida por renacuajos con partes bucales deformes o faltantes (Mendelson *et al.*, 2004). Observaciones efectuadas entre 2002-2003 permitieron confirmar por medio de análisis patológicos la presencia del Bd en renacuajos de la especie *Ptychohyala hypomykter* (Hylidae) y varias especies del género *Plectrohyla* (Hylidae), localizados en

arroyos cercanos al Río Cafetal, Purulhá, Baja Verapaz (Mendelson *et al.*, 2004). Sin embargo, el estudio llevado a cabo por Cheng, Rovito, Wake y Vredenburg (2011) con especímenes depositados en museos aporta evidencia directa a la hipótesis del papel del hongo Bd en el colapso de poblaciones de anfibios en el Sureste mexicano y América Central (Guatemala y Costa Rica), revelando un patrón espacio-temporal de la dispersión del hongo: la propagación del Bd comenzó en el Sur de México en 1970, posteriormente se extendió hacia Guatemala en la década de 1980 y hacia Monteverde, Costa Rica, en 1987. Con el anterior estudio, se pudo confirmar el reporte más antiguo (hasta la fecha) para Guatemala de individuos infectados con Bd.

Recientemente Zamora (2011), reportó 14 especies positivas para Bd (en adelante Bd-portadoras) a través de muestreos realizados en los departamentos de Baja Verapaz, Chiquimula, Huehuetenango, Izabal, San Marcos, Suchitepéquez y Zacapa. Los géneros *Ptychohyla* (Hylidae) y *Craugastor* (Craugastoridae) presentaron el mayor número de individuos portadores del hongo. Asimismo, Ruano, García, Vásquez-Almazán, Conde y Zamora (2012), mediante muestreos llevados a cabo en bosques nubosos en los departamentos de Baja Verapaz, San Marcos y Zacapa, reportaron otras 14 especies Bd-portadoras. Con base en los estudios anteriores y comunicaciones personales con expertos, se reporta un total de 43 especies Bd-portadoras para Guatemala, lo que representa un 26% del total de especies de anfibios en el país (Conde-Pereira, comunicación personal, marzo, 2014).

2.4 Modelos de distribución de especies (SDM)

Los modelos de distribución de especies (SDM por sus siglas en inglés) permiten interpolar y/o extrapolar datos de distribución de especies en el tiempo y en el espacio, usualmente con base en modelos estadísticos (Franklin, 2009). El desarrollo de un SDM inicia con las observaciones geo-referenciadas de ocurrencia de las especies y con variables ambientales, que se cree, influyen en la idoneidad del hábitat y por lo tanto en la distribución geográfica (Franklin, 2009). El modelo resultante puede dar una idea de la tolerancia ambiental o la idoneidad del hábitat para las especies (Franklin, 2009). También provee la oportunidad de hacer predicciones geográficas o mapas predictivos (Franklin, 2009; Araújo & Peterson, 2012).

Existe debate, hasta cierto grado semántico, sobre el nombre correcto para la actividad de modelar áreas de distribución (Franklin, 2009; Soberón & Nakamura, 2009; Araújo & Peterson, 2012; McInerney & Etienne, 2012). Para Franklin (2009), la expresión SDM describe tanto a los modelos denominados como “Ecological Niche Models” (ENM) como modelos de idoneidad de hábitat (“Habitat-suitability Models”) y considera que esta expresión describe con mayor precisión el proceso de modelado y el modelo resultante. En la mayor parte de la literatura no se hace una distinción entre ENM y SDM, y ambas expresiones se consideran sinónimos (Araújo & Peterson, 2012). Autores como McInerney & Etienne (2012) sugieren utilizar una terminología neutral, SDM en lugar de ENM. También existen otras denominaciones como modelos de envolturas climáticas o modelos de envolturas bioclimáticas (Pearson & Dawson, 2003; Martínez-Meyer, 2005), los cuales tiene por objetivo identificar el nicho climático o la cobertura climática de las especies (Pearson & Dawson, 2003; Araújo & Guisan, 2006).

Los fundamentos de los SDM se basan en los conceptos de nicho, nicho fundamental y nicho realizado propuestos por Hutchinson (1957) y la mayoría de los modelos se suscriben a este marco conceptual (Araújo & Guisan, 2006). Sin embargo, existen muchos puntos de vista sobre que parte del nicho es representado por los modelos. Las definiciones de nicho son numerosas, pero en su sentido más amplio, la mayoría tienen la intención de especificar el ambiente que permite que una población de determinada especie pueda sobrevivir (Soberón & Nakamura, 2009). No todos los modelos representan el mismo nicho, el resultado varía en función del método y de las variables empleadas (Araújo & Guisan, 2006; Sillero, Barbosa, Martínez-Freiría y Real, 2010). Del mismo modo, la denominación de los modelos también varía según la interpretación ecológica de los resultados (Franklin, 2009).

De manera general, en los SDM se asume que existe un equilibrio entre las poblaciones y las condiciones ambientales (García *et al.* 2013). Asimismo, se asume que las condiciones climáticas permanecen constantes a lo largo del tiempo, a esto se le denomina conservadurismo del nicho (García *et al.* 2013). De acuerdo con Wiens *et al.* (2010), el conservadurismo de nicho es el marco conceptual y el supuesto de trabajo que son necesarios para transferir modelos a escenarios alternativos en el tiempo y espacio. El conservadurismo de nicho se refiere a la tendencia de las especies a mantener estables en el tiempo caracteres de sus nichos ecológicos cuando se enfrentan a condiciones ambientales nuevas (Wiens *et al.*,

2010). En el contexto de los SDM, estos caracteres se interpretan como las tolerancias fisiológicas a variables del ambiente que determinan sus distribuciones geográficas (Wiens *et al.*, 2010).

Los SDM presentan limitaciones en cuanto a la representatividad de los mecanismos implicados en los procesos espacio-temporales que intervienen en la distribución de las especies (Martínez, 2010). Además de asumirse un equilibrio, no son consideradas las interacciones bióticas o componentes espaciales (*e.g.* barreras geográficas y limitaciones en la dispersión de las especies) o componentes temporales (*e.g.* eventos geológicos, antropogénicos y climáticos ocurridos en el pasado). A pesar de estas limitaciones, los modelos aportan información que sintetiza las relaciones entre especies y variables ambientales que serían muy complejas de evaluar por otros medios (Martínez, 2010).

Los SDM ofrecen variedad de aplicaciones (Franklin, 2009; Araújo & Peterson, 2012). Los mapas predictivos de distribución de especies son requeridos para muchos aspectos en el manejo de recursos y planes de conservación, incluyendo evaluaciones de diversidad biológica (Urbina-Cardona & Loyola, 2008), diseño de reservas (Urbina-Cardona & Flores-Villela, 2010), manejo y restauración de hábitats, modelos poblacionales, de comunidades y de ecosistemas (Vasconcelos, Rodríguez & Hawkins, 2012) y restauración ecológica (Urbina-Cardona y Castro, 2010). De igual forma, los SDM se han empleado para evaluar riesgos e impactos de especies invasoras (Urbina-Cardona *et al.* 2011), incluidos patógenos (Ron, 2005; Puschendorf *et al.*, 2009; Zamora, 2011) y predecir los efectos del cambio climático sobre especies y ecosistemas (Parra-Olea *et al.*, 2005; Araújo *et al.*, 2006; García *et al.*, 2011; Rosenstock, 2011).

2.4.1 SDM y escenarios de cambio climático

La evaluación del impacto del cambio climático futuro sobre la diversidad biológica mediante el uso de SDM requiere de proyecciones de posibles climas futuros (Raper & Giorgi, 2005). Uno de los enfoques más utilizados, lo constituye el conjunto de Modelos de Circulación General (MCG), los cuales basados en leyes fundamentales de la Física, simulan una gran variedad de procesos que ocurren en un rango muy amplio de escalas espaciales y temporales entre los subsistemas climáticos (Raper & Giorgi, 2005). Los Modelos de Circulación General

Acoplados Atmósfera/Océano (MCGAAO) proporcionan una de las más completas representaciones del sistema climático disponibles en la actualidad (IPCC, 2007).

Los resultados obtenidos por los MCG, cuando se aplican en condiciones de cambio climático, dan lugar a la construcción de escenarios para diversas variables y son proyectados hacia diferentes horizontes de tiempo (Karl & Trenberth, 2005). Los escenarios de cambio climático se deducen a partir de evoluciones plausibles de todo lo que condiciona el clima, como por ejemplo la población, el consumo energético, la tecnología, las políticas ambientales, entre otros (Wayne, 2013).

El 5AR del IPCC se basa en los resultados obtenidos de simulaciones realizadas con cuatro nuevos escenarios que sustituyen a los SRES (Special Report on Emission Scenarios) utilizados en los dos informes de evaluación anteriores (Wayne, 2013). Estos nuevos escenarios corresponden a Vías de Concentración Representativas (RCP, por sus siglas en inglés). Las RCP se denominan vías porque permiten obtener proyecciones de las concentraciones de GEI siguiendo su trayectoria a lo largo del tiempo y son representativas de un conjunto de escenarios diferentes pero con forzamientos radiativos similares (IPCC, 2013).

Los escenarios de RCP proveen conjuntos de datos del cambio de uso del suelo, emisiones sectoriales de contaminantes atmosféricos y especifican cuáles serán las concentraciones de GEI y emisiones antropogénicas anuales hasta el año 2100 en relación a la época pre-industrial (IPCC, 2013; Wayne, 2013). Estos escenarios se caracterizan por el cálculo aproximado en Watts por metro cuadrado (W/m^2) del forzamiento radiativo (IPCC, 2013). Cada escenario fue nombrado de acuerdo al nivel de forzamiento radiativo objetivo para el 2100, siendo estos un escenario de mitigación que lleva a un forzamiento radiativo muy bajo (RCP2.6), dos escenarios medios de estabilización (RCP4.5 y RCP6.0) y un escenario con niveles muy altos de emisiones -RCP8.5- (van Vuuren *et al.*, 2011).

En general, para los cuatro escenarios las tendencias de las emisiones de GEI y contaminantes atmosféricos se deben en gran medida a las diferencias en los supuestos y las políticas climáticas asumidas (van Vuuren *et al.*, 2011). El escenario de RCP2.6 representa un escenario de “pico y declive”, su forzamiento radiativo alcanza un valor de $3.1 W/m^2$ para la mitad del siglo y luego regresa a $2.6 W/m^2$ para el año 2100 (van Vuuren *et al.*, 201b; Wayne, 2013). En este escenario, para alcanzar tales niveles de forzamiento radiativo, las emisiones de GEI (e indirectamente las emisiones de contaminantes atmosféricos) se reducen

sustancialmente debido a la intervención de políticas climáticas rigurosas (van Vuuren *et al.*, 2011b). Los escenarios de RCP4.5 y RCP6.0 representan escenarios de estabilización (Thomson *et al.*, 2011; Toshihiko *et al.*, 2011) que se caracterizan por un aumento constante del forzamiento radiativo durante el siglo XXI, hasta valores de aproximadamente 4.5 y 6.0 W/m^2 respectivamente, para luego alcanzar una estabilización poco después del 2100 (Wayne, 2013). La diferencia entre estos escenarios de estabilización es la trayectoria del forzamiento radiativo, para el escenario de RCP4.5 la tendencia es estable y para el escenario de RCP6.0 es creciente. El escenario de RCP8.5, combina supuestos acerca de un alto crecimiento poblacional y una tasa de desarrollo tecnológico baja, lo que lleva a una demanda energética y emisiones de GEI muy altas en ausencia de políticas climáticas (Riahi *et al.*, 2011). Las emisiones y concentraciones de GEI en este escenario incrementan considerablemente con el tiempo, dando lugar a un forzamiento radiativo de 8.5 W/m^2 a finales del siglo (Riahi *et al.*, 2011).

2.5 Especies de estudio

Los géneros *Plectrohyla* Brocchi, 1877 y *Ptychohyla* Taylor, 1944 pertenecen a la familia Hylidae, la cual incluye especies adaptadas a la vida arborícola, que usualmente presentan extremidades delgadas y dedos modificados con discos adhesivos, lo que les permite sujetarse a superficies lisas (Duellman, 1970).

El género *Plectrohyla* se distribuye desde la parte Este de Oaxaca (México), a lo largo de Guatemala, hasta el centro de Honduras y la parte Norte de El Salvador (Duellman & Campbell, 1992). Las especies de este género habitan bosques nubosos y bosques de pino-encino en tierras altas (Köhler, 2011). El género *Ptychohyla* agrupa 13 especies (nueve de las cuales se encuentran en América Central) que ocurren desde la parte centro-Sur de Guerrero y el Norte de Oaxaca (México), a lo largo de América Central hasta el Oeste de Panamá, a excepción de la depresión de Nicaragua (Köhler, 2011). Las especies de este género habitan en bosques de elevación moderada, que generalmente son bosques de hoja ancha y bosques mixtos de pino (Köhler, 2011).

2.5.1 *Plectrohyla matudai* Hartweg, 1941 (Rana Dedos Delgados de Matuda)

Es una especie que ocurre en la vertiente del Pacífico desde Oaxaca y Chiapas en México hasta la parte central de Guatemala, a una elevación de 700-2,300 metros (Duellman & Campbell, 1992; Köhler, 2011). En Guatemala también ocurre al Oeste en la depresión del Grijalva (Duellman, 1970; Duellman & Campbell, 1992). También ha sido reportada en Cerro Azul al Noroeste de Honduras (Duellman & Campbell, 1992).

Es considerada una especie común a abundante en Chiapas y Guatemala (Santos-Barrera, Canseco-Márquez, Acevedo & Muñoz-Alonso, 2004). Habita en bosques de pino-encino y bosques nubosos (Duellman, 1970; Duellman & Campbell, 1992). Está asociada a vegetación baja a lo largo de arroyos y riachuelos de montaña, donde los machos vocalizan (Duellman, 1970). La reproducción se da a través de desarrollo indirecto por medio de larvas acuáticas (Duellman, 1970). Los machos pueden alcanzar un máximo de longitud hocico-cloaca de 46.0 mm y las hembras de 49.0 mm (Duellman, 1970; Duellman & Campbell, 1992; Köhler, 2011). La especie *Plectrohyla matudai* ocurre de forma simpátrica con *Plectrohyla sagorum* y *Plectrohyla guatemalensis*; sin embargo, esta última usualmente habita en arroyos de montaña más grandes (Duellman, 1970).

Según la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), esta especie está catalogada como Vulnerable -VU- (Santos-Barrera *et al.*, 2004). La Lista de Especies Amenazadas de Guatemala (LEA) del Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP) ubica a *P. matudai* dentro de la categoría tres: especies amenazadas por explotación o pérdida del hábitat, pero el estado de sus poblaciones permite su uso y manejo regulado (CONAP, 2009). El Bd ha sido detectado en individuos de esta especie en los departamentos de San Marcos y Zacapa (Zamora, 2011; Ruano *et al.*, 2012).

2.5.2 *Plectrohyla sagorum* Hartweg, 1941 (Rana Dedos Delgados Arcana)

Esta especie ocurre en la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre del Sur de Chiapas, en la parte centro-Sur de Chiapas (México), el Suroeste de Guatemala y la parte Norte de El Salvador (Duellman, 1970; Köhler, 2011). Habita sólo en bosques nubosos a partir de 1,000-2,400 metros (Köhler, 2011).

Como muchas especies de este género, *P. sagorum* es una especie nocturna que puede ser encontrada perchada sobre vegetación a lo largo de arroyos con cascadas (Duellman, 1970; Köhler, 2011). Durante el día, utiliza bromelias como sitios de retiro (Duellman, 1970). Se reproduce a través de desarrollo indirecto (Duellman, 1970). Es considerada una especie moderadamente pequeña con una longitud de hocico-cloaca de 45.5 mm en machos y 51.9 mm en hembras (Duellman, 1970; Duellman & Campbell, 1992; Köhler, 2011). Los machos de esta especie también vocalizan (Duellman, 1970).

P. sagorum se ubica en la categoría Amenazada (EN) de la Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN (Santos-Barrera, Canseco-Márquez & Acevedo, 2010) y en la categoría tres de la LEA (CONAP, 2009). Al igual que *P. matudai*, el Bd ha sido detectado en individuos de los departamentos de San Marcos y Zacapa (Ruano *et al.*, 2012).

2.5.3 *Ptychohyla euthysanota* Kellogg, 1928 (Rana de Árbol Guerrerense)

Especie que ocurre desde el Sureste de Oaxaca (México), hasta Guatemala y el Oeste de El Salvador, entre los 200-2,200 metros de elevación (Köhler, 2011). Se considera una especie común en Guatemala y abundante en Chiapas (Santos-Barrera, Acevedo & Muñoz-Alonso, 2010). Se reproduce a través de desarrollo indirecto en arroyos de montaña, donde los machos vocalizan desde la vegetación (Duellman, 1963). Los machos pueden alcanzar 37.3 mm de longitud hocico-cloaca, mientras que las hembras 53.3 mm (Köhler, 2011). Varias especies del género *Plectrohyla* ocurren de forma simpátrica con *Ptychohyla euthysanota* (Duellman, 1963).

Según la Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN, esta especie se ubica dentro de la categoría Casi Amenazada -NT- (Santos-Barrera, Acevedo *et al.*, 2010) y en la categoría tres de la LEA (CONAP, 2009). En Guatemala, han sido reportados individuos positivos para Bd en el departamento de Suchitepéquez (Zamora, 2011).

2.6 Área de estudio

La Reserva de Uso Múltiple Cuenca del Lago de Atitlán (RUMCLA), es un área protegida incluida en el Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas (SIGAP), que se localiza en la cadena volcánica occidental de Guatemala (CONAP y Consejo Departamental de Desarrollo Sololá -CODEDE-, 2007). La reserva fue declarada en un inicio como Parque Nacional

Atitlán y posteriormente re-categorizada como Reserva de Uso Múltiple (CONAP y CODEDE, 2007). La RUMCLA se ubica en los departamentos de Sololá (en los 19 municipios, con excepción de gran parte de Nahualá y Santa Catarina Ixtahuacán), Suchitepéquez (municipios de Chicacao, Santa Bárbara y Patulul), Chimaltenango (municipios de Tecpán, Patzún y Pochuta), Quiché (municipio de Chichicastenango) y parte del municipio de Totonicapán en Totonicapán (Fig. 1).

Originalmente, el área de conservación del Parque Nacional Atitlán fue delimitado como un rectángulo con una extensión de 625 km², pero con la re-categorización, se propuso como área de protección la cuenca del lago de Atitlán y una extensión al Sur que abarca los bosques de bocacosta (CONAP y CODEDE, 2007). La anterior zonificación respeta los límites de la cuenca y deja como zona de amortiguamiento (Fig. 1) el área que resta entre la cuenca y los límites rectilíneos del área protegida (CONAP y CODEDE, 2007). En la actualidad, la extensión unitaria de la RUMCLA es de 1,229 km² (CONAP, 2013).

Dentro de los límites de la RUMCLA, se ha establecido un sub-sistema municipal de áreas protegidas, constituido por Parques Regionales Municipales (PRM) que protegen la mayoría de remanentes boscosos, además de Reservas Naturales Privadas (RNP), ubicadas la mayoría en la parte Sur (Figura 1) y organizadas bajo el concepto de corredor biológico para el mantenimiento de la conectividad entre los ecosistemas predominantes de la cadena volcánica (Secaira, 2012). El área de la RUMCLA abarca toda la cuenca del lago de Atitlán y parte de las cuencas del río Madre Vieja y río Nahualate (Anexo 1). El área de bocacosta, al Sur de la RUMCLA, es una región importante en cuanto a la recarga hídrica, con valores muy altos de capacidad de captación y regulación de agua (CONAP y CODEDE, 2007).

La RUMCLA presenta varios fenómenos geológicos de gran importancia (Anexo 1) como la caldera que ahora ocupa el Lago de Atitlán, los volcanes Atitlán, San Pedro y Tolimán, los Cerros de Oro, Ik' itiu, Cabeza de Burro, partes de la altiplanicie central, el declive del Pacífico y otras montañas de origen volcánico que forman la divisora continental María Tecún (CONAP y CODEDE, 2007). Dentro de sus límites también existen serranías altas que conectan la cadena volcánica costera con áreas del altiplano y sirven de corredor para algunas especies (Ríos y Dix, 2003).

Dentro de la RUMCLA se puede encontrar diversidad de ecosistemas debido a la variación altitudinal y de precipitación presente en el área (Ríos, 2003; Fig. 1). La

precipitación anual reportada varía de 4,500 mm (Santa Bárbara, Suchitepéquez y Cerro Cabeza de Burro) hasta menos de 1,000 mm al sotavento de los Volcanes Atitlán y Tolimán (Dix, Medinilla y Castellanos, 2003). El mayor aporte de humedad proviene del Océano Pacífico y de la evapotranspiración de los bosques de la Costa Sur (Dix *et al.*, 2003). Sin embargo, la gran barrera que representan los volcanes Atitlán, San Pedro y Tolimán, provoca que al centro de la reserva la humedad sea relativamente baja, de forma contraria en la parte Sur dónde la humedad es muy alta (CONAP y CODEDE, 2007).

Según Medinilla, Dix, Dix, MacVean y San Emeterio (2003), dentro de la RUMCLA es posible identificar tres tipos de bosque: bosques mixtos (latifoliados y de coníferas), localizados en la parte central; bosques predominantemente latifoliados (pluvial y nuboso), ubicados en las partes altas de los conos volcánicos y cerros; y bosques de coníferas, ubicados en dos áreas bien diferenciadas al Sur y al Norte (Anexo 2).

Ríos y Dix (2003), reportan al menos 35 especies de anfibios, de las cuales seis especies de salamandras son consideradas endémicas nacionales. La herpetofauna de la bocacosta demuestra tener componentes de origen Neotropical y de las zonas templadas de México (Ríos y Dix, 2003). En las faldas húmedas al Sur, se encuentran especies típicas de Mesoamérica Nuclear y en los valles más secos del interior (alrededor del lago) la diversidad de anfibios no es tan alta (Ríos y Dix, 2003).

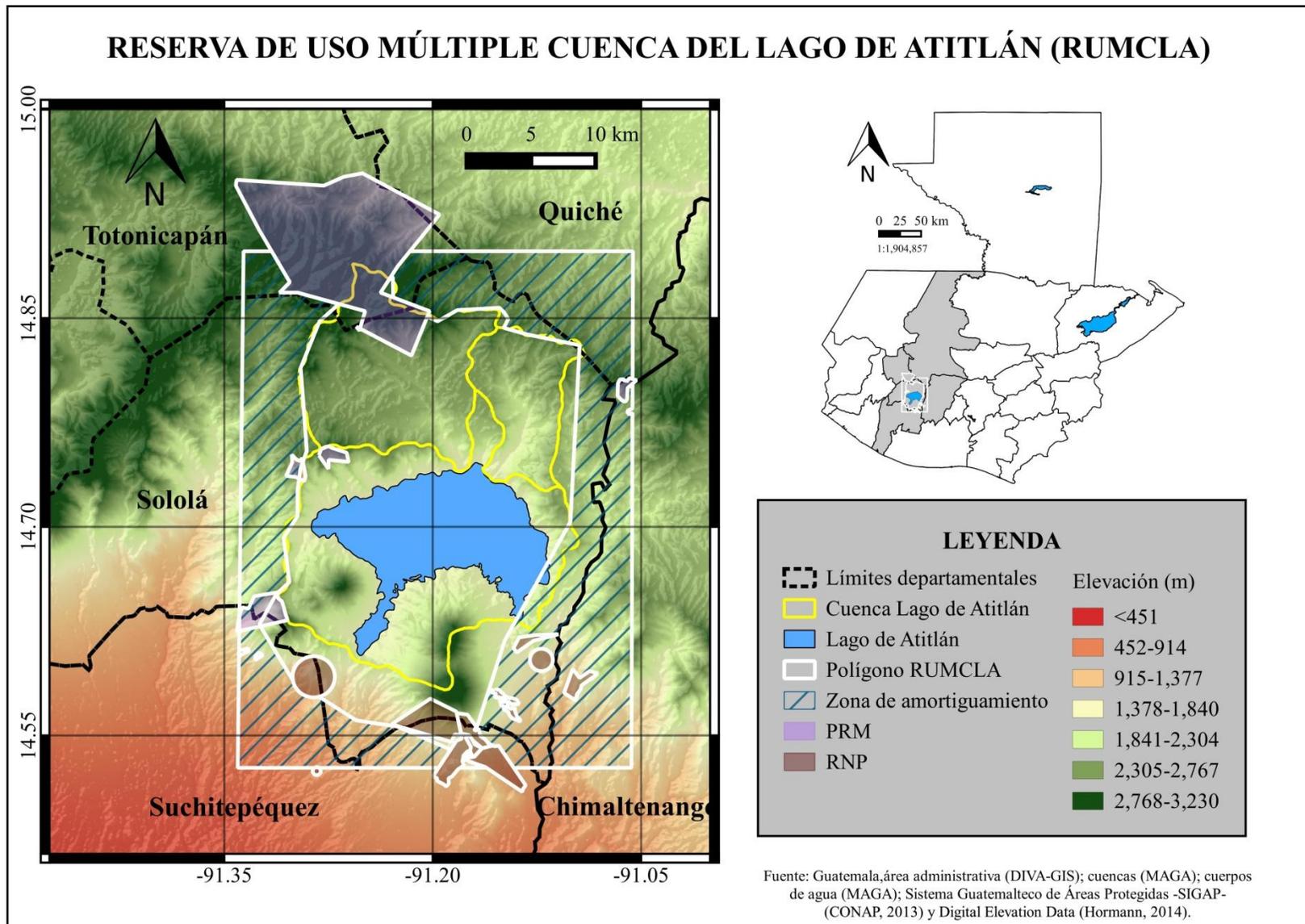


Figura 1. Área de estudio: Reserva de Uso Múltiple Cuenca del Lago de Atitlán (RUMCLA).

III. JUSTIFICACIÓN

Entre los retos más importantes que enfrentan las estrategias de conservación de la herpetofauna Neotropical se incluyen la reducción de EIE (*e. g.* quitridiomycosis) y el aumento de la conectividad del paisaje, esto último para propiciar que organismos sensibles como los anfibios ajusten sus áreas de distribución frente al cambio climático (Urbina, 2008). En Mesoamérica, las especies de anfibios amenazadas se encuentran concentradas en la región montana del Sureste de Chiapas (México) hasta el centro de Guatemala (Young *et al.*, 2004). En Guatemala, las áreas que presentan mayor endemismo de anfibios son las zonas de montaña (Acevedo, 2006) y actualmente estas zonas se encuentran en peligro en todo el país debido al avance de la frontera agrícola, incendios forestales, extracción de productos maderables, cambio climático, entre otros (Ríos, 2003).

Las especies *Plectrohyla matudai*, *Plectrohyla sagorum* y *Ptychohyla euthysanota* son habitantes comunes de los arroyos de montaña y su principal amenaza es la pérdida de hábitat debido a la deforestación y transformación de los hábitats originales a lo largo de su rango de distribución (Santos-Barrera *et al.*, 2004; Santos-Barrera, Acevedo *et al.*, 2010; Santos-Barrera, Canseco-Márquez & Acevedo, 2010). Sin embargo, por tratarse de especies que se encuentran a elevaciones relativamente altas, cuya reproducción se lleva a cabo en el medio acuático, la quitridiomycosis es considerada un riesgo potencial (Santos-Barrera *et al.*, 2004; Santos-Barrera, Acevedo *et al.*, 2010; Santos-Barrera, Canseco-Márquez & Acevedo) y el Bd ya ha sido detectado en individuos de estas tres especies (Zamora, 2011; García, 2012; Ruano *et al.*, 2012). Las áreas altas como la Sierra de los Cuchumatanes, la Sierra Madre Sur, la cadena volcánica y la Sierra de las Minas son más propensas a la presencia del Bd debido a sus condiciones climáticas (Zamora, 2011). Específicamente, parte de la RUMCLA fue propuesta por Zamora (2011) como un área con una probabilidad alta para la presencia de Bd.

En la actualidad no hay métodos comprobados que ayuden a controlar el Bd/quitridiomycosis en condiciones silvestres; no obstante, autores como Hyatt *et al.* (2007) recomiendan la detección de poblaciones Bd-portadoras y la identificación de las áreas geográficas de estas poblaciones. De la misma forma, Commonwealth of Australia (2012)

recomienda el control de las especies que actúan como reservorio como una medida de mitigación del impacto del patógeno en condiciones silvestres. Particularmente para Guatemala, los estudios de García (2012) y Ruano *et al.* (2012), recomiendan el monitoreo de las especies Bd-portadoras. Sin embargo, no se cuenta con el registro completo de todas las poblaciones en el territorio nacional, incluidas las especies de estudio. Herramientas como los SDM pueden ser utilizados para proyectar áreas con condiciones climáticas adecuadas para la presencia de estas especies y así mejorar los esfuerzos de muestreo para la detección del Bd.

Por otro lado, se presume que los cambios en el clima tendrán un efecto en los rasgos de historia natural, la fisiología y la distribución geográfica de las especies (Parmesan, 2006). El cambio climático a escala global ha sido reconocido como un problema potencial para las poblaciones de anfibios (Carey & Alexander, 2003). A pesar de que los efectos del cambio climático son difíciles de predecir con precisión debido a la complejidad en la interacción de los factores que afectan el clima a escala regional y global, se espera sean generalizados (Parmesan & Matthews, 2006). Desde una perspectiva mundial, aunque Centroamérica produce menos del 0.5% de las emisiones de GEI, es considerada una de las regiones más vulnerables a los efectos del cambio climático (Corrales, 2010). Centroamérica ha presentado una variabilidad climática alta durante años recientes y en las últimas décadas se han observado cambios en la precipitación y aumentos de temperatura (Anderson, Cherrington, Flores, Carrillo & Sempris, 2008).

El cambio climático resulta difícil de considerar en el manejo de áreas protegidas (Hannah & Salm, 2005). La naturaleza incompleta del sistema áreas protegidas (al menos en el continente americano), hace que el manejo no sea eficaz para detener la pérdida del hábitat (una de las amenazas más importantes para el grupo de los anfibios) y amenazas como EIE y el cambio climático trascienden los límites políticos de estas áreas. El manejo de áreas protegidas necesitará adaptarse para tomar en cuenta los impactos relacionados con el cambio climático (Hannah & Salm, 2005, p. 36). Herramientas como SDM proyectados sobre escenarios de cambio climático pueden proveer predicciones sobre la distribución geográfica de las especies a futuro y además de ayudar a comprender los posibles efectos del cambio climático sobre la diversidad biológica pueden ser utilizadas en la planificación

de estrategias de conservación (Guisan & Thuiller, 2005). No obstante, los estudios realizados hasta el momento con SDM y escenarios de cambio climático en organismos terrestres se han enfocado en la detección e interpretación de cambios latitudinales, de elevación y fenológicos, y se han desarrollado en regiones templadas (Cayuela *et al.*, 2009). En Guatemala, además de ser escasos los esfuerzos para entender los efectos del cambio climático en la mayoría de los grupos taxonómicos, se han enfocado principalmente a especies de interés económico, como por ejemplo el café (Centro Internacional de Agricultura Tropical -CIAT-, 2012), relegando grupos sensibles como los anfibios.

De igual forma que los SDM utilizados para proyectar áreas con condiciones climáticas adecuadas para la presencia de las especies de estudio bajo condiciones actuales, se harán predicciones de la superficie geográfica ocupada por estas mismas especies en la RUMCLA hacia diferentes horizontes de tiempo y escenarios de cambio climático. Lo anterior, además de brindar información predictiva sobre los posibles efectos del cambio climático en estas especies, permitirá generar información que puede ser utilizada para dirigir esfuerzos de protección a zonas geográficas específicas, las cuales podrían representar refugios ante los efectos del clima.

IV. OBJETIVOS

4.1 General

- Evaluar la posible relación entre el cambio climático y cambios en la distribución geográfica de *Plectrohyla matudai*, *Plectrohyla sagorum* y *Ptychohyla euthysanota*, y examinar la presencia de *Batrachochytrium dendrobatidis* en poblaciones de estos anfibios en la Reserva de Uso Múltiple Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala.

4.2 Específicos

- Identificar áreas de distribución potencial de *Plectrohyla matudai*, *Plectrohyla sagorum* y *Ptychohyla euthysanota* en la RUMCLA.
- Identificar la presencia del hongo Bd en poblaciones de *Plectrohyla matudai*, *Plectrohyla sagorum* y *Ptychohyla euthysanota* en la RUMCLA.
- Analizar posibles efectos del cambio climático sobre la distribución geográfica de *Plectrohyla matudai*, *Plectrohyla sagorum* y *Ptychohyla euthysanota* en la RUMCLA.

V. HIPÓTESIS

Las distribuciones geográficas de *Plectrohyla matudai*, *Plectrohyla sagorum* y *Ptychohyla euthysanota* son explicadas por variables bioclimáticas, principalmente debido al marcado efecto de la temperatura y precipitación en la biología, fisiología y comportamiento de los anfibios en general, por lo que sus rangos de distribución experimentarán modificaciones bajo escenarios de cambio climático.

VI. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Materiales

Equipo

- GPS
- Cámara fotográfica digital
- Computadora portátil
- Linternas de mano y de cabeza
- Juegos de baterías recargables y cargador
- Equipo de disección
- Etanol 70%
- Frascos con tapadera para sacrificio de especímenes
- Recipientes de plástico para fijado de especímenes
- Recipiente de plástico para almacenamiento de especímenes

Materiales y suministros

- Guantes de látex
- Bolsas plásticas gruesas de 25 libras
- Marcador indeleble a prueba de etanol
- Libreta de campo
- Etiquetas de papel libre de ácido
- Rollo de hilo de algodón
- Bandeja de plástico
- SWABS (cotonetes) estériles y sintéticos
- Viales de 1.5 ml
- Tubos de 1.5 ml para microcentrífuga con tapa de tuerca
- Piseta
- Papel mayordomo
- Formol 10%
- Guías y claves de identificación

Software

- Software ESRI ArcView 3.2
- Software QGIS 2.4
- Software Maxent 3.3.3k
- Software STATISTICA versión 8
- Software SAM versión 4.0

6.2 Métodos

6.2.1 Datos de entrada para la elaboración de los modelos

Se usó el software de acceso libre Maxent versión 3.3.3k (disponible: www.cs.princeton.edu/~schapire/Maxent; Phillips, Anderson & Schapire, 2006b) para generar los modelos de las especies de estudio bajo condiciones actuales y escenarios de cambio climático. Maxent es un método multi-propósito que hace predicciones o inferencias a partir de información incompleta: mapas digitales que representan las condiciones ambientales de una región en particular (que en este estudio corresponden a capas climáticas) y localidades geo-referencias donde las especies han sido observadas (Phillips, Anderson & Schapire, 2006).

El mecanismo general de Maxent consiste en estimar la probabilidad de una distribución destino (distribución de determinada especie) buscando la distribución que maximice la entropía (lo más uniforme posible), la cual está sujeta a una serie de restricciones (el valor esperado de cada variable ambiental según esta distribución debe coincidir con su media empírica) y que representan información incompleta sobre la distribución destino (Phillips *et al.*, 2006). El modelo resultante es una distribución de la probabilidad relativa sobre todos los píxeles (celdas cuadradas) de una rejilla que representa el espacio geográfico del área de estudio y expresa la “favorabilidad” relativa de la presencia de la especie como una función de los valores de las variables ambientales (variables climáticas) en el píxel. Un valor alto de la función en un píxel en particular indica que dicho píxel contiene potencialmente las condiciones ambientales (climáticas) adecuadas para que la especie esté presente (Phillips *et al.*, 2006).

Los datos de entrada en Maxent no incluyen ausencias conocidas o verdaderas, por lo que los modelos se ajustan usando puntos de trasfondo o “background points” (Phillips & Dudík, 2008). El software selecciona al azar por defecto 10,000 puntos de trasfondo que son utilizados para caracterizar el área de estudio y generar una hipótesis nula (Phillips *et al.*, 2006; Phillips & Dudík, 2008). Maxent ha demostrado superar otros métodos de modelado en la discriminación de las áreas adecuadas de las no adecuadas para las especies (Phillips *et al.*, 2006), además de ser sugerido para trabajar con tamaños de muestra pequeños (Pearson *et al.*, 2007).

6.2.1.1 Condiciones ambientales: variables bioclimáticas

Se utilizaron como variables predictoras las capas climáticas disponibles en la base de datos del WorldClim (<http://www.worldclim.org>). Las capas climáticas provienen de la interpolación de datos medios mensuales del clima de estaciones meteorológicas alrededor del mundo (Hijmans, Cameron, Parra, Jones & Jarvis, 2005). Se usaron las capas de 19 variables bioclimáticas (Anexo 3) derivadas de valores mensuales de temperatura y precipitación que representan tendencias anuales, estacionalidad y factores ambientales extremos o limitantes (Hijmans *et al.*, 2005). Las capas se encuentran en formato raster (estructuración del espacio geográfico en una rejilla compuesta de píxeles) y en este caso se utilizó una resolución de 30 arco-segundos ($0.008333^\circ * 0.008333^\circ$) o aproximadamente 1 km^2 , con la finalidad de que este grano fino permitiera una mayor probabilidad de representar la presencia de un individuo por píxel. Se recortaron las capas para incluir solamente parte del Sureste Mexicano (Oaxaca y Chiapas), Guatemala, El Salvador y Honduras, correspondientes a los límites del rango de distribución de las especies de estudio.

De acuerdo con Cruz-Cárdenas, López-Mata, Villaseñor & Ortiz (2014), cuando se modela la distribución potencial de una especie es preferible efectuar análisis previos para reducir errores en el modelo resultante, especialmente aquellos ocasionados por la correlación de las variables predictoras y la autocorrelación espacial de los registros de ocurrencia. Peterson *et al.* (2011) sugieren explorar la covarianza de las variables predictoras y así reducir el número de variables empleadas para modelar. Frecuentemente, cuando muchas covariables se usan como variables predictoras y estas miden fenómenos similares se puede incurrir en multicolinealidad, un problema estadístico que se define como un alto grado de correlación entre las covariables (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2014). Autores como Urbina-Cardona & Loyola (2008) y Cruz-Cárdenas *et al.* (2014), sugieren usar un Análisis de Componentes Principales (PCA por sus siglas en inglés) para transformar el conjunto de variables predictoras originales en conjuntos de variables no correlacionadas. El PCA es empleado como una herramienta de exploración para detectar y cuantificar las relaciones mutuas entre las variables, permitiendo así reducir la dimensionalidad e identificar aquellas variables que contienen la mayor cantidad de información (Urbina-Cardona & Loyola, 2008; Cruz-Cárdenas *et al.*, 2014).

Considerando lo anterior, se construyó una base de datos para cada especie con los valores extraídos de las 19 variables bioclimáticas para cada píxel con registro de ocurrencia (la obtención de los registros de ocurrencia se explica en la sección siguiente) mediante el “script” GetGridValue en el software ArcView 3.2 (Environmental Systems Research Institute -ESRI-, 1999). El PCA se realizó en el software STATISTICA versión 8 (StatSoft, 2004). Se usó una matriz de correlación, la cual es recomendada cuando las variables están medidas en unidades distintas y es necesaria una estandarización de los datos (Quinn & Keough, 2002). Se retuvieron los componentes con el mayor porcentaje de la varianza explicada ($> 60\%$) y se diferenciaron grupos de variables correlacionadas en el gráfico “biplot”. La contribución de cada variable en cada componente (“loading”) se determinó mediante su correlación con el componente respectivo y aquellas con valores > 0.6 se consideraron como significativas (Quinn & Keough, 2002). Se elaboraron tablas de correlación para cada grupo de variables reconocidas en el gráfico “biplot” y se usó el coeficiente no paramétrico de Spearman, identificando las variables correlacionadas con base en su nivel de significancia [$p < 0.05$] (Kramer-Schadt *et al.*, 2013).

6.2.1.2 Obtención de registros de ocurrencia

Los registros de ocurrencia corresponden a datos primarios basados en observaciones o ejemplares que ubican a un individuo de determinada especie en un lugar y en un punto en el tiempo (Phillips *et al.*, 2006). Estos registros son proyectados en un sistema de coordenadas geográficas (latitud y longitud) para corresponder al sistema de coordenadas de las capas climáticas (Hijmans *et al.*, 2005).

Para obtener los datos de ocurrencia de las especies de estudio se consultaron los portales HerpNet (<http://herpnet2.org/>) y Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <http://www.gbif.org/>), los cuales cuentan con diferentes bases de datos de colecciones biológicas alrededor del mundo. También se consultaron las bases de datos de la Colección Zoológica de Referencia del Museo de Historia Natural (MUSHNAT-USAC) y la Colección de Referencia de la Universidad del Valle de Guatemala (UVG). Con estos datos, se construyeron bases de datos depuradas para cada especie, en las que se descartaron los registros sin coordenadas geográficas y anteriores al año 1950. Para verificar la correcta geo-referenciación de los registros, se

proyectaron en el espacio geográfico utilizando un sistema de información geográfica (SIG) en el software ArcView 3.2 (ESRI, 1999).

6.2.1.3 Autocorrelación espacial de registros de ocurrencia

En general, los SDM asumen que el área de interés ha sido muestreada de manera sistemática y al azar (Franklin, 2009; Kramer-Schadt *et al.*, 2013). Muchas veces los esfuerzos de muestreo son llevados a cabo en zonas más accesibles y ampliamente investigadas, haciendo que los registros de ocurrencia no estén distribuidos de manera uniforme y por consiguiente las bases de datos acumulan sesgo de muestreo geográfico (Pearson *et al.*, 2007; Veloz, 2009; Kramer-Schadt *et al.*, 2013; De Oliveira, Rangel, Lima-Ribeiro, Terribile & Diniz-Filho, 2014; Varela, Anderson, García-Valdés & Fernández-González, 2014). Además, al asumir que las localidades de los registros de ocurrencia son independientes entre sí, se viola uno de los principios fundamentales de la geografía espacial, así como de la ecología misma (Fortin & Dale, 2005; Franklin, 2009). La Primera Ley de Geografía (Tobler, 1979), establece que las cosas más cercanas son similares (en este caso las localidades de los registros de ocurrencia), debido a la posibilidad de que recíprocamente se influyen entre sí o ambas están influenciadas por el mismo patrón que genera procesos geográficos (Fortin & Dale, 2005; Franklin, 2009). Lo anterior ocasiona agrupamiento espacial que a menudo resulta en autocorrelación espacial -SAC-, por sus siglas en inglés- (Kramer-Schadt *et al.*, 2013). La SAC mide la similitud entre los valores de una variable como una función de la distancia espacial (Legendre & Legendre, 1998). En otras palabras, la SAC es el grado de dependencia de las variables en el espacio geográfico (Legendre & Legendre, 1998). La SAC representa una característica intrínseca en la mayoría de datos geo-espaciales y es ampliamente reconocida por afectar pruebas de significancia en análisis geo-espaciales (Franklin, 2009).

Para evaluar la SAC se empleó el índice de Moran -I de Moran- (Moran, 1950), uno de los coeficientes más utilizados para variables cuantitativas o continuas (Legendre & Legendre, 1998). El I de Moran es una medida de autocorrelación espacial que es análoga al coeficiente de correlación, cuyo valor está entre -1 y +1, significando autocorrelación espacial negativa fuerte con -1 (dispersión), autocorrelación positiva fuerte con +1 (concentración) y aleatoriedad con 0 (Fortin & Dale, 2005). Se utilizó el software SAM (“Spatial Analysis in Macroecology”) versión

4.0 (Rangel, Diniz-Filho & Bini, 2010) para la construcción de correlogramas para cada una de las variables seleccionadas tras el PCA para cada especie. En este caso se computaron distancias geográficas y se calculó el número de clases de distancia (con el mismo número de pares) basándose en la regla de Sturge (Asselin, Fortin & Bergeron, 2001; Fortin & Dale, 2005):

$$D = 1 + 3.33 \times \log_{10} \left[\frac{n(n-1)}{2} \right]$$

Se corrieron 1,000 permutaciones para evaluar la significancia del índice. Se consideraron como significativos los correlogramas que presentaron al menos una clase de distancia con autocorrelación significativa con un $\alpha = 0.05$. Previo a llevar a cabo los cálculos de la autocorrelación espacial con el I de Moran, se verificó la distribución normal de los datos para no violar supuestos de la técnica estadística. En este caso, se usó la prueba de Shapiro-Wilk y su valor de probabilidad en el software STATISTICA (StatSoft, 2004).

6.2.1.4 Filtrado espacial de registros de ocurrencia

El sesgo de muestreo geográfico también conduce a un sesgo ambiental debido a la sobrerrepresentación de ciertas características ambientales de las zonas más accesibles y ampliamente investigadas (Veloz, 2009; Kramer-Schadt *et al.*, 2013). De manera que, al no abordar este tipo de sesgos se puede producir sesgo en las predicciones de los modelos y sobreestimación de estadísticos que evalúan la capacidad predictiva de los modelos (Veloz, 2009). A pesar que el sesgo de muestreo geográfico es un problema general en los SDM, particularmente para los estudios que emplean Maxent como método de modelado, el corregir este tipo de sesgo se ha tomado en consideración muy recientemente y sólo unos pocos estudios han tratado de abordarlo (*e. g.* Kramer-Schadt *et al.*, 2013; Varela *et al.*, 2014). El sesgo de muestreo en Maxent puede ser abordado mediante el filtrado de los registros de ocurrencia en el espacio geográfico o filtrado espacial, el cual consiste en la reducción del número de los registros en regiones sobre-muestreadas (*e. g.* Hidalgo-Mihart, Cantú-Salazar, González-Romero & López-González, 2004; Kramer-Schadt *et al.*, 2013).

En el presente estudio se llevó a cabo el filtrado espacial de los registros de ocurrencia de las tres especies de estudio, habiendo identificado previamente autocorrelación espacial. Para

cada registro de ocurrencia se consideró un “buffer” de 1.5 km de radio tomando en cuenta la limitada capacidad de dispersión de los anfibios (Popescu & Gibbs, 2010), de tal manera que fue posible eliminar aquellos registros con superposición (Kramer-Schadt *et al.*, 2013). De entre los conjuntos de registros con traslape se seleccionó al azar solamente una localidad. A pesar que el filtrado espacial incrementa el riesgo de que el número de registros de ocurrencia sea muy poco para construir modelos estadísticamente sólidos, Maxent es muy popular por producir resultados robustos a partir de datos escasos y provenientes de muestreos irregulares (Kramer-Schadt *et al.*, 2013). Además, en estudios con múltiples especies, son descartadas para modelar aquellas especies que presentan menos de 20 registros de ocurrencia (*e. g.* Araújo *et al.*, 2006 y García *et al.*, 2013)

6.2.1.5 Escenarios de cambio climático

Se emplearon dos escenarios de RCP: RCP2.6 y RCP8.5 para la versión más reciente del modelo CCSM (Community Climate System Model) versión 4 -CCSM4-, para las variables bioclimáticas seleccionadas a una resolución de 30 arco-segundos y para el horizonte de tiempo 2050 (promedio 2041 al 2060). El CCSM es un modelo acoplado compuesto por cuatro modelos que simulan de manera simultánea la atmósfera, el océano, la superficie terrestre y hielo marino (Hurrell *et al.*, 2013). Estos escenarios se encuentran disponibles en el portal del WorldClim y presentan una reducción de escala y calibración (corrección de sesgo) usando el clima actual (línea base) del WorldClim versión 1.4 (<http://worldclim.org>).

El escenario de RCP2.6 es considerado el mejor caso para limitar el cambio climático antropogénico (van Vuuren *et al.*, 2011b; Wayne, 2013), mientras que el escenario de RCP8.5 es considerado el más extremo, con un aumento continuo del forzamiento radiativo durante el siglo XXI, debido a que no incluye dentro de sus supuestos ningún objetivo específico de mitigación del cambio climático (Riahi *et al.*, 2011).

6.2.2 Construcción de modelos: condiciones actuales y escenarios de cambio climático

Se corrieron los modelos con los valores por defecto (“auto features”) y se empleó el 25% de los registros de ocurrencia como puntos de validación o prueba (“random test percentage”), de esta

forma el 75% restante de los datos se utilizan como puntos de calibración o entrenamiento (Urbina-Cardona & Loyola, 2008; Puschendorf *et al.*, 2009; Urbina-Cardona & Flores-Villela, 2010; Urbina-Cardona y Castro, 2011; Zamora, 2011; Vasconcelos *et al.*, 2012; García *et al.*, 2013). Se corrieron 100 réplicas por especie, seleccionando “bootstrapping” para las permutaciones (Puschendorf *et al.*, 2009).

Se seleccionaron 10 modelos con los valores más altos del área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés) del gráfico ROC (“Receiver Operator Characteristic”) para cada especie, los cuales corresponden a los modelos más robustos (Puschendorf *et al.*, 2009). El gráfico ROC provee una representación de la sensibilidad del modelo (verdaderos positivos: cuando un organismo está realmente presente y se predice como presente) como una función de los errores de comisión -falsos positivos- (Phillips *et al.*, 2006). El valor de AUC debe ser interpretado como una medida relativa de la capacidad predictiva del modelo (Golicher, Ford, Cayuela & Newton, 2012). Un valor de AUC ≈ 0.5 indica que no hay capacidad de predicción en el modelo, esto sería un modelo no diferente del azar y un valor de AUC ≈ 1.0 indica una capacidad predictiva muy alta (Vasconcelos *et al.*, 2012). Se generó un modelo resumen por especie, en el cual se promedia la probabilidad de ocurrencia de los 10 modelos más robustos (Puschendorf *et al.*, 2009) mediante el “script” GridStats en el software ArcView 3.2 (ESRI, 1999).

Los modelos generados por Maxent describen la idoneidad del espacio ecológico y generalmente estos son proyectados en el espacio geográfico produciendo áreas geográficas de la presencia predicha para determinada especie (Phillips *et al.*, 2006). Maxent genera mapas de probabilidad de presencia en tres formatos de salida, el formato por defecto corresponde al valor logístico, el cual proporciona una estimación entre 0 y 1 de la probabilidad de presencia. Sin embargo, se necesita de un umbral para transformar la probabilidad a datos binarios (mapas binarios, presencia/ausencia) que distingan las áreas adecuadas de las áreas inadecuadas para la presencia de la especie (Liu, Berry, Dawson & Pearson, 2005). La información presentada de esta manera resulta mucho más práctica para aplicaciones en conservación y manejo, como por ejemplo en la identificación de áreas de endemismo, selección de áreas protegidas y evaluación del impacto del cambio climático (Escalante, Rodríguez, Linaje, Illoldi & González, 2013; Liu, White & Newell, 2013). Maxent proporciona una serie de umbrales para hacer una predicción binaria. El valor del umbral se emplea para clasificar cada píxel como adecuado o inadecuado, es

decir que las condiciones adecuadas para la especie se encuentran por encima de este umbral y las inadecuadas por debajo (Liu *et al.*, 2013).

En este caso, se empleó el umbral del 10 percentil, el cual es una aproximación liberal que refuta sólo el 10% más bajo de los valores predichos (Urbina-Cardona & Loyola, 2008; Urbina-Cardona & Flores-Villela, 2010; Urbina-Cardona y Castro, 2011; Kramer-Schadt *et al.* 2013). De acuerdo con Urbina-Cardona y Castro (2011), este umbral es apropiado para modelos que se han generado a partir de registros de ocurrencia provenientes de variadas bases de datos y con las limitaciones características como la incertidumbre de la correcta georeferenciación e identificación taxonómica de las especies. Los modelos resumen de las tres especies fueron recortados mediante este umbral, produciendo así mapas binarios que representan la distribución potencial de las especies de estudio. El cálculo del umbral del 10 percentil se empleó tanto para los modelos bajo condiciones actuales como para los modelos bajo escenarios de cambio climático.

6.2.3 Muestreos de campo: corroboración de modelos y detección de Bd

Con base en los mapas binarios de distribución potencial generados bajo condiciones actuales se diseñaron muestreos de campo para la detección de las especies de estudio y obtención de muestras para detección de Bd. Se seleccionaron seis sitios dentro de los límites de la RUMCLA, la mayoría ubicados en las áreas Sur y Suroeste, correspondiente a las áreas predichas como adecuadas para la presencia de las especies. En los sitios seleccionados se empleó el método de muestreo por encuentro visual (“Visual Encounter Survey” -VES-; Crump & Scott, 1994). El VES permite en caminatas nocturnas la observación y captura manual de anfibios. Este método se llevó a cabo a través de recorridos a lo largo de corrientes naturales, como pequeños riachuelos de montaña y nacimientos de agua. El muestreo en campo abarcó la época de lluvias entre julio y diciembre. Se llevó a cabo una visita mensual de entre tres y cuatro días por sitio para llevar a cabo las gestiones con las autoridades y obtener los permisos necesarios. Cada punto de muestreo seleccionado se visitó durante dos noches, realizando los recorridos por cuatro horas cada noche. Durante los recorridos se localizaron individuos de las especies de estudio y se capturaron manualmente con guantes de látex, teniendo en cuenta el cambio de los mismos entre cada

captura (Phillott *et al.*, 2010). Los especímenes capturados se colocaron dentro de bolsas plásticas (una bolsa por individuo), se enumeraron correlativamente y se registraron los siguientes datos: localidad, fecha y hora de colecta, número de referencia del individuo capturado, identificación taxonómica, coordenadas geográficas y elevación del sitio de colecta (McDiarmid, 1994). Para confirmar la identidad de los individuos colectados se utilizó la clave taxonómica de Köhler (2011). Se seleccionaron algunos especímenes “voucher” para ser depositados en la Colección Zoológica de Referencia del MUSHNAT, el resto de animales capturados se liberó sin antes obtener las muestras de frotis epidérmico para la detección de Bd.

La obtención de muestras de frotis epidérmico se hizo de acuerdo al protocolo de Vredenburg y Briggs (2007). Este protocolo permite obtener muestras no invasivas con el objetivo de detectar en el laboratorio la presencia de Bd. Para cada individuo, el frotis se realizó con un hisopo estéril de algodón sintético un total 30 veces en las siguientes partes: vientre, ingle, piernas y membranas interdigitales. El hisopo se depositó en un tubo para microcentrífuga (1.5 ml) con alcohol al 95%, el cual se rotuló y se almacenó para su posterior traslado al laboratorio (Vredenburg y Briggs, 2007). Parte de las muestras se envió al laboratorio de análisis molecular de la Universidad Estatal de San Francisco, California (Estados Unidos) en dónde se empleó la Reacción en Cadena de la Polimerasa en tiempo real (RT-PCR TaqMan) para la detección de ADN de Bd en el material colectado (Boyle, Boyle, Olson, Morgan & Hyatt, 2004). El resto de muestras se envió al laboratorio de Biología Molecular de la Biodiversidad y la Salud del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), en donde de igual forma se empleó PCR en tiempo real. Los hisopos con el material colectado pueden ser almacenados al menos durante 18 meses cuando son congelados o se mantienen a 23 °C y pueden ser transportados a temperatura ambiente sin que esto represente una pérdida de la sensibilidad analítica (Hyatt *et al.*, 2007).

La RT-PCR TaqMan es la única prueba de diagnóstico que ha sido rigurosamente validada en el laboratorio y en el campo (Hyatt *et al.*, 2007; Cheng *et al.*, 2011) y se trata de una técnica molecular cuantitativa que a diferencia de la PCR convencional detecta directamente los productos amplificados durante la fase exponencial del ciclo de amplificación por medio de fluorescencia (Hyatt *et al.*, 2007). Esta técnica permite la cuantificación del nivel de infección de los individuos y tiene una sensibilidad de 0.1 equivalentes de zoosporas (Hyatt *et al.*, 2007). Los

resultados positivos a veces dependen del criterio del investigador, pero usualmente se considera positivo cualquier número > 0 ya que existe amplificación de ADN (Conde-Pereira, comunicación personal, septiembre, 2014.) La carga patógena varía entre especies; sin embargo, aproximadamente 10,000 equivalentes de zoosporas se ha reportado como letal para algunas especies en condiciones de laboratorio, a esto se le denomina “Regla de Vredenburg” (Cheng *et al.*, 2011). Resultados positivos de más de un individuo son considerados suficientes para confirmar la infección en una zona o especie (Commonwealth of Australia, 2012).

Los protocolos de extracción de ADN, preparación de estándares (para la cuantificación de Bd), controles internos (que evitan inhibidores como tierra en los hisopos) y la prueba Taqman de la RT-PCR TaqMan se llevaron a cabo de acuerdo a los lineamientos sugeridos por Boyle *et al.* (2004). Además, durante la captura, manipulación y transporte de los especímenes se tomaron en cuenta medidas para minimizar la posibilidad de introducir y/o propagar el Bd y otros agentes infecciosos en los sitios de muestreo (Phillott *et al.*, 2010). Entre las medidas se destaca la desinfección del equipo de campo y demás instrumentos con una solución de cloro al 1% (Alonso-Aguirre y Lampo, 2006; Phillott *et al.*, 2010). Los especímenes voucher fueron sacrificados, fijados y preservados de acuerdo a los protocolos de Etheridge (1958) y McDiarmid (1994).

6.2.4 Evaluación efectos del cambio climático

Para evaluar los posibles efectos del cambio climático se cuantifico la intensidad y dirección de los cambios de la distribución modelada para cada especie. Esto se logró al comparar la distribución potencial bajo condiciones actuales y la distribución futura, y de esta manera evaluar si las áreas proyectadas incrementan o disminuyen bajo los escenarios de RCP para el horizonte 2050. La superficie de la RUMCLA ocupada por las distribuciones de las especies de estudio bajo condiciones actuales y bajo escenarios de cambio climático se estimó mediante el recorte de las distribuciones al polígono de la RUMCLA y el cálculo del número de píxeles clasificados como adecuados para la presencia de las especies de estudio. El número de píxeles se multiplicó por 0.86 km^2 ($0.93 \text{ km} * 0.93 \text{ km}$), que representa el tamaño del píxel y así se obtuvo el área

ocupada por la especie dentro del polígono de la RUMCLA para las condiciones actuales y para escenarios de cambio climático.

VII. RESULTADOS

7.1 Datos de entrada para construcción de modelos

7.1.1 Condiciones ambientales: variables bioclimáticas

El PCA mostró que la proporción de la varianza explicada por los dos primeros componentes para *Plectrohyla matudai* (*Pm*) fue de 66.39% (PC1, 41.33%; PC2, 25.06%), para *P. sagorum* de 78.32% (PC1, 51.28%; PC2, 27.04%) y para *Pt. euthysanota* de 76.13% (PC1, 43.25%; PC2, 32.88%) [Fig. 2]. De los grupos formados de variables bioclimáticas correlacionadas (Anexos 4-6), se seleccionaron las variables consideradas como significativas por su contribución en el ordenamiento de los componentes uno y dos (Anexo 7) y se elaboraron tablas de correlación.

Con lo anterior, fue posible identificar las variables no correlacionadas relevantes para cada especie (Cuadro 1): para *P. matudai* resultaron ser la temperatura media anual (BIO1), el rango medio diurno (BIO2), la precipitación anual (BIO12), la precipitación del mes más seco (BIO14) y la precipitación de la estacionalidad (BIO15); para *P. sagorum* fueron la temperatura media anual (BIO1), el rango medio diurno (BIO2), la temperatura de la estacionalidad (BIO4), la precipitación anual (BIO12), la precipitación del mes más seco (BIO14), la precipitación de la estacionalidad (BIO15) y la precipitación del trimestre más cálido (BIO18); para *Pt. euthysanota* resultaron ser la temperatura media anual (BIO1), isothermalidad (BIO3), el rango de la temperatura anual (BIO7), la precipitación anual (BIO12), la precipitación del mes más seco (BIO14), la precipitación de la estacionalidad (BIO15) y la precipitación del trimestre más cálido (BIO18).

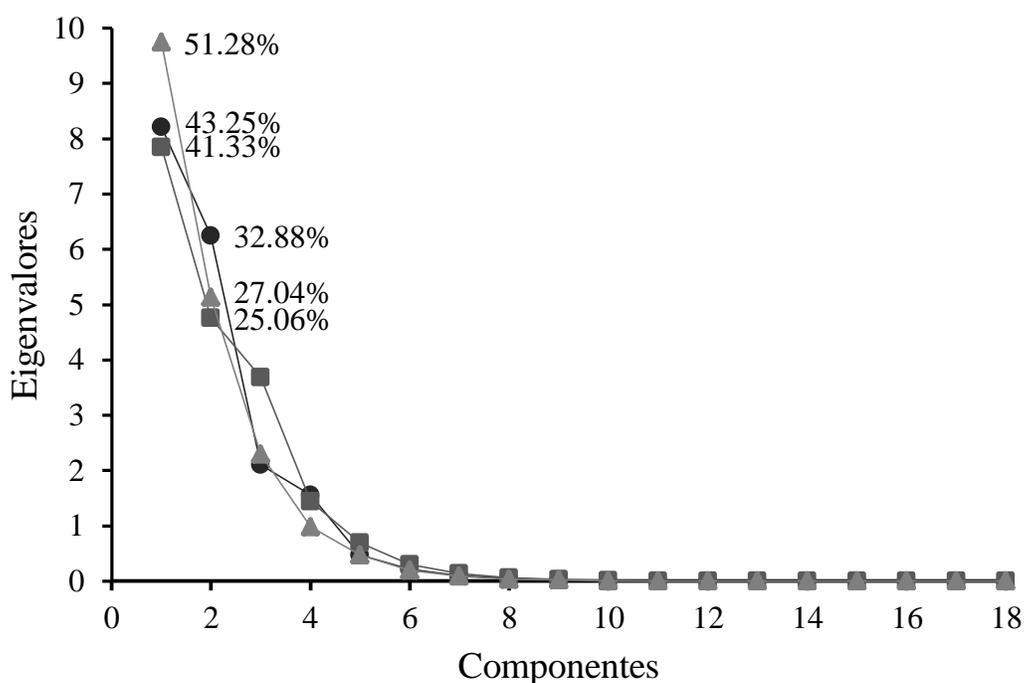


Figura 2. Gráfico que presenta los eigenvalores para cada componente, junto con el porcentaje de varianza explicada para los componentes uno y dos para: *Plectrohyla matudai* (■) y *Plectrohyla sagorum* (▲) y *Ptychohyla euthysanota* (●).

Cuadro 1. Variables seleccionadas mediante tablas de correlación de Spearman con base a su nivel de significancia ($p < 0.05$) consideradas como relevantes para las especies *Plectrohyla matudai*, *Plectrohyla sagorum* y *Ptychohyla euthysanota*. En negritas las variables en común para las tres especies.

	<i>Plectrohyla matudai</i>	<i>Plectrohyla sagorum</i>	<i>Ptychohyla euthysanota</i>
Temperatura	BIO1, BIO2	BIO1, BIO2, BIO4	BIO1, BIO3, BIO7
Precipitación	BIO12, BIO14, BIO15	BIO12, BIO14, BIO15, BIO18	BIO12, BIO14, BIO15, BIO18

7.1.2 Registros de ocurrencia: obtención, autocorrelación espacial y filtrado espacial

De las bases de datos consultadas a través de los portales HerpNet y GBIF, provenientes de instituciones como la Academia de Ciencias de California (CAS por sus siglas en inglés), el centro de investigación El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), el Museo de Zoología de

Vertebrados de la Universidad de Berkeley (MVZ por sus siglas en inglés), entre otras, además de las colecciones de referencia del MUSHNAT y de la UVG, se obtuvieron los siguientes registros: 100 para *P. matudai* recopilados a lo largo de su rango de distribución (Chiapas en México, Guatemala y Honduras), 56 para *P. sagorum* recopilados a lo largo de Chiapas (México) y Guatemala y 61 para *Pt. euthysanota* recopilados desde Chiapas (México), Guatemala y El Salvador.

Sin embargo, mediante la geo-referenciación de estos registros se pudo observar agrupamiento espacial en áreas como la Reserva de la Biósfera (RB) El Triunfo en Chiapas (México) para las tres especies, el PRM El Refugio del Quetzal, San Marcos para *P. matudai* y *P. sagorum*, la aldea La Trinidad, San Marcos y la RNP Finca Bella Vista, Zacapa para *P. matudai*. Este agrupamiento espacial hace que los valores de ciertas variables estén espacialmente relacionados y tiendan a ser muy similares. Lo anterior fue evidenciado mediante correlogramas de I de Moran (Anexos 8-10). En los correlogramas se observa que para las tres especies la variable bioclimática BIO12 (precipitación anual) presentó valores del índice muy próximos a uno (+1) en la primera clase de distancia (0-50 km para *P. matudai* y *Pt. euthysanota*; 0-20 km para *P. sagorum*), lo cual significa agrupamiento espacial. De la misma forma los correlogramas de las variables BIO2 (rango medio diurno) para *P. matudai* y *P. sagorum* y BIO15 (precipitación de la estacionalidad) para *P. matudai* y *Pt. euthysanota* presentaron valores cercanos a uno (≈ 1) en la primera clase de distancia. Es decir, que a menor distancia, se presentan valores muy fuertes de SAC y los valores de las variables están fuertemente correlacionados.

Para abordar el agrupamiento espacial, se filtraron los registros de ocurrencia en el espacio geográfico, reduciendo así el número de registros en áreas sobre-muestreadas, como es el caso de la RB el Triunfo. Tras la aplicación del filtro (Fig. 3), la única especie que experimentó una reducción considerable de los registros de ocurrencia fue *P. sagorum*, donde se retuvieron solamente 24 registros sin traslape y se eliminaron 32 registros (reducción del 57%). Las especies restantes (*P. matudai* y *Pt. euthysanota*), experimentaron una reducción del 48% (se retuvieron 52 registros y se eliminaron 48) y 39% (se retuvieron 37 registros y se eliminaron 24), respectivamente.

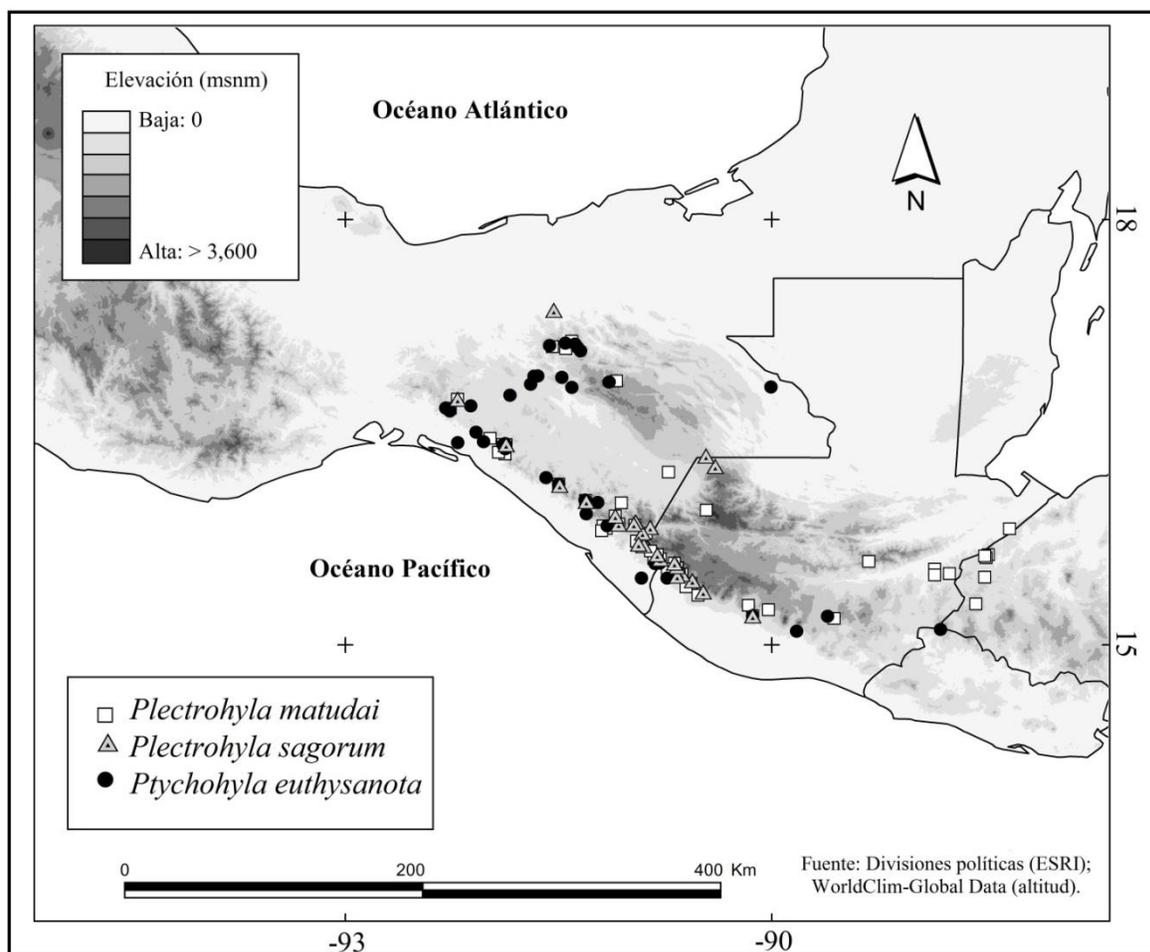


Figura 3. Localidades de ocurrencia conocida de *Plectrohyla matudai*, *Plectrohyla sagorum* y *Ptychohyla euthysanota*. Tras la aplicación del filtrado espacial estos puntos fueron utilizados para la elaboración de los modelos.

7.2 Construcción de modelos actuales, selección de sitios y corroboración de campo

Se modeló la distribución de las tres especies utilizando las localidades de ocurrencia: para *P. matudai* se utilizaron 52 registros de los cuales 39 fueron seleccionados como puntos de entrenamiento y 13 como puntos de prueba; para *P. sagorum* se utilizaron 24 (18 puntos de entrenamiento y 6 de prueba); para *Pt. euthysanota* se utilizaron 37 (28 puntos de entrenamiento y 9 de prueba).

Los modelos presentaron valores de AUC altos (“training AUC”). El promedio de las 100 réplicas para *P. matudai* fue de 0.983 ($\sigma = 0.005$), para *P. sagorum* fue de 0.994 ($\sigma = 0.003$) y

para *Pt. euthysanota* de 0.981 ($\sigma = 0.005$). Sin embargo, solamente se seleccionaron los 10 modelos con los valores de AUC más altos para cada especie (10 modelos más robustos, Anexo 9): para *P. matudai* el promedio de los 10 modelos fue de 0.9902 ($\sigma = 0.0011$), para *P. sagorum* fue de 0.9982 ($\sigma = 0.0002$) y para *Pt. euthysanota* de 0.9884 ($\sigma = 0.0007$).

Se promedió la probabilidad de ocurrencia de los 10 modelos más robustos construyendo un modelo resumen para cada especie. Sobre los valores de probabilidad de los modelos resumen se aplicó el umbral del 10 percentil, el cual refuta el 10% más bajo de los valores predichos. Para *P. matudai* el valor del percentil 10 fue de 0.1900, para *P. sagorum* fue de 0.2587 y para *Pt. euthysanota* fue de 0.1777. Tras la aplicación de este umbral se construyeron mapas binarios que distinguen entre las áreas adecuadas de las inadecuadas para la presencia de las especies. Los valores de AUC y del 10 percentil anteriores corresponden a los modelos bajo condiciones actuales. Los datos de los modelos bajo escenarios de cambio climático se detallan en la sección 7.3.

En la Figura 4 se presentan los mapas binarios finales que representan la distribución potencial de *P. matudai*, *P. sagorum* y *Pt. euthysanota* dentro de la RUMCLA. Con base en estos mapas se seleccionaron seis sitios para llevar a cabo muestreos para la detección de las especies y la toma de muestras para detección de Bd (Figura 4). Se seleccionaron los siguientes sitios: los Parques Regionales Municipales (PRM) Cerro Papa'a (14.7534, -91.2762) en San Marcos la Laguna y Cerro Chuiraxamoló (14.7534, -91.2762) en Santa Clara la Laguna, Sololá; las Reservas Naturales Privadas (RNP) Milán y Anexos (14.5915; -91.2936) en Chicacao, Suchitepéquez y La Providencia (14.5606; -91.1291) en San Lucas Tolimán, Sololá; el Cerro Xiquichó (14.7167; -91.3333) en Santa María Visitación y la quebrada Ch'uk'uy (14.5851; -91.2301) en las faldas del volcán Atitlán, Santiago Atitlán, Sololá.

A través de los muestreos fue posible detectar a las especies de estudio en los siguientes sitios (Cuadro 2): en la RNP La Providencia se localizaron únicamente individuos de *Pt. euthysanota* (anexo 14); esta especie también fue localizada junto con individuos de *P. matudai* en el Cerro Xiquichó (anexo 15) y la RNP Milán y Anexos (anexo 16); en las faldas del volcán Atitlán se localizaron ejemplares de *P. matudai* (anexo 17) y el PRM Cerro Papa'a fue el único sitio donde se localizaron individuos de *P. sagorum* (anexo 18). El PRM Cerro Chuiraxamoló (anexo 19) fue el único sitio donde no fue posible localizar a ninguna de las especies de estudio.

En estos cinco sitios se capturaron 43 individuos: *P. matudai* (16), *P. sagorum* (6) y *Pt. euthysanota* (21). Se contó con 43 muestras de frotis epidérmico para la detección de Bd, de las cuales 14 resultaron positivas para la presencia de zoosporas de este hongo (Cuadro 2). Las muestras positivas corresponden a los siguientes sitios: RNP La Providencia (cuatro muestras con resultado positivo), Cerro Xiquichó (tres positivos), RNP Milán y Anexos (un positivo) y las faldas del volcán Atitlán (seis positivos).

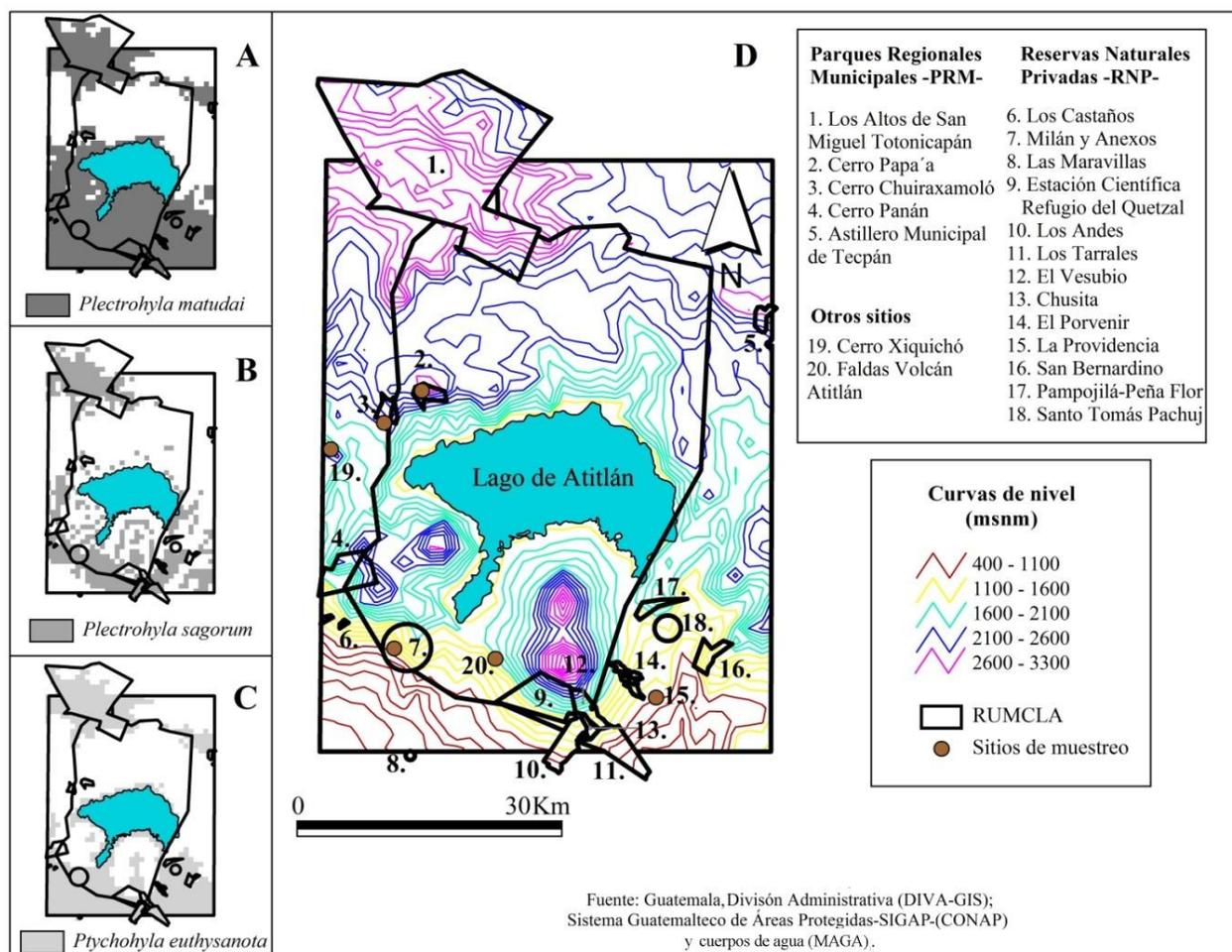


Figura 4. Mapas binarios (A, B, C) que representan la distribución potencial de *Plectrohyla matudai* (A), *Plectrohyla sagorum* (B) y *Ptychohyla euthysanota* (C) y que sirvieron como base para la selección de sitios de muestreo dentro de la RUMCLA. Sitios seleccionados (D) para llevar a cabo los muestreos para la detección de las tres especies y la detección de Bd.

Cuadro 2. Individuos de *Plectrohyla matudai*, *Plectrohyla sagorum* y *Ptychohyla euthysanota* colectados durante la corroboración de campo (muestras por VES) dentro de la RUMCLA, identificados por el número de catálogo y muestra de Bd. Además se incluyen los resultados de la prueba RT-PCR Taqman para la detección de ADN de Bd en el material colectado. Se consideró como resultado positivo cualquier número > 0 de equivalentes de zoosporas. El sombreado gris indica resultados positivos.

No.	Sitio	Especie	No. de catálogo	Muestra Bd	Resultado
1	RNP La Providencia	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	EML-040	Bd-044	Positivo*
2	RNP La Providencia	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	EML-042	Bd-046	Negativo*
3	RNP La Providencia	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	EML-043	Bd-047	Positivo*
4	RNP La Providencia	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	EML-044	Bd0-48	Positivo*
5	RNP La Providencia	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	---	Bd-050	Positivo*
6	RNP La Providencia	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	---	Bd-051	Negativo*
7	RNP La Providencia	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	EML-046	Bd-052	Negativo*
8	RNP La Providencia	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	---	Bd-053	Negativo*
9	RNP La Providencia	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	EML-047	Bd-054	Negativo*
10	RNP La Providencia	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	---	Bd-055	Negativo*
11	PRM Cerro Papa'a	<i>Plectrohyla sagorum</i>	EML-048	Bd-060	Negativo*
12	PRM Cerro Papa'a	<i>Plectrohyla sagorum</i>	EML-049	Bd-061	Negativo*
13	PRM Cerro Papa'a	<i>Plectrohyla sagorum</i>	EML-050	Bd-062	Negativo*
14	PRM Cerro Papa'a	<i>Plectrohyla sagorum</i>	EML-051	Bd-063	Negativo*
15	PRM Cerro Papa'a	<i>Plectrohyla sagorum</i>	EML-052	Bd-064	Negativo*
16	PRM Cerro Papa'a	<i>Plectrohyla sagorum</i>	EML-053	Bd-065	Negativo*
17	Cerro Xiquichó	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	---	Bd-067	Negativo
18	Cerro Xiquichó	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	EML-055	Bd-068	Negativo
19	Cerro Xiquichó	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	---	Bd-069	Positivo
20	Cerro Xiquichó	<i>Plectrohyla matudai</i>	EML-056	Bd-070	Positivo
21	Cerro Xiquichó	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	---	Bd-071	Negativo
22	Cerro Xiquichó	<i>Plectrohyla matudai</i>	EML-057	Bd-072	Positivo
23	RNP Milán y Anexos	<i>Plectrohyla matudai</i>	EML-058	Bd-073	Negativo
24	RNP Milán y Anexos	<i>Plectrohyla matudai</i>	EML-059	Bd-074	Positivo

Continuación cuadro 2.

No.	Sitio	Especie	No. de catálogo	Muestra Bd	Resultado
25	RNP Milán y Anexos	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	EML-060	Bd-075	Negativo
26	RNP Milán y Anexos	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	---	Bd-076	Negativo
27	RNP Milán y Anexos	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	EML-061	Bd-077	Negativo
28	RNP Milán y Anexos	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	---	Bd-078	Negativo
29	RNP Milán y Anexos	<i>Plectrohyla matudai</i>	EML-062	Bd-079	Negativo
30	RNP Milán y Anexos	<i>Plectrohyla matudai</i>	EML-063	Bd-080	Negativo
31	RNP Milán y Anexos	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	---	Bd0-081	Negativo
32	RNP Milán y Anexos	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	---	Bd-082	Negativo
33	RNP Milán y Anexos	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	---	Bd-083	Negativo
34	Quebrada Ch'uk'uy	<i>Plectrohyla matudai</i>	---	Bd-085	Negativo
35	Quebrada Ch'uk'uy	<i>Plectrohyla matudai</i>	EML-065	Bd-086	Positivo
36	Quebrada Ch'uk'uy	<i>Plectrohyla matudai</i>	---	Bd-087	Negativo
37	Quebrada Ch'uk'uy	<i>Plectrohyla matudai</i>	---	Bd-088	Positivo
38	Quebrada Ch'uk'uy	<i>Plectrohyla matudai</i>	EML-066	Bd-089	Negativo
39	Quebrada Ch'uk'uy	<i>Plectrohyla matudai</i>	---	Bd-090	Negativo
40	Quebrada Ch'uk'uy	<i>Plectrohyla matudai</i>	EML-067	Bd-091	Positivo
41	Quebrada Ch'uk'uy	<i>Plectrohyla matudai</i>	---	Bd-092	Positivo
42	Quebrada Ch'uk'uy	<i>Plectrohyla matudai</i>	---	Bd-093	Positivo
43	Quebrada Ch'uk'uy	<i>Plectrohyla matudai</i>	EML-068	Bd-094	Positivo

* Muestras analizadas en el laboratorio de la UNAM, México. Aunque los protocolos para los análisis se basaron en la publicación de Boyle *et al.* (2004), los factores de dilución difieren, por lo que se optó por un resultado positivo como cualquier número por arriba de cero.

7.3 Construcción de modelos: escenario de cambio climático

Los modelos se corrieron con los valores por defecto, utilizando el 25% como puntos de validación y el 75% como puntos de entrenamiento. El número de registros de ocurrencia corresponde al mismo utilizado en los modelos bajo condiciones actuales tras el filtrado espacial. Los modelos bajo los dos escenarios de cambio climático también presentaron valores de AUC altos (anexos 10 y 11): *P. matudai* para el escenario RCP2.6 el promedio de los 10 modelos más robustos fue de 0.9904 ($\sigma = 0.0010$) y del RCP8.5 fue de 0.9915 ($\sigma =$

0.0011); para *P. sagorum* el promedio del RCP2.6 fue de 0.9985 ($\sigma = 0.0002$) y del RCP8.5 fue de 0.9983 ($\sigma = 0.0001$); para *Pt. euthysanota* el promedio de RCP2.6 fue de 0.9903 ($\sigma = 0.0016$) y del RCP8.5 de 0.9891 ($\sigma = 0.0013$). Los valores del 10 percentil para el RCP2.6 fueron los siguientes: *P. matudai* con un valor de 0.1956, *P. sagorum* de 0.1096 y *Pt. euthysanota* de 0.1082. Los valores del 10 percentil para el RCP8.5 fueron los siguientes: *P. matudai* con un valor de 0.1737, *P. sagorum* de 0.2571 y *Pt. euthysanota* de 0.1190.

Con lo anterior, se procedió a la construcción de los mapas binarios bajo los escenarios de RCP. Para contrastar los posibles cambios de distribución se estimó la superficie de la RUMCLA ocupada por las distribuciones tanto bajo condiciones actuales como bajo los dos escenarios de cambio climático (Cuadro 3, Figs. 5-7): para *P. matudai* la distribución actual representa un área de 747.20 km², la cual aumenta bajo los dos escenarios de RCP. Para el escenario de RCP2.6 aumenta 32.68 km², para llegar a 779.88 km² y para el escenario de RCP8.5 el aumento representa tan sólo 2.58 km² llegando a ocupar 749.78 km² para el horizonte de tiempo del 2050. Del mismo modo, para *Pt. euthysanota* se produjo una expansión del área de distribución bajo los dos escenarios: de 530.48 km² de área bajo condiciones actuales aumentó a 885.66 km² para el RCP2.6 y a 937.26 km² para el RCP8.5. En cambio para *P. sagorum* (273 km²) se produjo una expansión para el escenario de RCP2.6 (482.32 km²) y una reducción para el escenario de RCP8.5 (114.24 km²)

Cuadro 3. Área estimada en kilómetros cuadrados (km²) de la distribución de *Plectrohyla matudai*, *Plectrohyla sagorum* y *Ptychohyla euthysanota* bajo condiciones actuales y escenarios de RCP2.6 y RCP8.5 en la RUMCLA. El signo (+) denota ganancia de km² respecto al área considerada original y el signo (-) denota pérdida.

Espece	Actual	RCP2.6 2050	Diferencia	RCP8.5 2050	Diferencia
<i>Plectrohyla matudai</i>	747.20	779.88	+ 32.68	749.78	+ 2.58
<i>Plectrohyla sagorum</i>	273.34	482.32	+ 208	114.24	- 159.10
<i>Ptychohyla euthysanota</i>	530.48	885.66	+ 355.18	937.26	+ 406.78

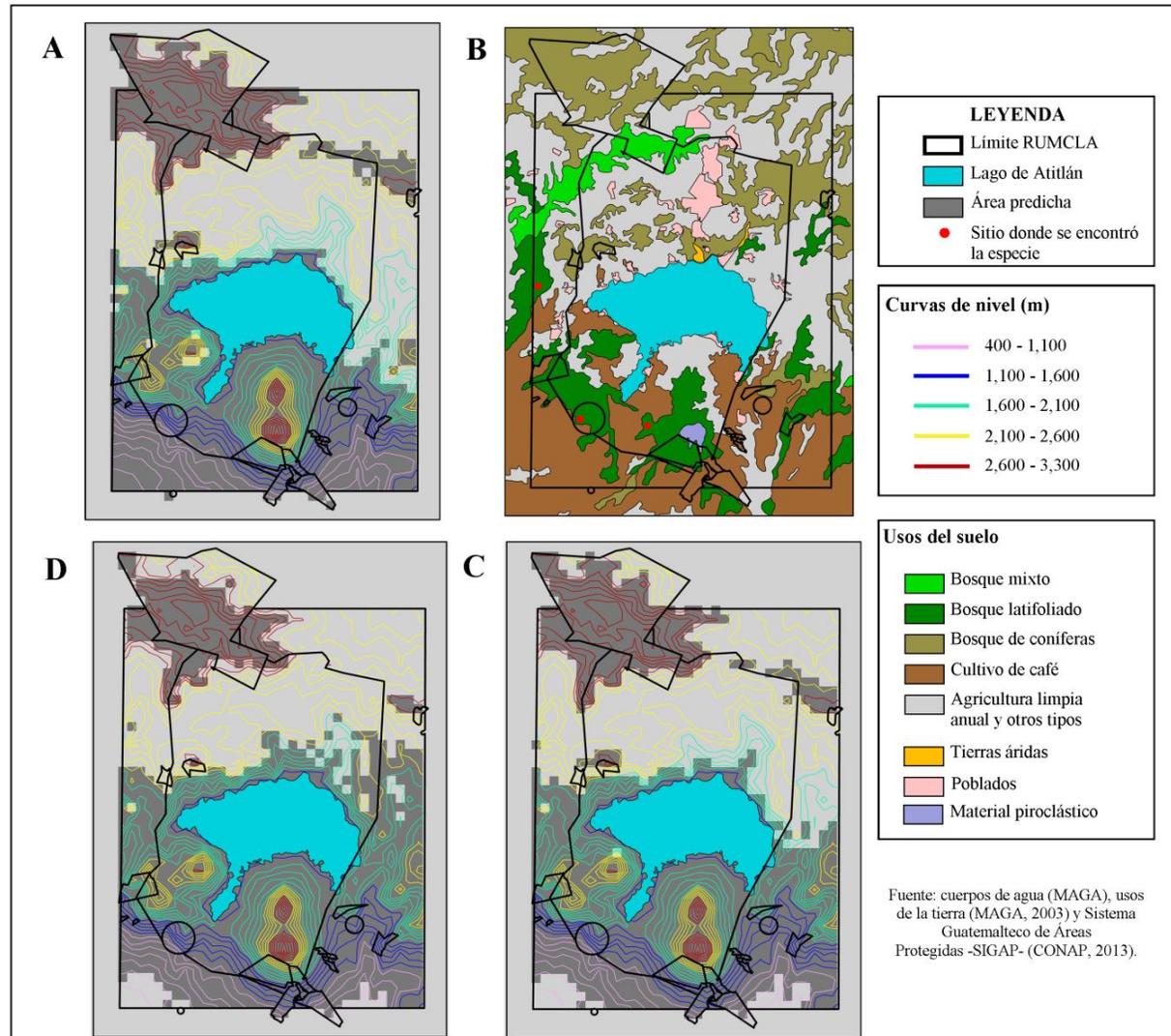


Figura 5. Mapas de distribución actual (A) y futura bajo escenarios de RCP2.6 (D) y RCP8.5 (C) de *Plectrohyla matudai* dentro de la RUMCLA. (B): mapa de usos del suelo que representa los bosques naturales donde las especies fueron encontradas.

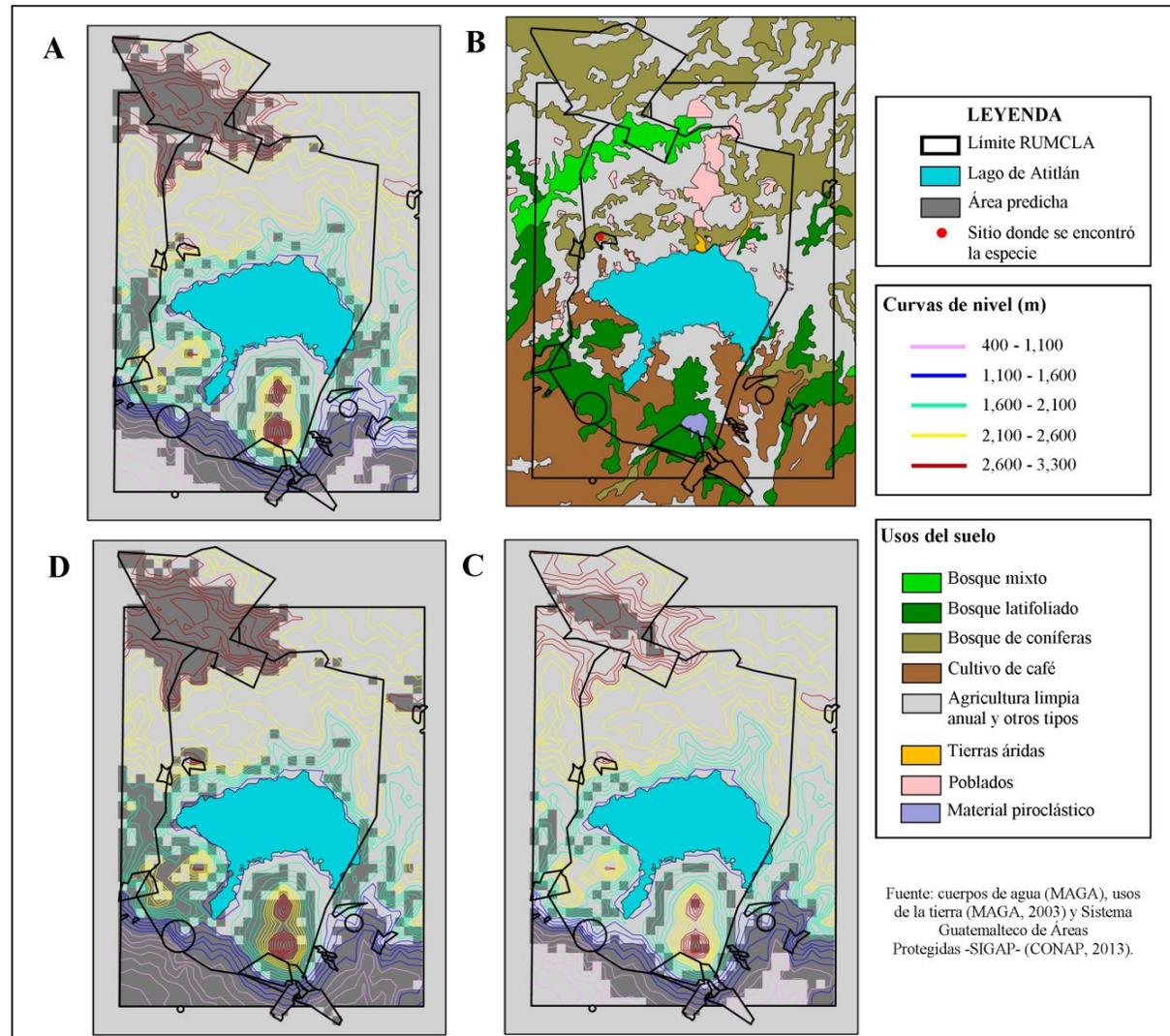


Figura 6. Mapas de distribución actual (A) y futura bajo escenarios de RCP2.6 (D) y RCP8.5 (C) de *Plectrohyla sagorum* dentro de la RUMCLA. (B): mapa de usos del suelo que representa los bosques naturales donde las especies fueron encontradas

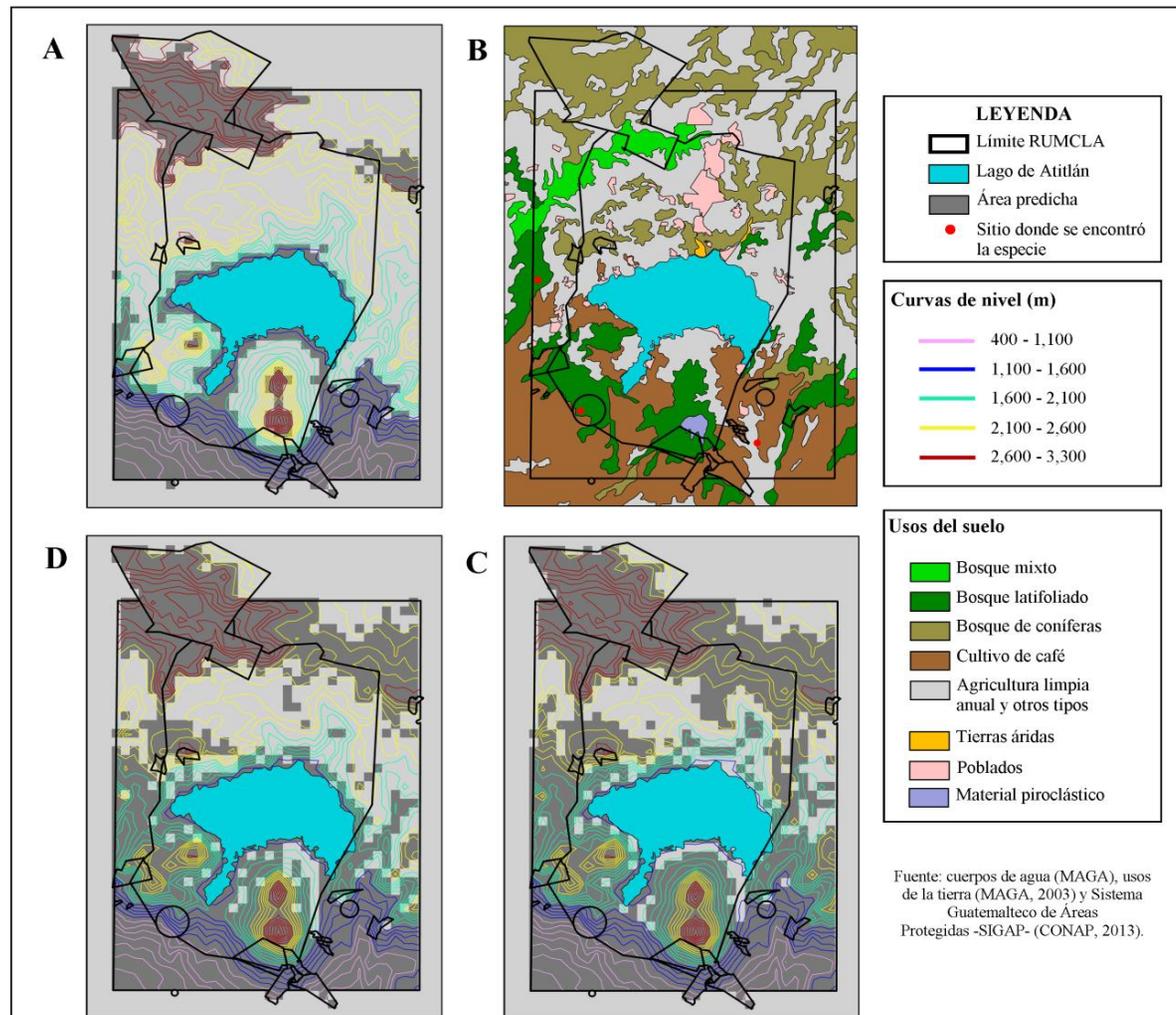


Figura 7. Mapas de distribución actual (A) y futura bajo escenarios de RCP2.6 (D) y RCP8.5 (C) de *Ptychohyla euthysanota* dentro de la RUMCLA. (B): mapa de usos del suelo que representa los bosques naturales donde las especies fueron encontradas

VIII. DISCUSIÓN

8.1 SDM condiciones actuales

Los mapas binarios elaborados para cada especie a partir de modelos, permitieron la selección de sitios dentro de la RUMCLA para la identificación de las especies de estudio. En los sitios seleccionados fue posible localizar a las tres especies de hílidos (Cuadro 2, Figs. 5-7) coincidiendo en gran medida con lo predicho por los modelos, a pesar que este tipo de aproximación (envoltura climática) es señalado de presentar serias limitaciones. De acuerdo con Araújo & Peterson (2012), quizás el supuesto teórico más importante en los modelos que utilizan envolturas climáticas como en este estudio, es que las distribuciones de las especies son determinadas en parte o en su totalidad por aspectos del clima. El clima, tanto en la actualidad como históricamente, rige a grandes rasgos los contornos de la distribución de las especies y biomas (Araújo & Peterson, 2012). Evidencia moderna de que el clima determina la distribución de las especies sugiere que los límites de las distribuciones coinciden con combinaciones particulares de variables climáticas y que estos límites cambian a través del tiempo en sincronía con los cambios en el clima (Araújo & Peterson, 2012).

Sin embargo, las limitaciones de un enfoque que se basa en el uso exclusivo de variables climáticas son muchas, por ejemplo, la falta de inclusión de interacciones bióticas, componentes espaciales (*e. g.* barreras geográficas) o temporales, entre otros (Pearson & Dawson, 2003; Houniet *et al.*, 2009). Por lo tanto, es importante destacar que los resultados aquí presentados deben ser interpretados como la distribución potencial de las especies en base a sus requerimientos climáticos y no como los límites reales de distribución geográfica, tanto para las condiciones climáticas actuales como para los escenarios de cambio climático. Las mayores críticas al enfoque de las envolturas climáticas se resumen en dos. La primera hace referencia a los supuestos empleados en este enfoque (*e. g.* equilibrio entre las poblaciones y las condiciones ambientales) que para algunos autores son hipótesis inverosímiles (Araújo & Peterson, 2012). La segunda hace referencia a que las proyecciones de los modelos se contradicen con evidencia empírica (Araújo & Peterson, 2012). Otra crítica respecto a este enfoque se refiere a los métodos empleados para la validación de los modelos, que muchas veces sobreestiman el ajuste del modelo haciendo que las predicciones sean muy generales e

incluso optimistas cuando se trabaja bajo escenarios de cambio climático (Pearson & Dawson, 2003).

Los mapas de las Figuras 5-7 muestran una generalización de las áreas predichas, ya que cuando las predicciones se superponen a capas del uso del suelo, se predicen áreas como adecuadas sitios en donde no hay cobertura vegetal como poblados y regiones más secas con formaciones xerofíticas, tal es el caso de algunas áreas predichas alrededor del lago de Atitlán. A pesar de las críticas de este tipo de enfoque en cuanto a metodología y supuestos, las evaluaciones cuantitativas de la importancia de estas críticas son pocas (Beale, Lennon & Gimona, 2008)

8.2 Sobre la presencia de Bd en la RUMCLA

Se reportan resultados positivos para la presencia de Bd en cuatro de los seis sitios muestreados. Solamente existe un reporte positivo dentro de los límites de la RUMCLA con anterioridad, que corresponde a individuos de las especies *Craugastor rhodophis* (Craugastoridae) y *Ptychohyla euthysanota* en la RNP Los Andes, Santa Bárbara, Suchitepéquez (Zamora, 2011). Dos de los sitios con resultados positivos: la RNP La Providencia y la quebrada Ch'uk'uy en las faldas del volcán Atitlán, se localizan relativamente muy próximos a la RNP Los Andes. Esta cercanía con la localidad previamente reportada y las vías de transmisión indirecta del patógeno, podrían explicar la presencia de Bd en estos dos sitios.

La transmisión indirecta se da mediante zoosporas llevadas por la corriente (Johnson & Speare, 2003). Las zoosporas acuáticas pueden llegar a sobrevivir en el agua y suelo húmedo hasta por 12 semanas (Johnson & Speare, 2003). El Bd tiene la capacidad de vivir en el medio, pues sobrevive y crece como saprobio en ausencia de ranas. De hecho se ha recuperado ADN de Bd en rocas (Lips *et al.*, 2006). El agua y sustratos húmedos en contacto con portadores de Bd pueden actuar como fómites potenciales (Johnson & Speare, 2003). Sin embargo, no debe ignorarse el potencial de la intervención humana en la transmisión y difusión del Bd dentro y entre las poblaciones de anfibios (Phillott *et al.*, 2010). Se considera que la transmisión a largas distancias (tomando en cuenta el reducido ámbito hogareño de los anfibios) se debe posiblemente al traslado entre sitios por actividades humanas de agua o suelo húmedo contaminados (Cheng *et al.*, 2011). Es importante destacar que varios de los sitios

muestreados presentan algún grado de perturbación antropogénica. Por ejemplo, la RNP La Providencia se ubica en una zona cafetalera importante, en donde otras fincas declaradas como RNP forman parte del “Corredor Biológico del Café” (iniciativa promovida por la Asociación Nacional del Café, -ANACAFÉ-) y la Ruta del Café (promovido por el Instituto Guatemalteco de Turismo -INGUAT-) ambos con potencial eco-turístico. Por otro lado, en los alrededores de la quebrada Ch'uk'uy en las faldas del volcán Atitlán, se está desarrollando el proyecto de infraestructura vial del tramo de Santiago Atitlán a Chicacao. Asimismo, el riesgo de transmisión y difusión se ve agravado debido a la facilidad y la rapidez con que las personas pueden movilizarse entre los sitios, y más importante, a través de barreras naturales (Phillott *et al.*, 2010). Lo anterior resulta particularmente importante para los dos sitios restantes en donde el Bd también fue identificado: el Cerro Xiquichó y la RNP Milán y Anexos.

El PRM Cerro Papa'a fue el único sitio en donde el Bd no fue detectado. Los resultados negativos en este sitio indican que actualmente el área podría estar libre de Bd. No obstante, se considera muy difícil reportar una ausencia verdadera. Es posible que la prueba RT-PCR TaqMan proporcione falsos negativos (Hyatt *et al.*, 2007). Un falso negativo puede resultar debido a la falla en incluir el Bd dentro del volumen de la muestra (Hyatt *et al.*, 2007). También existe la posibilidad de que a pesar de la sensibilidad analítica de esta prueba, un resultado negativo ocurra como consecuencia de un estadio temprano de infección del hongo representado en un número bajo de zoosporas (Hyatt *et al.*, 2007).

Un sitio o zona libre de Bd se define como aquella área en donde no se ha identificado su presencia a pesar de tratarse de un hábitat favorable (Commonwealth of Australia, 2012). De acuerdo con Zamora (2011), en Guatemala, las tierras altas mayores a 2,400 msnm tienen una probabilidad alta a muy alta de presencia de Bd, mientras que las áreas con elevaciones intermedias (1,500 a 2,400 msnm) tienen una probabilidad intermedia y las áreas con elevación menor a los 1,500 msnm tienen una probabilidad baja. Tomando en cuenta lo anterior, el sitio de muestreo en este PRM ubicado a 2,500 msnm podría presentar las condiciones adecuadas para la presencia del hongo. Aunque se sabe de áreas libres de Bd dentro de regiones infectadas debido a la naturaleza aislada de algunas de sus poblaciones (Commonwealth of Australia, 2012). El PRM Cerro Papa'a, representa el sitio más al Norte de los seis sitios de muestreo, ubicándose la mayoría de los registros positivos al Sur de la RUMCLA.

Lo anterior, también lleva a tomar en cuenta la identidad taxonómica de los hospederos, pues se sabe que la presencia y prevalencia del Bd (al menos en hospederos silvestres), varía dependiendo de la especie (Searle *et al.*, 2011). Únicamente en el PRM Cerro Papa'a fue donde se localizó individuos de la especie *P. sagorum*. De acuerdo con García (2012), *P. sagorum* presentó niveles de prevalencia menores (aunque niveles de infección alto) en comparación con otros hílidos como *P. matudai* y *Pt. hypomykter*, en muestreos llevados a cabo en los bosques nubosos de Baja Verapaz, San Marcos y Zacapa.

En relación con el número de individuos infectados por sitios y por especie, en los sitios donde se encontró a *P. matudai* junto con *Pt. euthysanota* (RNP Milán y Anexos y Cerro Xiquichó), esta última especie presentó menor cantidad de individuos infectados (Cuadro 2). Incluso en el sitio donde únicamente *P. matudai* fue localizada, la cantidad de individuos infectados fue mayor (seis infectados de diez capturados) en comparación con los individuos de *Pt. euthysanota* de la RNP La Providencia en donde de diez individuos capturados solamente cuatro presentaron la infección. La inmunidad innata de los anfibios a la infección de Bd varía tanto a nivel de especie como de poblaciones (Rollins-Smith *et al.*, 2011) y los resultados anteriores responden a niveles de presencia y prevalencia observados por otros autores en especies silvestres. En el mismo estudio de García (2012), *P. matudai* presentó niveles de prevalencia mucho mayores en comparación con otros hílidos. Por otro lado esta especie fue propuesta por Cheng *et al.* (2011) como una de las muchas especies potencialmente resistentes a la quitridiomycosis que participan en la propagación de Bd a través de distancias geográficas y en especial entre taxones que no tiene fases larvarias acuáticas como el caso de las salamandras Neotropicales.

El entendimiento de cómo la presencia y los niveles de infección varían geográficamente dentro de la RUMCLA aún no es del todo claro. Se necesitan priorizar sitios de muestreo en los lugares donde la presencia del hongo es desconocida, por ejemplo en el PRM Cerro Chuiraxamoló, sitio donde no fue posible localizar a ninguna de las especies de estudio. Además de realizar muestreos que demuestren la verdadera ausencia de Bd en el PRM Cerro Papa'a. Con la información obtenida en el presente estudio solamente se puede especular que el área Sur de la RUMCLA, a pesar de ser sugerida con una probabilidad baja para la presencia de Bd (áreas por debajo de los 1,500 m) presenta la mayor cantidad de individuos positivos para Bd. También es importante recalcar que las especies Bd-portadoras,

en este caso *P. matudai* y *Pt. euthysanota*, actúan como reservorios y vectores, siendo de especial preocupación debido a su papel como potencial mecanismo de propagación a nuevas localidades y como surtidor o fuente del hongo en el ambiente.

En vista de la potencial amenaza que el Bd representa para estas especies, es necesario relacionar las tendencias poblacionales de estas especies con la infección del Bd. Se sabe que poblaciones de *P. matudai* están experimentando disminuciones (Santos-Barrera *et al.*, 2004), pero la tendencia poblacional para *P. sagorum* y *Pt. euthysanota* es desconocida (Santos-Barrera, Canseco-Márquez & Acevedo, 2010; Santos-Barrera, Acevedo *et al.*, 2010). Por el momento no se cuentan con reportes concretos que documenten disminuciones poblacionales (*i. e.* ausencia de estas especies en sitios donde con anterioridad eran muy comunes, como resultado de una comparación con registros históricos). Tampoco existe evidencia directa (*e. g.* mortalidades en masa) que vincule disminuciones poblacionales de anfibios (como el caso bien documentado de las salamandras pletodóntidas de San Marcos) con el Bd en Guatemala, a pesar del potencial impacto de este patógeno en disminuciones poblacionales de otras especies de anfibios Neotropicales (Lips, Mendelson, Muñoz-Alonso, Canseco-Márquez & Mulcahy, 2004; Rovito, Parra-Olea, Vásquez-Almazán, Papenfuss & Wake, 2009).

Debido a que no todas las especies experimentan declives cuando son expuestas a este patógeno, el impacto del Bd (al menos en el caso de Guatemala) dependerá de la susceptibilidad de las especies a la infección. De acuerdo con García (2012), el Bd se encuentra ampliamente distribuido en los bosques nubosos del país y pareciera que las poblaciones de especies Bd-portadoras se encuentran en cierta estabilidad con el hongo. Sin embargo, el Bd podría actuar como un inmunosupresor y por lo tanto podría evitar una respuesta inmune adaptativa que controle la intensidad de la infección en algunas especies y estadios del ciclo de vida (Rollins-Smith *et al.*, 2011).

De cara a los cambios futuros en el clima, se podrían producir alteraciones en las dinámicas hospedero-patógeno (Blaustein *et al.*, 2010). Los futuros cambios climáticos podrían alterar los rangos de distribución del Bd (*e. g.* CONAP, 2011), así como de los hospederos y vectores (Blaustein *et al.*, 2010). A medida que el cambio climático altere los hábitats, nuevas áreas surgirán como adecuadas para el establecimiento del Bd o para los hospederos, mientras que otras áreas desaparecen (Blaustein *et al.*, 2010).

8.3 SDM bajo escenarios de cambio climático

El cambio climático parece afectar de manera diferente a cada especie (Parmesan & Matthews, 2006; Araújo & Guisan, 2006; Hannah *et al.*, 2007). Varios autores han demostrado que la intensidad y la dirección de las respuestas de las especies al cambio climático son respuestas especie-específicas (*e. g.* Parra-Olea *et al.*, 2005; Araújo *et al.*, 2006; Houniet *et al.*, 2009; García *et al.*, 2013). Estas respuestas incluyen la expansión y/o contracción de los rangos de distribución (Teixeira & Arntzen, 2002; Houniet *et al.*, 2009; García *et al.*, 2013) y el desplazamiento tanto latitudinal como altitudinal de los límites de los rangos de distribución (Pounds *et al.*, 1999; Houniet *et al.*, 2009).

Los resultados de este estudio también mostraron una respuesta especie-específica en la intensidad y dirección dependiendo de los escenarios de RCP utilizados. Bajo el escenario de RCP2.6, las áreas con las condiciones climáticas potencialmente adecuadas en el horizonte 2050, mostraron una expansión en relación al área original (área con las condiciones climáticas potencialmente adecuadas bajo las condiciones actuales) para las especies de estudio. Sin embargo, la intensidad fue diferente para las tres especies (Cuadro 3, Figs. 5-7): en *P. matudai* la expansión del área representó 4.37% de su área original, para *P. sagorum* el 76% y para *Pt. euthysanota* el 66%. Del mismo modo, para el escenario de RCP8.5 en el mismo horizonte de tiempo, se produjo una expansión de las áreas con las condiciones climáticamente adecuadas: *P. matudai* y *Pt. euthysanota* con una expansión de cerca de 0.35% y 76%, respectivamente. Aunque para *P. matudai* la expansión es mínima, pues solo se produce una expansión de 2.58 km². En cambio, únicamente *P. sagorum* experimentó una pérdida o contracción del área adecuada respecto al área original, la cual representa un 58%.

Los porcentajes de pérdida o ganancia de área predicha respecto al área original, sólo representan una mera aproximación, pues las áreas predichas bajo los escenarios de cambio climático representan los requerimientos climáticos de las especies y no los límites reales de su distribución geográfica potencial en el futuro. Estos resultados deben interpretarse como mapas que representan las áreas con las condiciones climáticas clave que resultarían apropiadas para ser ocupadas por las especies a medida que rastrean los cambios en las condiciones climáticas (García *et al.*, 2013). Lo que resulta más importante de destacar es la respuesta especie-específica al cambio climático y cómo ésta puede contrastarse entre especies que representan diferentes requerimientos climáticos. Por ejemplo, *P. sagorum* con un rango

altitudinal más reducido (1,000-2,400 metros) en relación a las otras dos especies, fue la única que experimentó una reducción del área con las condiciones climáticas bajo un escenario de cambio climático. En general, se propone que las especies con rangos de distribución restringida podrían experimentar un riesgo de extinción mayor (Urban, 2015) y en este caso *P. sagorum*, debido a su rango altitudinal más reducido, su distribución es más restringida.

Con un clima cada vez más cálido, los gradientes de elevación de las montañas, si aún presentan suficiente hábitat intacto, se cree podrían mitigar el riesgo de extinción al proveer a las especies, temperaturas más frescas a distancias relativamente menores (McCain & Colwell, 2009). Se cree que a medida que la temperatura incrementa, las especies podrían rastrear sus zonas térmicas (fajas o bandas térmicas) a elevaciones más altas, a manera de permanecer dentro de su nicho de temperatura actual, asumiendo que la precipitación cambia en concordancia con la temperatura (McCain & Colwell, 2009). Lo anterior parece suceder con las especies *P. matudai* y *Pt. euthysanota*, con rangos altitudinales más amplios que van desde los 700-2,300 m y 200-2,200 m, respectivamente y por lo tanto pueden rastrear sus zonas térmicas, haciendo que sus áreas se expandan. En los mapas de las Figs. 5 y 7 se puede apreciar que para ambas especies se desplazan a altitudes más altas bajo los escenarios de cambio climático.

El problema es que con el incremento de la temperatura, las especies de anfibios que actualmente se encuentra a altitudes mayores, tendrán que desplazarse más arriba en las montañas y con el tiempo se quedarán sin hábitat, ya que carecen de capacidad para dispersarse entre montañas. Para *Plectrohyla sagorum* que actualmente se encuentran a elevaciones altas y su distribución es restringida, bajo un escenario que representa un incremento de la temperatura por arriba de 1.5 °C, experimenta una reducción de su área (Fig. 6). Cambios de distribución con el incremento de la temperatura hacia zonas más arriba en las montañas, han sido observados tanto para plantas como animales y hasta la fecha, reportes de extinciones en las cimas de las montañas han sido pocos (*e. g.* Pounds *et al.*, 1999).

Autores como Teixeira & Arntzen (2002); Parra-Olea *et al.* (2005); Araújo *et al.* (2006) y García *et al.* (2013) pronostican disminuciones considerables en los rangos de distribución de anfibios bajo escenarios de cambio climático, aunque también se pronostican expansiones (Araújo *et al.*, 2006) al asumir una capacidad de dispersión ilimitada. García *et al.* (2013) argumentan que, aunque la capacidad de dispersión de las especies deber ser

considerada para la predicción de cambios de distribución bajo escenarios de cambio climático, pareciera que la reducida capacidad de dispersión de los anfibios podría afectar significativamente las oportunidades de estos organismo de moverse a través de paisajes y condiciones climáticas a futuro para colonizar nuevos hábitats.

Para Travis *et al.* (2013), la dispersión es el proceso central para la sobrevivencia de las especies ya sea si estas cambian sus distribuciones o la evolución de sus poblaciones les permite adaptarse a las nuevas condiciones climáticas. A pesar de lo anterior, la gran mayoría de los estudios que proyectan distribuciones a futuro, no representan de manera explícita la dispersión (Travis *et al.*, 2013). Un método inicial para establecer los límites en cuanto a la incertidumbre en los cambios de distribución ha sido, el correr modelos suponiendo que las especies exhiben dispersión ilimitada o no dispersión, como en el estudio de Araújo *et al.* (2006). Sin embargo estudios de este tipo muestran diferencias enormes entre los dos escenarios de dispersión (Travis *et al.* 2013). Es por esto que Travis *et al.* (2013) recomiendan que el modelado a futuro debe representar una dispersión mucho más realista, lo cual se ha logrado al incorporar modelos de idoneidad del hábitat junto con modelos de colonización. Además autores como Kubisch *et al.* (2013), sugieren que podría resultar engañoso el extrapolar de una conducta de dispersión observable bajo condiciones estables a una tendencia de dispersión (que evoluciona) bajo condiciones cambiantes.

8.4 Implicaciones en la RUMCLA

El manejo de áreas protegidas necesitará adaptarse para tomar en cuenta los impactos relacionados con el cambio climático (Hannah & Salm, 2005, p. 36). El predecir la respuesta individual de las especies al cambio climático, permite evaluar el riesgo de extinción y la planificación espacial en términos de conservación (Beale *et al.*, 2008). De acuerdo con Ochoa-Ochoa, Vázquez, Urbina-Cardona y Flores-Villela (2011), las áreas protegidas no deben ser designadas sólo para representar especies, sino idealmente éstas deben y deberán representar, así como garantizar la continuidad de procesos ecológicos y evolutivos claves. Sin embargo, muchas veces las áreas protegidas están geográficamente estáticas y aisladas, haciendo que sean poco apropiadas para acondicionar los cambios de distribución de las especies a causa del cambio climático; además, se prevén que por sí solas no serán suficiente

para resguardar la diversidad biológica de los efectos del cambio climático (Hannah *et al.*, 2007).

Partiendo de esta idea, algunos autores proponen el incremento de áreas protegidas para poder compensar en específico los cambios en las distribuciones de las especies. Este incremento se propone mediante establecimiento de nuevas áreas protegidas o la adición de área a las áreas protegidas ya existentes (Hannah *et al.*, 2007). Sin embargo, el implementar o añadir nuevas áreas protegidas, resulta particularmente difícil en regiones en donde los niveles de destrucción de los hábitats son altos. Además, la viabilidad de esta estrategia podría ser cuestionada en términos económicos.

En la Agenda de Cambio Climático para las Áreas Protegidas y Diversidad Biológica de Guatemala se incluyen las acciones de adaptación y mitigación inmediatas que son necesarias en las áreas protegidas para hacer frente al cambio climático (CONAP, 2010). La RUMCLA, es catalogada por la Agenda como un área con alta vulnerabilidad, no solo para los pueblos y comunidades humanas al momento de eventos extremos (*e. g.* huracanes, tormentas tropicales, períodos acentuados de sequía), sino que también por las presiones a las que se enfrentan los ecosistemas representados en esta área. En la agenda a través de sus ejes temáticos se proponen programas que se basan en la implementación de acciones específicas y proyectos de apoyo, entre los cuales se destacan los planes de ordenamiento territorial en cuencas prioritarias y la reforestación de ecosistemas degradados como una manera de asegurar el buen estado de los ecosistemas. Además, como medidas de mitigación se proponen, la reducción de la deforestación y degradación de bosques, la generación de energías limpias y la implementación de prácticas productivas amigables (CONAP, 2010). Lo anterior podría resultar particularmente beneficioso para *P. sagorum*, pues su hábitat se encuentra entre los más amenazados y en peligro de desaparecer debido a la presión humana, como la extracción de madera, la falta de protección y la demanda de tierra para la producción de alimentos. Además la tendencia en general es la conversión de bosques tropicales a usos agrícolas en áreas que no se encuentran protegidas.

Sin embargo, una estrategia de mitigación que en la actualidad está siendo implementada en la RUMCLA y que vale la pena resaltar, es la creación de corredores. Autores como Hannah *et al.* (2007) recomiendan la creación de corredores que vinculen las áreas de distribución actual con las áreas futuras. Cierta porción del territorio de la RUMCLA

forma parte del corredor Zunil-Atitlán-Balam Juyu', constituido por una franja de bosques predominantemente latifoliados a lo largo de la cadena volcánica central y occidental del país que va desde el volcán Tacaná en San Marcos hasta el volcán Tecuamburro en Santa Rosa (Secaira, 2012). La conectividad que provee este corredor podría contribuir a mantener la resiliencia de los ecosistemas, permitiendo el desplazamiento de ciertas especies y la adaptación a nuevas condiciones climáticas (Secaira, 2012). Entre las líneas estratégicas de este corredor se destaca el mantenimiento de la conectividad a través del establecimiento de nuevas áreas protegidas, en especial reservas privadas y comunitarias, así como el fortalecimiento de áreas protegidas ya existentes (Secaira, 2012). Particularmente en el área de la bocacosta de Atitlán se han establecido más de 30 RNP y continúan estableciéndose en la región de Palajunoj (departamento que colinda al Noroeste con la RUMCLA) y las faldas de los volcanes Acatenango y Agua (colindando al Sureste con la RUMCLA). Los anfibios son particularmente sensibles a la fragmentación y son más dependientes del mantenimiento de la conectividad paisajística en ambientes con perturbación antropogénica (Cáceres-Andrade y Urbina-Cardona, 2009). Lo anterior podría resultar beneficioso para las especies que se proyecta expanden sus áreas para rastrear sus zonas térmicas, *P. matudai* y *Pt. euthysanota*.

IX. CONCLUSIONES

- Los SDM como herramienta resultaron efectivos para la planificación de muestreos. Con ayuda de los modelos y los mapas binarios generados, los cuales discriminaban las áreas climáticas potencialmente adecuadas para la presencia de cada una de las especies de las no adecuadas, se hizo una selección de seis sitios para dirigir esfuerzos de muestreo con el principal objetivo de localizar a estas especies e identificar infecciones de Bd dentro de la RUMCLA. Con lo anterior fue posible localizar a *P. matudai* en tres de los seis sitios seleccionados, a *P. sagorum* en un sitio y *Pt. euthysanota* en tres sitios.
- Se registraron individuos positivos para la presencia de Bd en los siguientes sitios: RNP La Providencia, Cerro Xiquichó, RNP Milán y Anexos y quebrada Ch'uk'uy en las faldas del volcán Atitlán. El PRM Cerro Papa'a fue el único sitio con resultados negativos para la presencia de Bd. Estos resultados responden a patrones de presencia y prevalencia de Bd en especies silvestres: *Plectrohyla matudai* presentó el mayor número de individuos infectados en comparación con *Ptychohyla euthysanota*.
- Para el horizonte temporal 2050, las proyecciones bajo los escenarios de cambio climático RCP2.6 y RCP8.5 mostraron una respuesta especie específica en cuanto a la intensidad y dirección de los cambio de distribución, probablemente explicada por la tolerancia térmica de las especies. Para las especies más tolerantes al aumento de temperatura, *Plectrohyla matudai* y *Ptychohyla euthysanota* se produce una expansión de sus áreas climáticas para ambos escenarios de RCP. En cambio para *Plectrohyla sagorum* (una especie de distribución restringida) bajo el escenario de RCP8.5, se produjo una contracción, representando una especie susceptible al cambio climático.

X. RECOMENDACIONES

- Desarrollar un programa de monitoreo que permita evaluar el estado poblacional de las especies Bd-portadoras dentro de la RUMCLA, para poder determinar tendencias poblacionales y variaciones demográficas, así como la incidencia y niveles de infección del Bd.
- Confirmar la ausencia de Bd en el PRM Cerro Papa'a mediante muestreos que incluyan otras especies de anfibios (otros anuros y salamandras) y de confirmarse su ausencia verdadera tomar medidas para prevenir la transmisión de Bd a esta área.
- Reducir el riesgo de propagación antropogénica por parte de investigadores a través de protocolos de higiene antes, durante y después de la llegada a sitios dentro de la RUMCLA, independientemente si las actividades a realizar involucran la manipulación de anfibios.
- Considerar información sobre la habilidad de dispersión de las especies, el potencial para la adaptación local, variabilidad genética, tasas de mutación y aspectos del hábitat y paisaje en los enfoques destinados a estudiar los límites de distribución de las especies.

XI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acevedo, M.** (2006). Anfibios y reptiles de Guatemala: una breve síntesis con bibliografía. En Cano, E. (Eds.). *Biodiversidad de Guatemala*. (pp. 26-40). Universidad del Valle de Guatemala.
- Alonso-Aguirre, A. y Lampo, M.** (2006). Protocolo de bioseguridad y cuarentena para prevenir la transmisión de enfermedades en anfibios. En Angulo, A., Rueda-Almonacid, J. V., Rodríguez-Mahecha, J.V. y La Marca, E. (Eds.). *Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina* (pp. 73-92). Colombia: Panamericana Formas e Impresos S.A.
- AmphibiaWeb:** Information on Amphibian Biology and Conservation. [web application]. (n. d.). Berkeley, California: AmphibiaWeb. Available: <http://amphibiaweb.org/>.
- Anderson, E. R., Cherrington, E. A., Flores, A. J., Carrillo, R. & Sempris, E.** (2008). *Potential impacts of climate change on biodiversity in Central America, Mexico, and the Dominican Republic*. Panamá: CATHALAC /USAID.
- Araújo, M. B. & Guisan, A.** (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33, 1677-1688.
- Araújo, M. B. & Peterson, A. T.** (2012). Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, 93(7), 1527-1539.
- Araújo, M. B., Thuiller, W. & Pearson, R. G.** (2006). Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33, 1712-1728.
- Asselin, H., Fortin, M. J. & Bergeron, Y.** (2001). Spatial distribution of late-successional coniferous species regeneration following disturbance in southwestern Quebec boreal forest. *Ecology and Management*, 140, 29-37.
- Ayllón, T.** (2013). *Elementos de meteorología y climatología* (3a ed.). México: Editorial Trillas.
- Beale, C. M., Lennon, J. J. & Gimona, A.** (2008). Opening the climate envelope reveals no macroscale associations with climate in European birds. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America -PNAS-*, 105(39), 14908-14912.
- Berger, L., Speare, R., Daszak, P., Green, D. E., Cunningham, A. A., Goggin, C. L., ... Parker, H.** (1998). Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with

- population declines in the rain forests of Australia and Central America. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America -PNAS-*, 95, 9031-9036.
- Brattstrom, B. H.** (1979). Amphibian regulation studies in the field and laboratory. *American Zoologist*, 19(1), 345-356.
- Blaustein, A. R., Walls, S. C., Bancroft, B. A., Lawler, J. J., Searle, C. L. & Gervasi, S. S.** (2010). Direct and indirect effects of climate change on amphibian populations. *Diversity*, 2, 281-313.
- Bosch, J., Carrascal, L. M., Durán, L., Walker, S. & Fisher, M. C.** (2007). Climate change and outbreaks of amphibian Chytridiomycosis in a montane area of central Spain: is there a link? *Proceedings: Biological Sciences*, 274(1607), 253-260.
- Boyle, D. G., Boyle, D. B., Olsen, V., Morgan, A. T. & Hyatt, A. D.** (2004). Rapid quantitative detection of Chytridiomycosis (*Batrachochytrium dendrobatidis*) in amphibian samples using real-time Taqman PCR assay. *Diseases of Aquatic Organisms*, 60, 141-148.
- Cáceres-Andrade, S. P. y Urbina-Cardona, J. N.** (2009). Ensamblajes de anuros de sistemas productivos y bosques en el piedemonte llanero, departamento del Meta, Colombia. *Caldasia*, 31(1), 175-194.
- California Academy of Sciences (CAS).** CAS Herpetology (HERP).USA. Acceso a través del portal GBIF (<http://www.gbif.org/>).
- Carey, C. & Alexander, M. A.** (2003). Climate change and amphibian declines: is there a link? *Diversity and Distributions*, 9, 111-121.
- Cayuela, L., Golicher, D. J., Newton, A. C., Kolb, M., de Albuquerque, F. S., Arets, E. J. M. M., ... Pérez, A. M.** (2009). Species distribution modeling in the Tropics: problems, potentialities, and the role of biological data for effective species conservation. *Tropical Conservation Science*, 2(3), 319-352.
- Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT).** (2012). *Escenarios del impacto del clima futuro en áreas de cultivo de café en Guatemala*. Informe Final. Cali, Colombia-Managua, Nicaragua: CIAT.
- Cheng, T. L., Rovito, S. M., Wake, D. B. & Vredenburg, V. T.** (2011). Coincident mass extirpation of Neotropical amphibians with the emergence of the infectious fungal

- pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America -PNAS-*, 108(23), 9502-9507.
- Churgin, S. M., Raphael, B. L., Pramuk, J. B., Trupkiewicz, J. G. & West, G.** (2013). *Batrachochytrium dendrobatidis* in aquatic caecilians (*Typhlonectes natans*): a series of cases from two institutions. *Journal of Zoology and Wildlife Medicine*, 44(4), 1002-1009.
- Consejo Nacional Áreas Protegidas (CONAP).** (2009). *Lista de especies amenazadas de Guatemala -LEA- y listado de especies de flora y fauna silvestres CITES de Guatemala* (2a ed.). Guatemala: CONAP.
- CONAP.** (2010). *Agenda de Cambio Climático para las Áreas Protegidas y Diversidad Biológica de Guatemala*. Documento técnico No. 83. Guatemala: CONAP.
- CONAP.** (2011). *Fortalecimiento de las capacidades institucionales para abordar las amenazas de especies exóticas en Guatemala*. Documento técnico No. 79-2010. Guatemala: CONAP.
- CONAP.** (2013). Listado de Áreas Protegidas, Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas (SIGAP). Departamento Unidades de Conservación. Guatemala: CONAP.
- CONAP y Consejo Departamental de Desarrollo-Sololá (CODEDE).** (2007). *Plan Maestro de la Reserva de Uso Múltiple Cuenca del Lago de Atilán 2007-2011*. Guatemala: CONAP.
- Commonwealth of Australia.** (2012). *Disease Strategy: Chytridiomycosis. Infection with Batrachochytrium dendrobatidis*. Department of Sustainability, Environment, Water, Populations and Communities, Public Affairs.
- Corn, P. S.** (2005). Climate change and amphibians. *Animal Biodiversity and Conservation*, 28(1), 59-67.
- Corrales, N.** (2010). *Informe final: efectos del cambio climático para Centroamérica. Cuarto Informe Estado de la Región*. Costa Rica: Consejo Nacional de Rectores (CONARE)/Estado de la Nación/La Defensoría de los Habitantes.
- Crump, M. L.** (1992). Apparent declines of the Golden toad: underground or extinct? *Copeia*, 2, 413-420.
- Crump, M. L.** (2010). Amphibian diversity and life history. In Dodd Jr, C. K. *Amphibian Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. (Part 1, Chap. 1, pp. 3-17).

- USA: Oxford University Press.
- Crump, M. L. & Scott, N. J. Jr.** (1994). Visual encounter surveys. Standard techniques for inventory and monitoring. In Heyer, W. R., Donnelly, M. A. and McDiarmid, R.W. (Eds). *Measuring and Monitoring Biological Diversity, Standard Methods for Amphibians* (Chap. 6, pp. 75-140). USA: Smithsonian Institution Press.
- Cruz-Cárdenas, G., López-Mata, L. Villaseñor, J. L. & Ortiz, E.** (2014) Potential species distribution modeling and the use of principal components analysis as predictor variables. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85,189-199.
- Daszak, P., Berger, L., Cunningham, A. A., Hyatt, A. D., Green, D. E. & Speare, R.** (1999). Emerging infectious diseases and amphibian population declines. *Emerging Infectious Diseases*, 5(6), 735-748.
- Daszak, P., Cunningham, A. A. & Hyatt, A. D.** (2003). Infectious disease and amphibian populations declines. *Diversity and Distributions*, 9, 141-150.
- De Oliveira, G., Rangel, T. F., Lima-Ribeiro, M. S., Terribile, L. C. & Diniz-Filho, A. F.** (2014). Evaluating, partitioning, and mapping the spatial autocorrelation component in ecological niche modeling: a new approach based on environmentally equidistant records. *Ecography*, 37, 001-011.
- Dix, M., Medinilla, O. y Castellanos, E.** (2003). Descripción física. En Dix, M., Fortín, I., Medinilla, O., Ríos, L. E. y Centro de Estudios Ambientales de la Universidad del Valle de Guatemala -UVG- (Eds.). *Diagnóstico ecológico-social en la cuenca de Atitlán*. (Capítulo 2, pp. 5-16). Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala y The Nature Conservancy.
- Duellman, W. E.** (1963). *A review of the Middle American tree frogs of the Genus Ptychohyla*. USA: University of Kansas Publications, Museum of Natural History.
- . (1970). The hylid frogs of Middle America. *Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 1, 1-752.
- Duellman, W. E. & Campbell, J. A.** (1992). Hylid frogs of the genus *Plectrohyla*: systematic and phylogenetic relationships. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 181, 1–32.
- Environmental Systems Research Institute (ESRI), Inc.** (1999). ArcView GIS (version 3.2). [Software].

- Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Linaje, M., Illoldi-Rangel, P. & González-López, R.** (2013). Identification of areas of endemism from species distribution models: threshold selection and Neartic mammals. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas* 16(1), 5-17.
- Escobar-Ocampo, M. C., Morales-Pérez, J. E., Hernández-García, E., Guzmán-Hernández, J., Riechers-Pérez, A. y Espinoza-Medinilla, E. E.** (2006). Sistematización de las colecciones científicas del Instituto de Historia Natural y Ecología (IHNE). (IHNE) CZRHE-Bases de datos SNIB2010-CONABIO. México. Acceso a través del portal GBIF (<http://www.gbif.org/>).
- Etheridge, R. M.** (1958). *Methods for preserving amphibians and reptiles for scientific study*. USA: Museum of Zoology, University of Michigan.
- Fisher, M. C., Garner, T. W. J. & Walker, S. F.** (2009). Global emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis* and amphibian Chytridiomycosis in space, time, and host. *The Annual Review of Microbiology*, 63, 291-310.
- Fortin, M. J. & Dale, M.** (2005). Spatial analysis of sample data. In *Spatial analysis: a guide for ecologists* (Chap. 3, pp. 111-173). USA: Cambridge University Press.
- Franklin, J.** (2009). *Mapping species distributions, spatial inference and prediction*. UK: Cambridge University Press.
- García, A., Ortega-Huerta, M. A. & Martínez-Meyer, E.** (2013). Potential distributional changes and conservation priorities of endemic amphibians in western Mexico as a result of climate change. *Environmental Conservation*, 1-12.
- García, L. I.** (2012). *Relación de quitridiomycosis con el tamaño corporal y modo reproductivo en anfibios (Clase: Amphibia) en bosques nubosos de Guatemala*. (Tesis en el grado de licenciatura). Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Golicher, D., Ford, A., Cayuela, L. & Newton, A.** (2012). Pseudo-absences, pseudo-models and pseudo-niches: pitfalls of model selection based on the area under the curve. *International Journal of Geographical Information Science*, 26 (11), 2049-2063.
- Global Biodiversity Information Facility (GBIF): free and open access to biodiversity data.** [web application]. (2015). Copenhagen, Denmark. Available: <http://www.gbif.org/>.
- Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC).** (2007).

Cambio climático 2007: informe de síntesis. Contribución de los grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Suiza: IPCC.

- Guisan, A. & Thuiller, W.** (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993-1009.
- Hannah, L. & Salm, R.** (2005). Protected areas management in a changing climate. In Lovejoy, T. E. & Lee, H. (Eds). *Climate change and biodiversity* (Chap. 22, pp. 363-371). New Heaven, USA: Yale University Press.
- Hannah, L., Lovejoy, T. E. & Schneider, S.** (2005). Biodiversity and climate change in context. In Lovejoy, T. E. & Hannah, L. (Eds). *Climate change and biodiversity* (Chap. 1, pp. 3-14). New Heaven, USA: Yale University Press.
- Hannah, L., Midgley, G., Andelman, S., Araújo, M., Martínez-Meyer, E., Pearson, R., ... Williams, P.** (2007). Protected areas needs in a changing climate. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(3), 131-138.
- Harris, R. N., James, T. Y., Lauer, A., Simon, A. M. & Patel, A.** (2006). Amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* is inhibited by the cutaneous bacteria of amphibian species. *EcoHealth*, 3, 53-56.
- HerpNet data portal.** [web application]. (n. d.). Available: <http://herpnet2.org/>
- Hidalgo-Mihart, M. G., Cantú-Salazar, L., González-Romero, A. & López-González, C. A.** (2004). Historical and present distribution of coyote (*Canis latrans*) in Mexico and Central America. *Journal of Biogeography*, 31, 2025-2038.
- Hijmans, R. J., Cameron, S., Parra, J., Jones, P. & Jarvis, A.** (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for Global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Hille Ris Lambers, J.** (2015). Extinction risks from climate change: how will climate change affect global biodiversity? *Science*, 348(6234), 501-502.
- Hopkins, W. A.** (2007). Amphibians as models for studying environmental change. *ILAR Journal*, 48(3), 270-277.
- Hormann, C.** (2014). Digital elevation data. Scotland. Available: <http://www.viewfinderpanoramas.org/dem3.html>.
- Houniet, D. T., Thuiller, W. & Tolley, K. A.** (2009). Potential effects of predicted climate

change on the endemic South African Dwarf Chameleons, *Bradypodion*. *African Journal of Herpetology*, 58(1), 28-35.

Hurrell, J. W., Holland, M. M., Gent, P. R., Ghan, S., Kay, J. E., ... Marshal, S. (2013).

The community earth system model. A framework for collaborative research. *Bulletin of American Meteorological Society*, 94, 1339-1360.

Hyatt, A. D., Boyle, D. G., Olsen, V., Boyle, D. B., Berger, L., ... Colling, A. (2007).

Diagnostic assays and sampling protocols for the detection of *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 73, 175-192.

Idso, C. D., Idso, S. B., Carter, R. M. & Singer, S. F. (Eds.). (2014). Terrestrial animals. In

Climate Change Reconsidered II: Biological Impacts (Chap. 5, pp. 597-742). Nongovernmental International Panel on Climate Change (NIPCC). Chicago, Illinois, USA: The Heartland Institute.

IPCC. (2013). Cambio climático 2013: Bases físicas. *Resumen para responsables de políticas. Contribución de grupos de trabajo I al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático*. Suiza: IPCC.

Johnson, M. L. & Speare, R. (2003). Survival of *Batrachochytrium dendrobatidis* in water: quarantine and disease control implications. *Emerging Infectious Diseases*, 9(8), 922-925.

Karl, T. R. & Trenberth, K. E. (2005). What is climate change? In Lovejoy, T. E. & Hannah, L. (Eds). *Climate change and biodiversity* (Chap. 2, pp. 15-30). New Heaven, USA: Yale University Press.

Katzenberger, M. J. (2009). *Thermal tolerance and sensitivity of amphibian larvae from Palearctic and Neotropical communities*. (Tesis en el grado de maestría). Departamento de Biología Animal, Facultad de Ciencias, Universidad de Lisboa, Portugal.

Kiesecker, J. M., Blaustein, A. R. & Belden, L. K. (2001). Complex causes of amphibian populations declines. *Nature*, 410, 681-684.

Köhler, G. (2011). *Amphibians of Central America*. Offenbach, Germany: Herpeton-verlag.

Kramer-Schadt, S., Niedballa, J., Pilgrim, J. D., Schröder, B., Lindenborn, J., ...

Wilting, A. (2013). The importance of correcting for sampling bias in Maxent species distribution models. *Diversity and Distributions*, 1-14.

Kubisch, A., Degen, T., Hovestadt, T. & Poethke, J. (2013). Predicting range shifts under

- global change: the balance between local adaptation and dispersal. *Ecography*, 36, 873-882.
- Legendre, P. & Legendre, L.** (1998). Spatial analysis. In *Numerical ecology* (2nd ed. in English, Chap. 13, pp. 707-785). The Netherlands: Elsevier Science.
- Letcher, P. M., Powell, M. J. & Viusent, M. C.** (2008). Rediscovery of an unusual Chytridiaceous fungus new to the Order *Rhizophydiales*. *Mycological Society of America*, 100(2), 325-334.
- Lillywhite, H. B.** (2010). Physiological ecology: field methods and perspective. In Dodd Jr, C. K (Ed.). *Amphibian Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. (Part 6, Chap. 20, pp. 363-386). USA: Oxford University Press Inc.
- Lips, K. R., Brem, F., Brenes, R., Reeve, J. D., Alford, R. A., Voyles, J., ... Collins, J. P.** (2006). Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a Neotropical amphibian community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America -PNAS-*, 103(9), 3165-3170.
- Lips, K. R., Mendelson, J. R. III, Muñoz-Alonso, A., Canseco-Márquez, L. & Mulcahy, D. G.** (2004). Amphibian population declines in montane southern Mexico: resurveys of historical localities. *Biological Conservation*, 119, 555-564.
- Liu, C., Berry, P. M., Dawson, T. P. & Pearson, R. G.** (2005). Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, 28, 385-393.
- Liu, C., White, M. & Newell, G.** (2013). Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography*, 40, 778-789.
- Longcore, J. E., Pessier, A. P. & Nichols, D. K.** (1999). *Batrachochytrium dendrobatidis* gen. et sp. nov., a Chytrid pathogenic to amphibians. *Mycological Society of America*, 91(2), 219-227.
- Lovejoy, T.** (2008). Climate change and biodiversity. *Scientific and Technical Review of the Office International des Epizooties*, 27(2): 2-8.
- Martel, A., van der Sluijs, A. S., Blooi, M., Bert, W., Ducatelle, R., Fisher, M. C., ... Pasmans, F.** (2013). *Batrachochytrium salamandrivorans* sp. nov. causes lethal Chytridiomycosis in amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America -PNAS-*, 110(38), 15325-15329.

- Martínez, N.** (2010). Apuntes sobre Modelación de Nichos Ecológicos. Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).
- Martínez-Meyer, E.** (2005). Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species potential distributions. *Biodiversity Informatics*, 2, 42-55.
- McCain, C. M. & Colwell, R. K.** (2011). Assessing the threat to montane biodiversity from discordant shifts in temperature and precipitation in a changing climate. *Ecology Letters*, 14, 1236-1245.
- McDiarmid, R. W.** (1994). Preparing amphibians as scientific specimens. In Heyer, W. R., Donnelly, M. A. & McDiarmid, R. W. (Eds.). *Measuring and monitoring biological diversity, standard methods for amphibians* (pp. 289-297). USA: Smithsonian Institution Press.
- McInerney, G. J. & Etienne, R. S.** (2012). Ditch the niche-is the niche a useful concept in ecology or species distribution modeling? *Journal of Biogeography*, 39, 2096-212.
- Medinilla, O., Dix, M., Dix, M., de MacVean, A. L. y San Emeterio, L.** (2003). Tipos de bosques de acuerdo a su fisionomía, comunidades vegetales y fauna asociada. En Dix, M., Fortín, I., Medinilla, O., Ríos, L. E. y Centro de Estudios Ambientales de la Universidad del Valle de Guatemala -UVG- (Eds). *Diagnóstico ecológico-social en la cuenca de Atilán*. (Capítulo 3, pp. 19-40). Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala y The Nature Conservancy.
- Mendelson, J. R. III, Brodie, E. D. Jr, Malone, J. H., Acevedo, M. E., Baker, M. A., Smatresk, N. J. & Campbell, J. A.** (2004). Factors associated with the catastrophic decline of a cloud forest fauna in Guatemala. *Revista Biología Tropical*, 52(4), 991-1000.
- Moritz, C. & Agudo, R.** (2013). The future of species under climate change: resilience or decline? *Science*, 341, 504-508.
- Muñoz-Alonso, L. A. y March-Mifsut, I. J.** (2003). Actualización y enriquecimiento de las bases de datos del proyecto de evaluación y análisis geográfico de la diversidad faunística de Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur. Bases de datos SNIB2010-CONABIO. México. Acceso a través del portal GBIF (<http://www.gbif.org/>).
- Museum of Vertebrate Zoology (MVZ), University of California, Berkeley.** MVZ Herp

- Collection (Arctos). USA. Acceso a través del portal GBIF (<http://www.gbif.org/>).
- National Museum of Natural History, Smithsonian Institution.** NMNH Vertebrate Zoology Herpetology Collections. USA. Acceso a través del portal GBIF (<http://www.gbif.org/>).
- Ochoa-Ochoa, L., Vásquez, L. B., Urbina-Cardona, J. N. y Flores-Villela, O.** (2011). Priorización de áreas para conservación de la herpetofauna utilizando diferentes métodos de selección. En Koleff, P. y Urquiza-Haas, T. (Coords.). *Planeación para la conservación de la Biodiversidad terrestre en México: retos en un país megadiverso*. (pp. 89-108). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO)/ Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP).
- Olson, D. H., Aanensen, D. M., Ronnenberg, K. L., Powell, C. I., Walker, S. F., ... Fisher, M. C.** (2013). Mapping the global emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis*, the amphibian Chytrid fungus. *PLoS ONE*, 8(2), DOI: 10.1371.
- Overpeck, J., Cole, J. & Bartlein, P.** (2005). A “paleoperspective” on climate variability and change. In Lovejoy, T. E. & Hannah, L. (Eds). *Climate change and biodiversity* (Chap. 7, pp. 91-107). New Heaven, USA: Yale University Press.
- Pacifici, M., Foden, W. B., Visconti, P., Watson, J. E. M., Butchart, S. H. M., ... Rondinini, C.** (2015). Assessing species vulnerability to climate change. *Nature*, 5, 215-224.
- Parmesan, C.** (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637-669.
- Parmesan, C. & Matthews, J.** (2006). Biological impacts of climate change. In Groom, M. J., Meffe, G. K. & Carroll, C. R. *Principles of conservation biology* (3rd ed., pp. 333-374). USA: Sinauer Associates, Inc.
- Parra-Olea, G., Martínez-Meyer, E. & Pérez-Ponce de León, G.** (2005). Forecasting climate change effects on salamander distribution in the highlands of central Mexico. *Biotropica*, 37(2), 202-208.
- Pearson, R. G. & T. P. Dawson.** (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global and Biodiversity*, 12, 361-371.

- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M. & Peterson, A. T.** (2007). Predicting species distribution from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, *34*, 102-117.
- Penner, J., Adum, G. B., McElroy, M. T., Doherty-Bone, T., Hirschfeld, M., Sandberger, L., ... Rödel, M.** (2013). West Africa - a safe haven for frogs? A sub-continental assessment of the Chytrid fungus (*Batrachochytrium dendrobatidis*). PLoS ONE, *8*(2), e56236.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. & Araújo, M. A.** (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Monographs in population biology (49). Princeton/Oxford: Princeton University Press.
- Peterson, A. T., Tian, H., Martínez-Meyer, E., Soberón, J., Sánchez-Cordero, V. & Huntley, B.** (2005). Modeling distributional shifts of individual species and biomes. In Lovejoy, T. E. & Hannah, L. (Eds). *Climate change and biodiversity* (Chap. 14, pp. 211-228). New Heaven, USA: Yale University Press.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. & Schapire, R. E.** (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, *190*, 231-259.
- . (2006). Maxent (version 3.3.3k). [Software]. Retrieve February 22, 2013, from <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/Maxent/>.
- Phillips S. J. & Dudík, M.** (2008). Modeling of species distribution with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, *31*, 161-175.
- Phillott, A. D., Speare, R., Hines, H. B., Skerratt, L. F., Meyer, E., McDonald, K. R., ... Berger, L.** (2010). Minimizing exposure of amphibians to pathogen during field studies. *Diseases of Aquatic Organisms*, *92*(2-3), 175-185.
- Popescu, V. D. & Gibbs, J. P.** (2010). Landscape ecology and GIS methods. In Dodd, C. K. Jr. *Amphibian ecology and conservation: a handbook of techniques* (Chap. 19, pp. 339-360). USA: Oxford University Press.
- Pounds, J. A. & Crump, M. L.** (1994). Amphibian declines and climate disturbance: the case of the Golden Toad and the Harlequin Frog. *Conservation Biology*, *8*(1), 72-85.
- Pounds, J. A., Fogden, M. P. L. & Campbell, J. H.** (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, *398*, 611-614.

- Pounds, J. A., Bustamante, M. R., Coloma, L. A., Consuegra, J. A., Fogden, M. P. L., Foster, P. N. & Young, B. E.** (2006). Widespread Amphibian extinctions from epidemic Disease driven by global warming. *Nature*, *439*, 161-167.
- Puschendorf, R., Carnaval, A. C., VanDerWal, J., Zumbado-Ulate, H., Chaves, G., Bolaños, F. & Alford, R. A.** (2009). Distribution models for the amphibian Chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis* in Costa Rica: proposing climatic refuges as a conservation tool. *Diversity and Distributions*, *15*, 401-408.
- Quinn, G. P. & Keough, M. J.** (2002). Principal components and correspondence analysis. In *Experimental design and data analysis for biologists* (Chap. 17, pp. 443-472). USA: Cambridge University Press.
- Raffel, T. R., Rohr, J. R., Kiesecker, J. M. & Hudson, P. J.** (2006). Negative effects of changing temperature on amphibian immunity under field conditions. *Functional Ecology*, *20*, 819-828.
- Rangel, T. F., Diniz-Filho, J. A. & Bini, L. M.** (2010). SAM: Spatial analysis in macroecology (version 4.0). [Software]. Retrieve May 1, 2014, from <http://www.ecoevol.ufg.br/sam/sam.php>.
- Raper, S. C. B. & Giorgi, F.** (2005). Climate change projections and models. In Lovejoy, T. E. & Lee, H (Eds). *Climate change and biodiversity* (Chap. 13, pp. 199-210). New Heaven, USA: Yale University Press.
- Rapp, D.** (2008). *Assessing climate change: temperatures, solar Radiation, and heat balance*. Chichester, UK: Praxis Publishing.
- Raxworthy, C. J., Martínez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R. A., Schneider, G. E., Ortega-Huerta, M. A. & Peterson, A. T.** (2003). Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*, *426*, 837-841.
- Reeder, N. M. M., Pessier, A. & Vredenburg, V. T.** (2012). A reservoir species for the emerging amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* thrives in a landscape decimated by disease. *PLoS ONE*, *7*(3), e33567.
- Riahi, K., Rao, S., Krey, V., Cho, C., Chirkov, V., Fischer, G., ... Rafaj, P.** (2011). RCP 8.5-A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. *Climate Change*, *109*, 33-57.
- Ríos, L. E.** (2003). *Plan de conservación de la cadena volcánica de Atitlán*. Asociación de

- Reservas Naturales Privadas (ARNP)/Asociación Patronato Vivamos Mejor/CONAP/The Nature Conservancy/ Universidad del Valle de Guatemala.
- Ríos, L. E. y Dix, M.** (2003). Fauna terrestre. En Dix, M. Fortín, I., Medinilla, O., Ríos, L. E. y Centro de Estudios Ambientales, Universidad del Valle de Guatemala -UVG- (Eds). *Diagnóstico ecológico-social en la cuenca de Atitlán*. (Capítulo 5, pp. 51-64).
- Ripa, I.** (2011). *El Cambio climático: una realidad*. España: Editorial Viceversa.
- Rollins-Smith, L. A., Ramsey, J. P., Pask, J. D., Reinert, L. K. & Woodhams, D. C.** (2011). Amphibian immune defenses against Chytridiomycosis: impacts of changing environments. *Integrative and Comparative Biology*, 1-11.
- Ron, S.** (2005). Predicting the distribution of the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in the New World. *Biotropica*, 37(2), 209-221.
- Rosenstock, N.** (2011). *Efectos potenciales del cambio climático y la intensificación agrícola-forestal sobre la distribución de los anfibios Melanophryniscus sanmartini y Leptodactylus chaquensis en Uruguay*. (Tesis en el grado de licenciatura). Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.
- Rovito, S. M., Parra-Olea, G., Vásquez-Almazán, C. R., Papenfuss, T. J. & Wake, D. B.** (2009). Dramatic declines in Neotropical salamander populations are an importante part of the global amphibian crisis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America -PNAS-*, 106(9), 3231-3236.
- Ruano, E., García, L., Vásquez-Almazán, C., Conde, A. y Zamora, A.** (2012). *Evaluación de la incidencia de Quitridiomycosis en anfibios en tres regiones de endemismo: los casos de los bosques nubosos de Zacapa, Baja Verapaz y San Marcos, Guatemala*. Informe Final. MUSHNAT/USAC-CONCYT. Guatemala.
- Santos-Barrera, G., Acevedo, M. & Muñoz-Alonso, A.** (2010). *Ptychohyla euthysanota*. In IUCN 2013, IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1. Retrieve February 22, 2013, from <http://www.iucnredlist.org/details/55910/0>.
- Santos-Barrera, G., Canseco-Márquez, L. & Acevedo, M.** (2010). *Plectrohyla sagorum*. In IUCN 2013, IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1. Retrieve February 22, 2013, from <http://www.iucnredlist.org/details/55885/0>.
- Santos-Barrera, G., Canseco-Márquez, L., Acevedo, M. & Muñoz-Alonso, A.** (2004). *Plectrohyla matudai*. En: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version

- 2012.2. Retrieve February 22, 2013, from <http://www.iucnredlist.org/details/55880/0>.
- Searle, C. L., Gervasi, S. S., Hua, J., Hammond, J. I., Relyea, R. A., Olson, D. H. & Blaustein, A. R.** (2011). Differential host susceptibility to *Batrachochytrium dendrobatidis*, an emerging amphibian pathogen. *Conservation Biology*, 25(5), 965-974.
- Secaira, E.** (2012). *Corredor bio-cultural y de desarrollo sostenible Zunil-Atitlán-Balam Juyú*. Definición técnica y plan de manejo. Guatemala: Asociación Vivamos Mejor.
- Sheldon, K. S., Yang, S. & Tewksbury, J. J.** (2011). Climate change and community disassembly: impacts of warming on tropical and temperate montane community structure. *Ecology Letters*, 14, 1191-1200.
- Sillero, N., Barbosa, A. M., Martínez-Freiría, F. y Real, R.** (2010). Los modelos de nicho ecológico en la herpetología ibérica: pasado, presente y futuro. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 21, 2-24.
- Soberón, J. & Nakamura, M.** (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America -PNAS-*. 106, 19644-19650.
- Sparling, D. W.** (2010). Water-quality criteria for amphibians. In Dodd Jr, C. K (Ed.). *Amphibian Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. (Part 2, Chap. 7, pp. 105-120). USA: Oxford University Press Inc.
- StatSoft Inc.** (2004). STATISTICA: data analysis software system (version 8). [Software].
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S., Fischman, D. L. & Waller, R. W.** (2004). Status and trends of amphibian declines and extinctions Worldwide. *Science*, 306, 1783-1785.
- Teixeira, J. & Arntzen, J. W.** (2002). Potential impact of climate warming on the distribution of the Golden-striped Salamander, *Chioglossa lusitanica*, on the Iberian Peninsula. *Biodiversity and Conservation*, 11, 2167-2176.
- Tejedo, M., Duarte, H., Gutiérrez-Pesquera, L. M., Beltrán, J. F., Katzenberger, M., Marangoni, F., ... Solé, M.** (2012). El estudio de las tolerancias térmicas para el examen de hipótesis biogeográficas y de la vulnerabilidad de los organismos ante el calentamiento global. Ejemplos en anfibios. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 23(2), 2-27.

- Thomson, A. M., Calvin, K. V., Smith, S. J., Kyle, G. P., Volke, A., ... Edmonds, J. A.** (2011). RCP4.5: a pathway for stabilization of radiative forcing by 2100. *Climatic Change*, 109, 77-94.
- Toshihiko, M., Matsumoto, K., Hijioka, Y., Kinoshita, T., Nozawa, T., ... Kainuma, M.** (2011). An emission pathway for stabilization at 6Wm^{-2} radiative forcing. *Climatic Change*, 109, 59-76.
- Travis, J. M. J., Delgado, M., Bocedi, G., Baguette, M., Bartón, K., Bonte, D., ... Bullock, J. M.** (2013). Dispersal and species' responses to climate change. *Oikos*, 122, 1532-1540.
- University of Alberta Museums.** Amphibian & Reptile Collection. Canada. Acceso a través del portal GBIF (<http://www.gbif.org/>).
- University of Kansas Biodiversity Institute (KUBI) & Natural History Museum (KUNHM).** KUBI Herpetology Collection. USA. Acceso a través del portal GBIF (<http://www.gbif.org/>).
- Urban, M. C.** (2015). Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, 348(6234), 571-573.
- Urbina, J. N.** (2008). Conservation of Neotropical herpetofauna: research trends and challenges. *Tropical Conservation Science*, 1(4), 359-375.
- Urbina-Cardona, J. N. & Flores-Villera, O.** (2010). Ecological-niche modeling and prioritization of conservation-area networks for mexican herpetofauna. *Conservation Biology*, 24(4), 1031-1041.
- Urbina-Cardona, J. N. & Loyola, R. D.** (2008). Applying niche-base models to predict endangered-hylid potential distributions: are Neotropical protected areas effective enough? *Tropical Conservation Science*, 1(4), 417-445.
- Urbina-Cardona, J. N., Nori, J. y Castro, F.** (2011). Áreas vulnerables a la invasión actual y futura de la rana toro (*Lithobates castesbeianus*: Ranidae) en Colombia: estrategias propuestas para su manejo y control. *Biota Colombiana*, 12(2), 23-34.
- Urbina-Cardona, J. N. y Castro, F.** (2010). Distribución del nicho ecológico actual y futuro de anfibios y reptiles exóticos: invasiones potenciales en las corporaciones autónomas regionales y de desarrollo sustentable en Colombia. En Vargas-Ríos, O. y Reyes, S. P. *La restauración ecológica en la práctica: memorias del I Congreso Colombiano de*

- Restauración Ecológica y II Simposio Nacional de Experiencias en Restauración Ecológica* (pp. 180-188). Colombia.
- van Vuuren, D. P., Edmonds, J., Kainuma, M., Riahi, K., Thomson, A., ... Rose, S. K.** (2011). The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change*, *109*, 5-31.
- van Vuuren, D. P., Stehfest, E., den Elzen, G. J., Kram, T., van Vliet, J., ... van Ruijven, B.** (2011b). RCP2.6: exploring the possibility to keep global mean temperature increase below 2°C. *Climatic Change*, *109*, 95-116.
- Varela, S., Anderson, R. P., García-Valdés, R. & Fernández-González, F.** (2014). Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography*, *37*, 001-008.
- Vasconcelos, T. S., Rodríguez, M. A. & Hawkins, B. A.** (2012). Species distribution modelling as a macroecological tool: a case study using New World amphibians. *Ecography*, *35*(6), 539-548.
- Veloz, S. D.** (2009). Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models. *Journal of Biogeography*, *36*, 2290-2299.
- Vitt, L. J. & Caldwell, J. P.** (2009). Water balance and gas exchange. In *Herpetology* (3rd ed., Chap. 6, pp. 169-189). USA: Elsevier Inc.
- Vredenburg, V. y Briggs, C.** (2007). *Protocolo para muestras de Quitridio, método SWAB (2004-2007)*. Estados Unidos: Museum of Vertebrate Zoology and Department of Integrative Biology, University of California Berkeley.
- Voyles, J., Young, S., Berger, L., Campbell, C., Voyles, W. F., Dinudom, A., ... Speare, R.** (2009). Pathogenesis of Chytridiomycosis, a cause of catastrophic amphibian declines. *Science*, *326*, 582-585.
- Wake, D. B. & Vredenburg, V. T.** (2008). Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America -PNAS-*, *105*, 11466-11473.
- Wayne, G. P.** (2013). The beginner's guide to representative concentration pathways. Australia: Skeptical Science.
- Wells, K.** (2007a). Water relations. In *The Ecology and behavior of amphibians* (Chap. 2, pp. 82-121). USA: The University of Chicago Press.

———. (2007b). Temperature relations. In *The Ecology and behavior of amphibians* (Chap. 3, pp. 122-156). USA: The University of Chicago Press.

———. (2007c). Conservation of amphibians. In *The Ecology and behavior of amphibians* (Chap. 16, pp. 784-855). USA: The University of Chicago Press.

Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., ... Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letter*, *13*, 1310-1324.

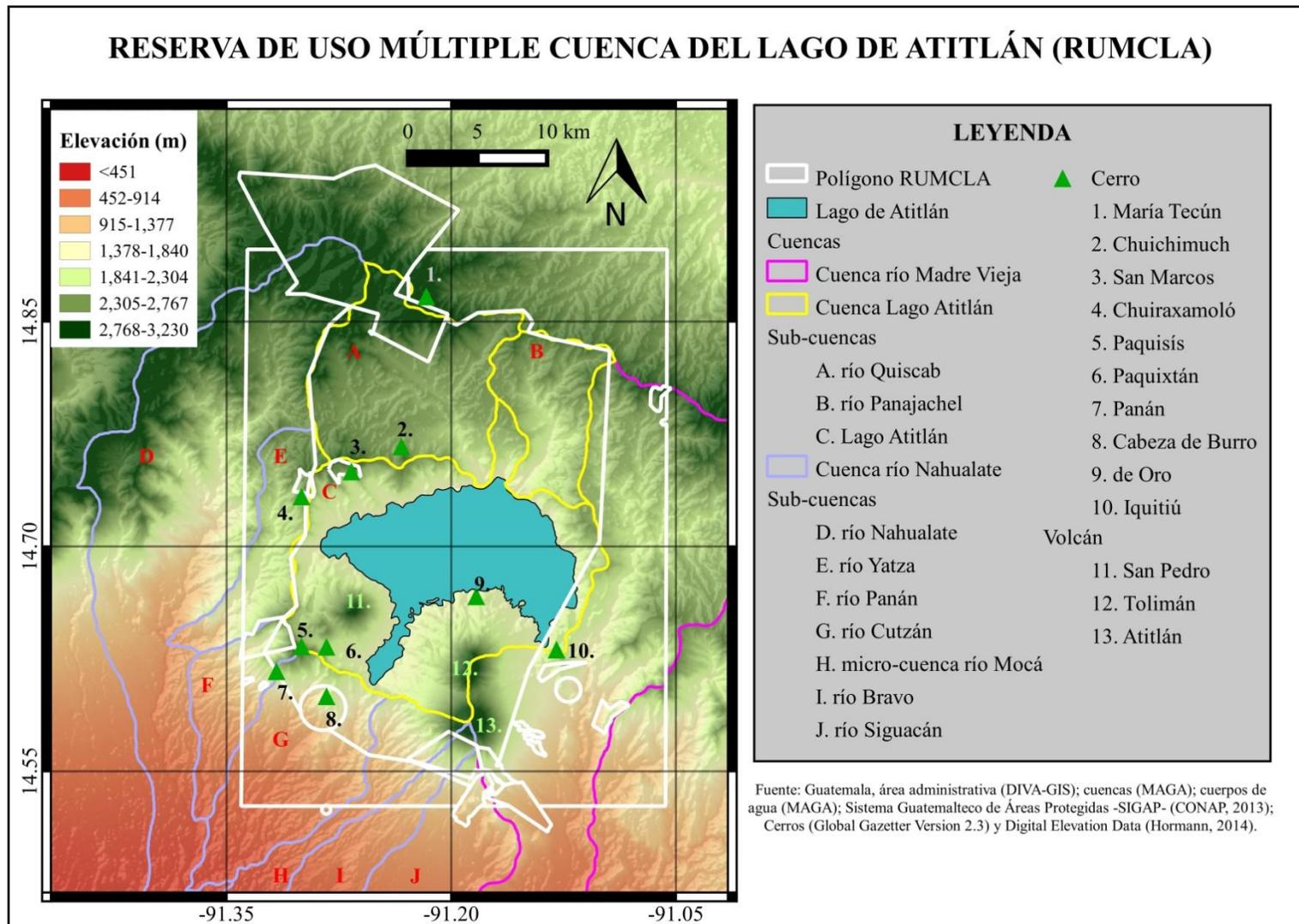
WorldClim-Global Climate Data: free climate data for ecological modeling and GIS.

[web application]. (n. d.). Available: <http://www.worldclim.org/>.

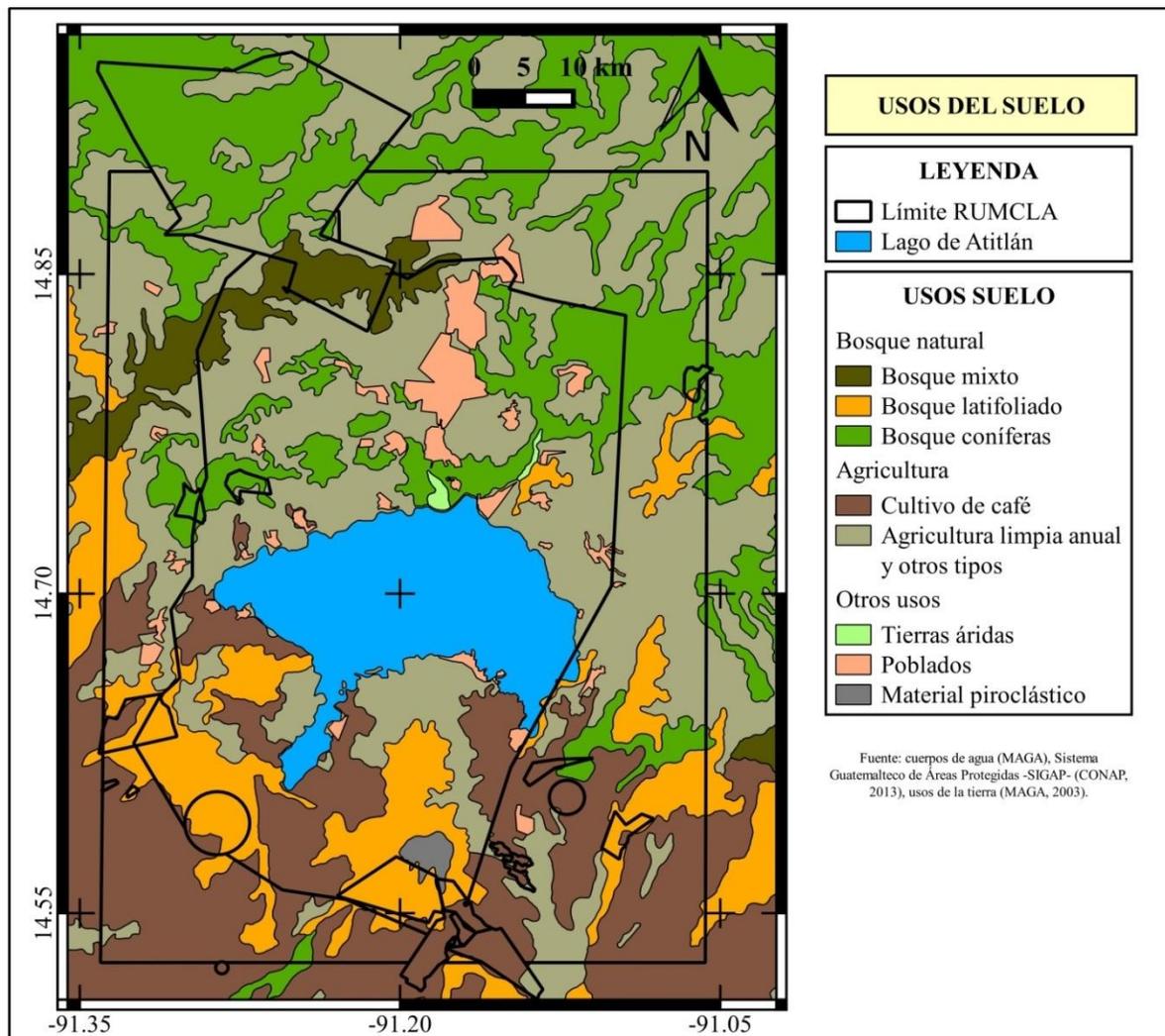
Young, B. E., Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A. y Boucher, T. M. (2004). *Joyas que están desapareciendo: el estado de los anfibios en el Nuevo Mundo*. Estados Unidos: NatureServe.

Zamora, O. A. (2011). *Evaluación de la presencia del hongo Quitridio Batrachochytrium dendrobatidis en anfibios (Anura y Caudata) en siete departamentos y su distribución potencial en Guatemala*. (Tesis en el grado de licenciatura). Universidad del Valle de Guatemala.

XII. ANEXOS



Anexo 1. Mapa RUMCLA cuencas, cerros y volcanes.



Anexo 2. Mapa RUMCLA, usos del suelo.

Anexo 3. Listado de las 19 variables bioclimáticas con su significado y código de identificación

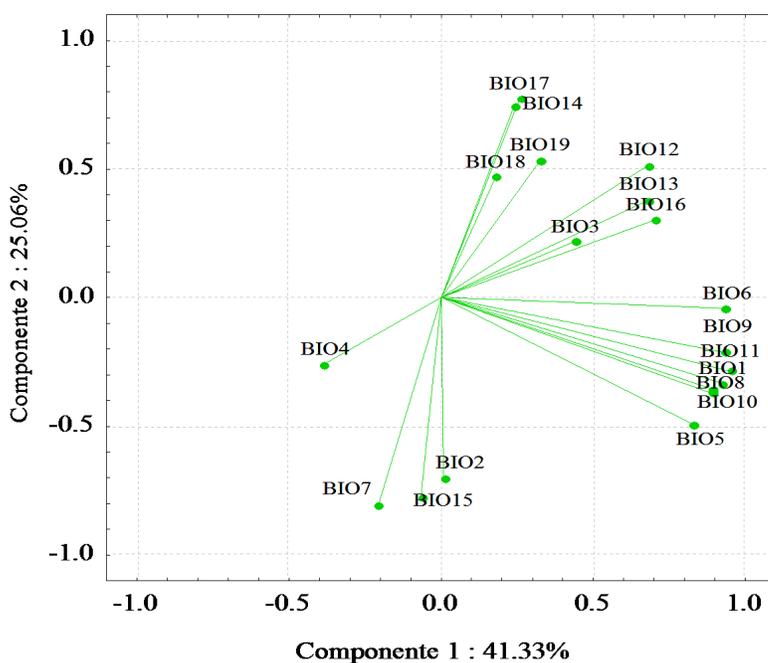
Variable bioclimática	Código
Temperatura media anual Temperatura media de todas las medias semanales. Cada temperatura media semanal es la media de la temperatura máxima y mínima de esa semana.	BIO1
Rango medio diurno La media de todas las oscilaciones diurnas de temperatura semanal. Cada oscilación diurna semanal es la diferencia entre la temperatura máxima y mínima de esa semana.	BIO2
Isotermalidad Cociente entre el parámetro 2 y el parámetro 7, multiplicado por 100.	BIO3
Temperatura de la estacionalidad Desviación estándar de las temperaturas medias semanales expresada como un porcentaje de la media de dichas temperaturas (coeficiente de variación).	BIO4
Temperatura máxima del mes más cálido El valor más alto de la temperatura máxima semanal.	BIO5
Temperatura mínima del mes más frío El valor más bajo de la temperatura mínima semanal.	BIO6
Rango de temperatura anual Diferencia entre la temperatura máxima del periodo más cálido y la temperatura mínima del periodo más frío.	BIO7
Temperatura media del trimestre más húmedo Se determina el trimestre más húmedo del año y se calcula la temperatura media para este periodo.	BIO8
Temperatura media del trimestre más seco Se determina el trimestre más seco del año y se calcula la temperatura media para este periodo.	BIO9
Temperatura media del trimestre más cálido Se determina el trimestre más húmedo del año y se calcula la temperatura media para este periodo.	BIO10
Temperatura media del trimestre más frío Se determina el trimestre más frío del año y se calcula la temperatura media para este periodo.	BIO11
Precipitación anual La suma de todas las precipitaciones mensuales estimadas.	BIO12
Precipitación del mes más lluvioso	BIO13
Precipitación del mes más seco	BIO14
Precipitación de la estacionalidad Desviación estándar de la precipitación semanal estimada, expresada como un porcentaje de la media de esas estimaciones (coeficiente de variación).	BIO15
Precipitación del trimestre más húmedo Se determina el trimestre más húmedo del año y se calcula la precipitación total para este periodo.	BIO16

(Hijmans *et al.*, 2005; <http://www.worldclim.org>)

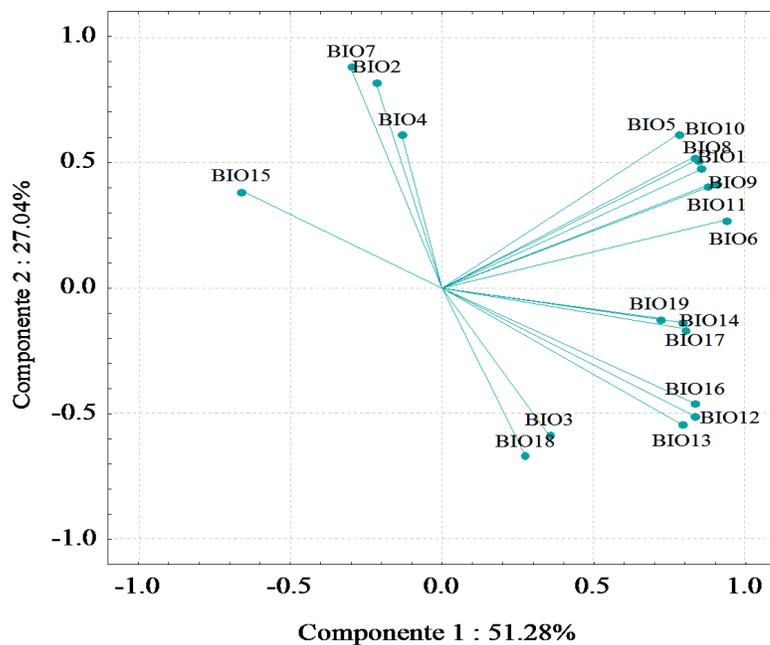
Continuación Anexo 3.

Variable bioclimática	Código
Precipitación del trimestre más seco Se determina el trimestre más seco del año y se calcula la precipitación total para este periodo.	BIO17
Precipitación del trimestre más cálido Se determina el trimestre más cálido del año y se calcula la precipitación total para este periodo.	BIO18
Precipitación del trimestre más frío Se determina el trimestre más frío del año y se calcula la precipitación total para este periodo.	BIO19

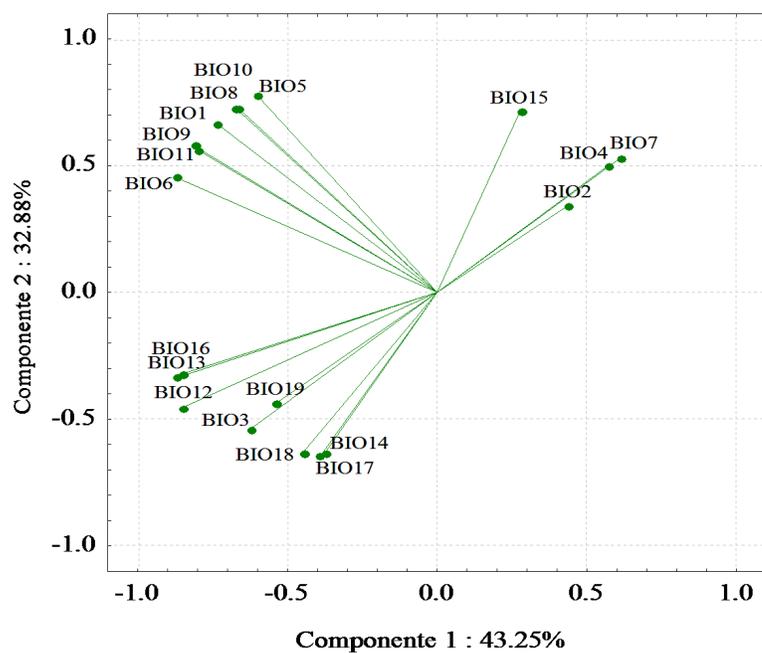
(Hijmans *et al.*, 2005; <http://www.worldclim.org>)



Anexo 4. Gráfico “biplot” resultado del PCA de las variables bioclimáticas en los componentes uno y dos para *Plectrohyla matudai*.



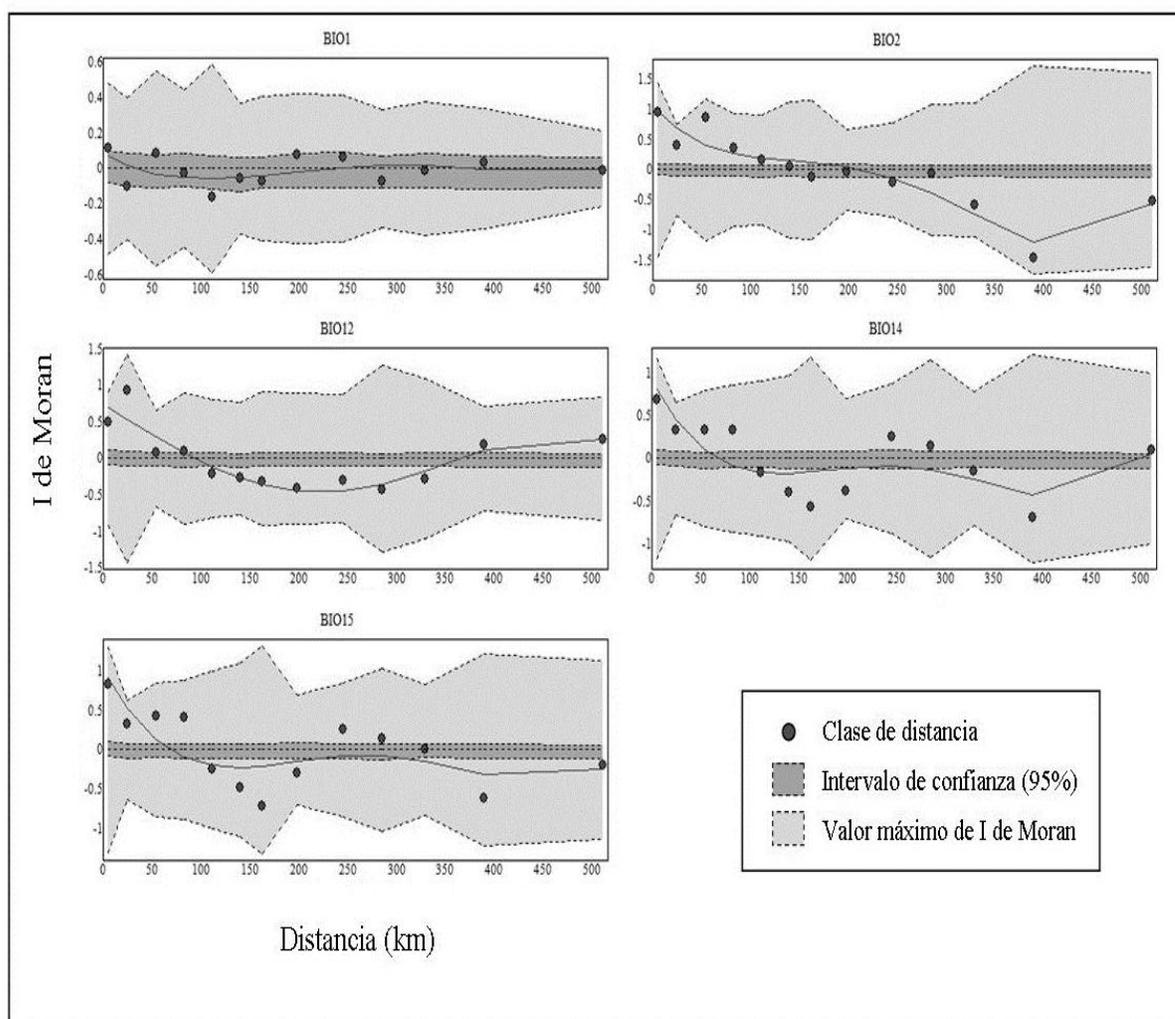
Anexo 5. Gráfico “biplot” resultado del PCA de las variables bioclimáticas en los componentes uno y dos para *Plectrohyla sagorum*.



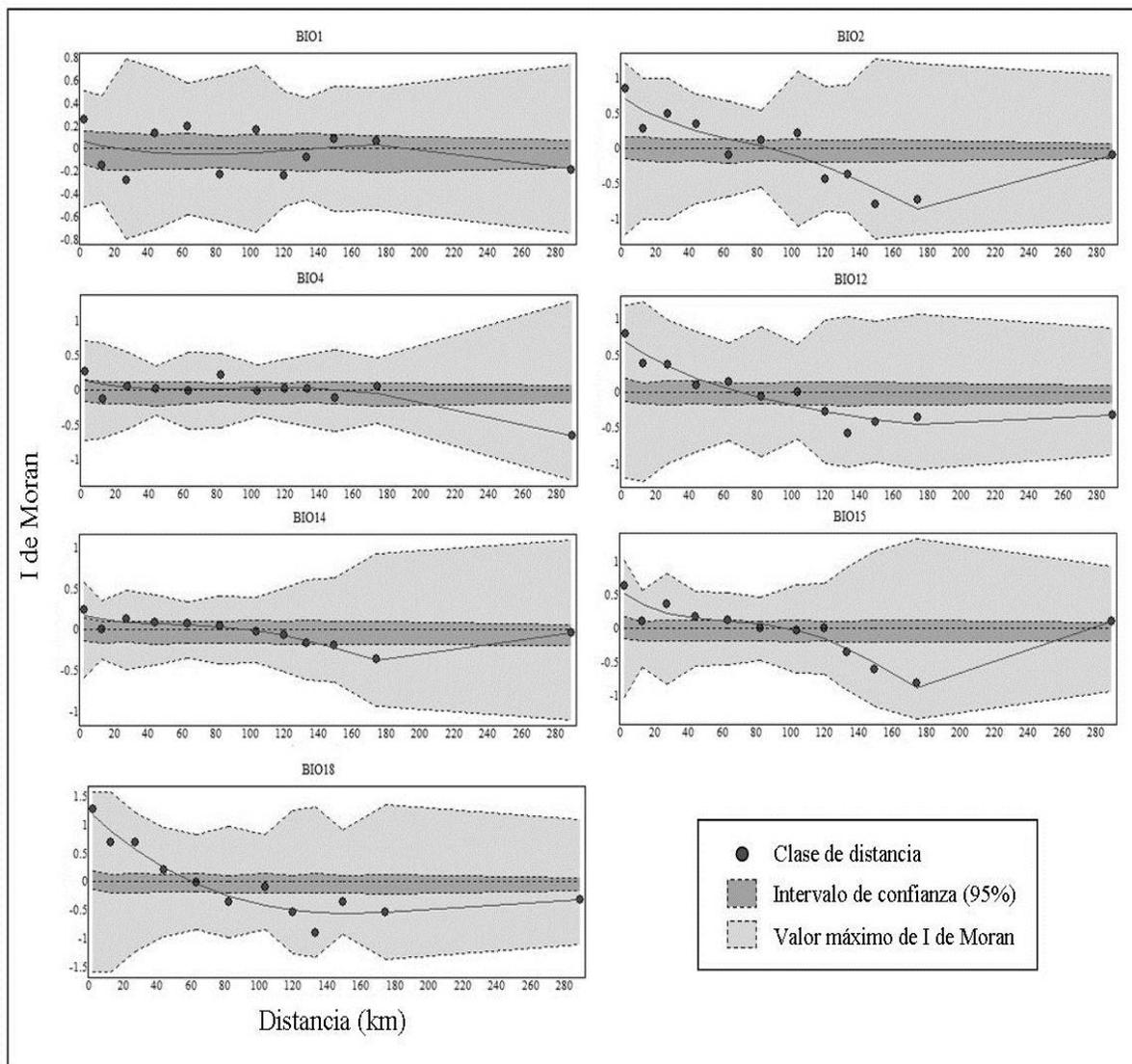
Anexo 6. Gráfico “biplot” resultado del PCA de las variables bioclimáticas en los componentes uno y dos para *Ptychohyla euthysanota*.

Anexo 7. Contribución de cada variable en los componentes (CP) uno y dos en el PCA de *Ptychohyla euthysanota* (A), *Plectrohyla matudai* (B) y *Plectrohyla sagorum* (C). Con asterisco los valores > 0.6 considerados como significativos por su contribución en el ordenamiento de cada componente.

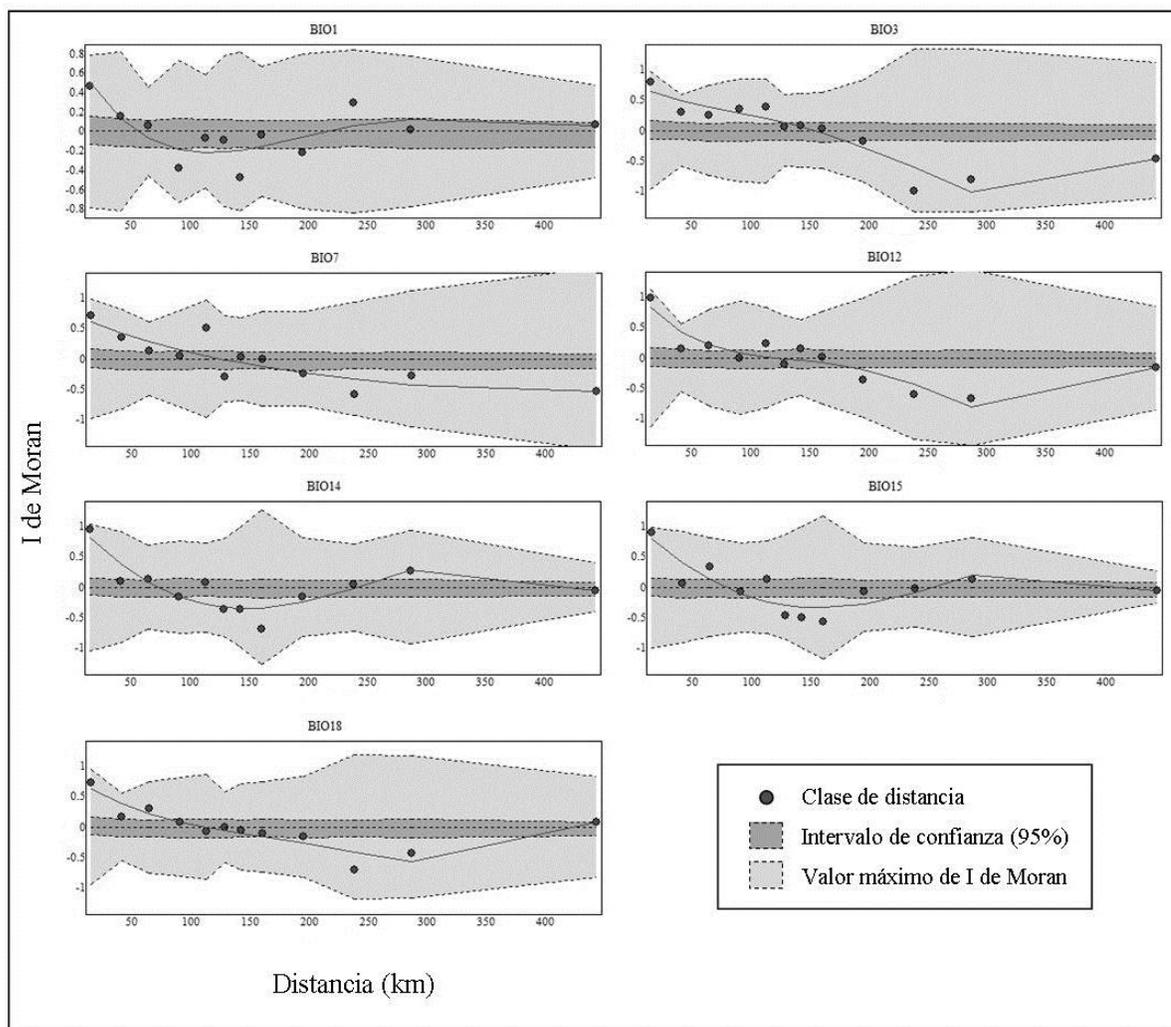
Variable	CP 1 A	CP 2 A	CP 1 B	CP 2 B	CP 1 C	CP 2 C
BIO1	-0.737803*	0.668230*	0.922724*	-0.333109	0.855005*	0.475201
BIO2	0.431467	0.340910	0.007379	-0.698453*	-0.219644	0.822645*
BIO3	-0.627177*	-0.541683	0.438266	0.217943	0.349467	-0.582708
BIO4	0.568650	0.500671	-0.383680	-0.257576	-0.132946	0.611986*
BIO5	-0.601522*	0.777020*	0.829776*	-0.494491	0.779172*	0.613077*
BIO6	-0.872766*	0.453220	0.936128*	-0.041629	0.933992*	0.271714
BIO7	0.612293*	0.531433	-0.206208	-0.802335*	-0.302649	0.882385*
BIO8	-0.666829*	0.727396*	0.895138*	-0.356768	0.838516*	0.510680
BIO9	-0.803849*	0.565232	0.928448*	-0.211246	0.901377*	0.412169
BIO10	-0.672219*	0.725121*	0.887372*	-0.369218	0.834196*	0.523479
BIO11	-0.812907*	0.579587	0.950540*	-0.285984	0.871991*	0.408278
BIO12	-0.847702*	-0.451505	0.683288*	0.516427	0.833018*	-0.512146
BIO13	-0.868112*	-0.334955	0.684412*	0.382391	0.787344*	-0.541550
BIO14	-0.373229	-0.631481*	0.239908	0.748696*	0.785922*	-0.136741
BIO15	0.275533	0.711287*	-0.067085	-0.773869*	-0.661835*	0.388607
BIO16	-0.854954*	-0.321295	0.706210*	0.302679	0.830303*	-0.459234
BIO17	-0.391829	-0.645904*	0.257399	0.773972*	0.799934*	-0.163024
BIO18	-0.450838	-0.634843*	0.180119	0.468688	0.273197	-0.667020*
BIO19	-0.540696	-0.439936	0.324396	0.534740	0.712857*	-0.120430



Anexo 8. Correlogramas de I de Moran para las variables BIO1, BIO2, BIO12, BIO14 y BIO15 considerando 13 clases de distancia (extensión de clases de 50 km) entre las localidades de registros de ocurrencia de *Plectrohyla matudai*.



Anexo 9. Correlogramas de las variables BIO1, BIO2, BIO12, BIO14 y BIO15 considerando 12 clases de distancia (extensión de clases de 20 km) entre las localidades de registros de ocurrencia de *Plectrohyla sagorum*.



Anexo 10. Correlogramas de las variables BIO1, BIO3, BIO7, BIO12, BIO14, BIO15 y BIO18 considerando 12 clases de distancia (extensión de clases de 50 km) entre localidades de registros de ocurrencia de *Ptychohyla euthysanota*.

Anexo 11. Condiciones actuales. Modelos con valor más alto de AUC, junto con el promedio y desviación estándar de *Plectrohyla matudai* (A), *P. sagorum* (B) y *Ptychohyla euthysanota* (C).

A		B		C	
Réplica No.	AUC	Réplica No.	AUC	Réplica No.	AUC
75	0.9922	29	0.9891	54	0.9985
58	0.9915	27	0.989	43	0.9984
66	0.9910	68	0.989	33	0.9983
69	0.9905	51	0.9889	22	0.9982
11	0.9904	10	0.9885	25	0.9982
9	0.9895	58	0.9884	59	0.9982
32	0.9895	92	0.9881	30	0.9981
31	0.9893	76	0.9878	70	0.9981
19	0.9892	55	0.9876	3	0.998
13	0.9890	4	0.9871	17	0.9979
Promedio	0.9902	Promedio	0.9884	Promedio	0.9982
σ	0.0011	σ	0.0007	σ	0.0002

Anexo 12. Escenario de cambio climático RCP2.6 para el año 2050. Modelos con valor más alto de AUC, junto con su promedio y desviación estándar de *Plectrohyla matudai* (A), *P. sagorum* (B) y *Ptychohyla euthysanota* (C).

A		B		C	
Réplica No.	AUC	Réplica No.	AUC	Réplica No.	AUC
77	0.9920	59	0.9988	43	0.9931
20	0.9918	13	0.9986	4	0.9923
69	0.9910	14	0.9986	17	0.992
97	0.9906	25	0.9985	53	0.9907
35	0.9903	42	0.9985	71	0.9895
82	0.9901	49	0.9984	48	0.9894
86	0.9900	60	0.9984	33	0.9893
72	0.9897	94	0.9984	8	0.9891
68	0.9892	37	0.9983	18	0.9891
34	0.9891	38	0.9982	64	0.9888
Promedio	0.9904	Promedio	0.9985	Promedio	0.9903
σ	0.0010	σ	0.0002	σ	0.0016

Anexo 13. Escenario de cambio climático RCP8.5 para el año 2050. Modelos con valor más alto de AUC, junto con su promedio y desviación estándar de *Plectrohyla matudai* (A), *P. sagorum* (B) y *Ptychohyla euthysanota* (C).

A		B		C	
Réplica No.	AUC	Réplica No.	AUC	Réplica No.	AUC
35	0.9935	57	0.9985	64	0.9910
99	0.9929	8	0.9984	53	0.9909
22	0.9922	36	0.9984	19	0.9899
72	0.9918	41	0.9984	58	0.9898
8	0.9917	18	0.9983	62	0.9895
44	0.9911	15	0.9982	98	0.9888
96	0.9909	29	0.9982	93	0.9881
4	0.9905	55	0.9982	67	0.9879
68	0.9904	83	0.9982	36	0.9878
55	0.9902	90	0.9982	61	0.9875
Promedio	0.9915	Promedio	0.9983	Promedio	0.9891
σ	0.0011	σ	0.0001	σ	0.0013



Anexo 14. Fotografía superior izquierda: cafetales en el sitio de muestreo de la Reserva Natural Privada (RNP) la Providencia, San Lucas Tolimán, Sololá. Fotografía superior derecha: corriente natural rodeada de plantación de bambú donde fueron encontrados individuos de la especie *Ptychohyla euthysanota*. Fotografías inferiores izquierda y derecha: ejemplares de *Ptychohyla euthysanota*.



Anexo 15. Fotografía superior izquierda: quebrada ubicada en las cercanías del cerro Xiquichó, Santa María Visitación, Sololá. Fotografía superior derecha: corriente natural donde fueron encontrados individuos de las especies *Ptychohyla euthysanota* y *Plectrohyla matudai*. Fotografía inferior izquierda: ejemplar de *Ptychohyla euthysanota*. Fotografía inferior derecha: ejemplar de *Plectrohyla matudai*.



Anexo 16. Fotografía superior izquierda: vista hacia la Costa Sur desde la parte alta de la RNP Milán y Anexos, Chicacao, Suchitepéquez. Fotografía superior derecha: riachuelo en la montaña San Antonio, RNP Milán y Anexos donde fueron encontrados individuos de *Ptychohyla euthysanota* y *Plectrohyla matudai*. Fotografía inferior izquierda: ejemplar de *Ptychohyla euthysanota*. Fotografía inferior derecha: ejemplar de *Plectrohyla matudai*.



Anexo 17. Fotografía superior izquierda: vista hacia el lago de Atitlán y volcán San Pedro desde las faldas del volcán Atitlán en Santiago Atitlán, Sololá. Fotografía superior derecha: quebrada Ch'uk'uy, faldas del volcán Atitlán donde fueron localizados ejemplares de *Plectrohyla matudai*. Fotografía inferior izquierda: ejemplar *Plectrohyla matudai* sobre roca del riachuelo. Fotografía inferior derecha: individuo de *Plectrohyla matudai* vocalizando al momento de su captura.



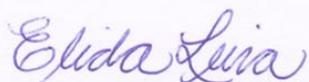
Anexo 18. Fotografía superior izquierda: bosque nuboso del Parque Regional Municipal (PRM) Cerro Papa'a, San Marcos la Laguna, Sololá. Fotografía superior derecha: nacimiento de agua donde fueron encontrados individuos de la especie *Plectrohyla sagorum*. Fotografía inferior izquierda: ejemplar de *P. sagorum*.



Anexo 19. Fotografía PRM Cerro Chuiraxamoló.



Anexo 20. Fotografías superior e inferior izquierda: individuos localizados por medio de muestreos por encuentro visual. Fotografía derecha: obtención de muestra de frotis epidérmico para la detección de ADN del hongo *Batrachochytrium dendrobatidis*.



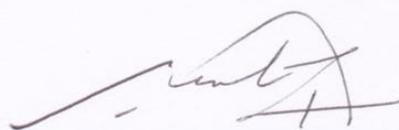
Elida María Leiva González

Estudiante



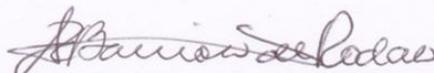
M.Sc. José Luis Echeverría Tello

Asesor



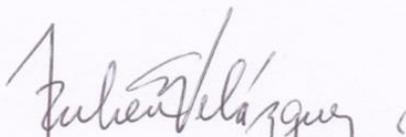
Lic. Claudio Aquiles Méndez Hernández

Revisor



Licda. Ana Rosalito Barrios Solís

Directora Escuela de Biología



Dr. Rubén Dariel Velásquez Miranda

Decano Facultad Ciencias Químicas y Farmacia