

Caracterización de la Distribución Histórica y Actual de la Rana Flecha Venenosa

***Dendrobates truncatus* (Cope, 1861) (ANURA: DENDROBATIDAE) por Medio de**

Modelamiento de Nicho

Kevin Daniel Meza Avendaño

Trabajo de Grado para Optar al Título de Biólogo

Director

Ph.D. Sergio Marchant

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Biología

Bucaramanga

2022

Dedicatoria

A mi padre, Mario Romero, mi inspiración para estudiar biología, quien me ha enseñado el papel de nuestra profesión siendo traductores de la vida y quien convirtió mis metas en sus ilusiones y mis logros en sus alegrías.

A mi madre Karol Avendaño, la definición de amor y dedicación, quien desde el primer día me ha dado el mejor apoyo y por quien aprendí a que con esfuerzo y dando lo mejor de mí , todas las cosas que me proponga resultarán.

A mi padre Rodrigo Meza, quien con amor, siempre buscó darme las herramientas para mi crecimiento personal y profesional.

A mi segunda mamá, Jaidi, quien me enseñó el valor de la responsabilidad y quien me brindó su cariño y compañía en el día a día.

A mis hermanitos, Isabella y Juan Martin la mejor parte de cuando llegaba a casa después de un largo día de estudio y mi motivación para ser su ejemplo, cada día ser mejor y que así tengan siempre a su hermano mayor para lo que necesiten.

Al resto de mi familia, quienes de una u otra manera han aportado a mi vida con experiencias y enseñanzas.

A mis amigos, por toda su compañía, su ayuda en el camino de esta carrera y por estar en las buenas y en las malas.

Agradecimientos

Al CINBIN, grupo de Investigación en Biotecnología Industrial y Biología Molecular de la Universidad Industrial de Santander.

Al director de mi tesis, profesor Sergio Marchant Rojas, por su guianza y acompañamiento en el proceso de mi trabajo de grado.

Al Ingeniero Jhon Alfonso Salazar Rey y a la Dra Ximena Posada Reyes por proporcionarme el equipo de cómputo cuando lo necesité para terminar este trabajo.

Tabla de Contenido

	Pág.
Introducción	12
1. Objetivos	15
1.1. Objetivo General	15
1.2. Objetivos Específicos.....	15
2. Justificación.....	15
3. Marco Teórico	16
3.1. Modelamiento de Nicho.....	16
3.1.1. Modelamiento de Nicho en Anuros	17
3.1.2. Historia Natural de <i>Dendrobates Truncatus</i>	17
3.2. Distribución Actual de la Rana Flecha Venenosa.....	18
3.2.1. Comportamiento en su Hábitat	19
3.2.2. Distribución Histórica	19
3.3. Factores Determinantes de la Conservación y Pérdida de Biodiversidad	19
3.3.1. Alteración del Hábitat	20
3.4. Efectos del Clima Sobre la Biodiversidad	20
3.5. Influencia del Cambio Climático en Anfibios	21
4. Metodología	22
4.1. Área de Estudio	22
4.2. Datos de Presencia	22
4.3. Escenarios Climáticos y Capas Ambientales	23

4.4. Construcción de Modelos.....	25
4.5. Selección de Modelos	26
5. Resultados.....	27
5.1. Datos de Presencia	27
5.2. Escenarios Climáticos y Capas Ambientales	30
5.3. Construcción y Evaluación del Modelo	31
5.3.1. Modelamiento y Evaluación del Modelo de la Distribución Actual de <i>D. Truncatus</i> a Partir de Variables Climáticas Promedio de 1970 al año 2000	31
5.3.2. Evaluación del Modelo Ajustado	36
5.3.3. Validación del Modelo Ajustado	37
5.3.4. Contribución de Variables Ambientales en el Modelo	38
5.4. Proyección de la Distribución de <i>D.truncatus</i> en Condiciones Climáticas del Holoceno Medio, Período Interglacial, (hace 6.000 años atrás).....	39
5.5. Proyección de la Distribución de <i>D.truncatus</i> en Condiciones Climáticas del Último Máximo Glacial (LGM), hace 21.000 años Atrás.....	41
5.6. Cambios en la Distribución de <i>Dendrobates Truncatus</i> Durante Periodos Glaciares e Interglaciares.....	43
6. Discusión	45
6.1. Construcción del Modelo de Nicho con Variables del Presente	45
6.2. Evaluación de Cambios en la Distribución de <i>Dendrobates truncatus</i> en el Holoceno Medio y para el Último Máximo Glacial	46
6.3. Evaluación del Modelo	47

6.4. Uso de Modelos de Nicho para Identificación de Zonas para la Conservación y su Comparación con Modelos de Distribución Espacial o SDM	48
7. Referencias Bibliográficas.....	51

Lista de Tablas

	Pág.
Tabla 1. <i>Valores de Umbral, Sensibilidad y Especificidad del Modelo</i>	37
Tabla 2. <i>Validación cruzada (K-fold)</i>	38
Tabla 3. <i>Validación Cruzada (g-fold)</i>	38
Tabla 4. <i>Contribución de las Variables Climáticas al Modelo</i>	39

Lista de Figuras

	Pág.
Figura 1. <i>Mapa de Distribución de Dendrobates Truncatus</i>	18
Figura 2. <i>Histograma de los 61 Registros de distribución geográfica de D. truncatus filtrados por año, tipo de colecta y coordenadas confirmadas (A). Mapa de los 61 registros de distribución geográfica de D. truncatus filtrados por año, tipo de colecta y coordenadas confirmadas (B).</i> .	27
Figura 3. <i>Ecorregiones Presentes en el Área de Estudio</i>	29
Figura 4. <i>Diagrama de Correlación entre Variables Ambientales de WorldClim</i>	30
Figura 5. <i>Modelo de nicho de D. truncatus utilizando datos de fondo aleatorios (A) y dirigidos hacia regiones con reporte de presencia de otras especies del genero Dendrobastes (B). MAP representa a la precipitación promedio anual, MAT representa a la temperatura promedio anual</i>	31
Figura 6. <i>Evaluación de la Curva de Ajuste Cuadrático Completa y Bisagra Hinge para Cada Predictor (A) y su Efecto en la Distribución de D. Truncatus en el Modelo de nicho (B)</i>	33
Figura 7. <i>Evaluación de Ajuste y Regularización de los Parámetros Beta y Theta (A) y su Efecto en la Distribución de D. Truncatus en el Modelo de Nicho (B)</i>	34
Figura 8. <i>Modelo de Nicho Ajustado (1970-2000)- con Regularización Beta/Theta de D. Truncatus</i>	35
Figura 9. <i>Modelo Ajustado con Proyección al Holoceno medio, Periodo Interglacial (A) y Mapa MESS (B)</i>	40
Figura 10. <i>Modelo Ajustado con Proyección al Último Máximo Glacial, Periodo Glacial (A) y Mapa MESS (B)</i>	41

Lista de Apéndices

Los apéndices están adjuntos y puede visualizarlos en la base de datos de la biblioteca UIS

Resumen

Título: Caracterización de la distribución histórica y actual de la rana flecha venenosa *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861) (ANURA: DENDROBATIDAE) por medio de modelamiento de nicho.^{1*}

Autor: Kevin Daniel Meza Avendaño^{2*}

Palabras Clave: Biodiversidad, Cambio climático, Holoceno medio, Último Máximo Glacial, Zonas de estabilidad.

Descripción: El cambio climático es un fenómeno global que afecta de manera significativa la distribución geográfica de las especies en el planeta. Con el propósito de caracterizar el cambio en la distribución de las especies en escenarios climáticos históricos, la modelación de nichos es una herramienta que permite comprender la distribución presente, histórica y futura de las especies, con aplicaciones en biogeografía, conservación y evolución. Los anfibios son grupos especialmente sensibles a las variaciones climáticas, por lo que establecer estrategias para su conservación es prioritario. En esta investigación se generaron modelos de nicho en diferentes condiciones climáticas para la rana flecha venenosa *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861), una especie endémica para Colombia, con el fin de contribuir en la determinación de zonas prioritarias para la conservación de esta especie. Se obtuvieron el modelo de nicho en condiciones climáticas actuales (1970-2000) y sus proyecciones a los escenarios históricos del holoceno medio (hace 6000 años aproximadamente) y el Último Máximo Glacial (hace 21000 años aproximadamente), resultados que permitieron determinar las zonas climáticamente estables al comparar las proyecciones históricas con el modelo actual generado, llevando a la conclusión de que han ocurrido eventos de expansión tanto como de contracción en la distribución potencial de la especie en estudio a lo largo de los diferentes escenarios climáticos proyectados en el estudio.

^{1*} Trabajo de Grado

^{2**} Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Programa académico: Biología. Director: Sergio Andres Marchant Rojas. Ph.D.

Abstract

Title: Characterization of the historical and current distribution of the poison arrow frog *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861) (ANURA: DENDROBATIDAE) through niche modeling.^{3*}

Author(s): Kevin Daniel Meza Avendaño⁴

Key Words: Biodiversity, Climate change, Last Glacial Maximum, Middle Holocene, Stability zones.

Description: Climate change is a global phenomenon that significantly affects the geographic distribution of species on the planet. In order to characterize the change in the distribution of species in historical climate scenarios, niche modeling is a tool that allows us to understand the present, historical and future distribution of species, with applications in biogeography, conservation and evolution. Amphibians are especially sensitive to climatic variations, so establishing strategies for their conservation is a priority. In this research, niche models were generated in different climatic conditions for the poison arrow frog *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861), a species endemic to Colombia, in order to contribute to the determination of priority areas for the conservation of this species. The niche model was obtained under current climatic conditions (1970-2000) and its projections to the historical scenarios of the middle Holocene (approximately 6000 years ago) and the Last Glacial Maximum (approximately 21000 years ago), results that allowed determining the climatically stable zones when comparing the historical projections with the current model generated, leading to the conclusion that there have been expansion and contraction events in the potential distribution of the species under study throughout the different climatic scenarios projected in the study.

^{3*} Degree work

⁴ Science faculty. School of Biology. Director: Sergio Andres Marchant Rojas. PhD

Introducción

El cambio climático global afecta la distribución de las especies, ampliando o disminuyendo los rangos geográficos de estas y cambiando sus rangos altitudinales, impactando su ecología y en ocasiones, alterando aspectos importantes de su historia de vida (Pacifci, 2017; Paz *et al.*, 2019). El estudio de la variación en la distribución de las especies en periodos históricos permite establecer la relación existente entre variables climáticas y la historia demográfica de una especie (Soley-Guardia *et al.*, 2019). Por ejemplo, las condiciones ambientales observadas durante el último máximo glacial (LGM, por sus siglas en inglés), asociadas a la disminución de la temperatura y el cambio en el régimen de precipitaciones, conllevaron a que diversas especies migraran a regiones en donde las condiciones climáticas fueran más adecuadas para su supervivencia; de igual manera, estudios paleo-ecológicos en el neotrópico, identificaron que las condiciones climáticas durante el LGM eran más secas y frías, generando la contracción en los rangos de distribución en muchas especies y disminuyendo su rango de acción, haciendo que su distribución cada vez sea más específica (Guevara, 2020).

El cambio climático acelerado por efectos antrópicos afecta a la biodiversidad de manera importante. Entre las consecuencias del cambio climático se encuentran la pérdida o disminución drástica de la vegetación, períodos más intensos de inviernos y sequías, desequilibrios en la red trófica, agotamiento de los recursos naturales, adaptación y naturalización de algunas especies que se convierten en invasoras; cuya acción en conjunto no permiten que las acciones de adaptabilidad de los ecosistemas funcionen adecuadamente (Serreze, 2010). El estudio de la variación en los rangos de distribución producto del cambio climático es importante porque permite comprender la capacidad de las especies a tolerar tales cambios climáticos en su entorno (Jezkova *et al.*, 2011).

Dendrobates truncatus (ANURA: DENDROBATIDAE, Cope 1865) es una especie endémica de Colombia que es ideal para el estudio del efecto del cambio climático en anfibios que viven en un gradiente altitudinal. A diferencia de otras especies que componen este género, *D. truncatus*, tiene un amplio rango de distribución geográfica y altitudinal, pudiéndose encontrar entre los 0 y los 1800 msnm en las tres vertientes de la cordillera de los Andes (Acosta-Galvis *et al.*, 2019), abarcando regiones degradadas y/o fragmentadas.

Las principales amenazas derivadas del cambio climático para los anfibios son los cambios extremos en las temporadas de sequía, cambios en los patrones de precipitación y la pérdida de neblina, estos factores afectan el estado de los cuerpos de agua y a su vez a los organismos asociados, entre estos, anuros en sus diferentes estadios, volviéndolos más propensos a infecciones a causa de hongos y causando mortalidad (Pounds, 2001). Además del cambio climático, existen otros factores que afectan las dinámicas poblacionales en los anfibios, un claro ejemplo pueden ser las enfermedades infecciosas generadas por hongos, específicamente la quitridiomycosis, considerada una de las mayores causas de la pérdida de diversidad de anfibios, causada por *Batrachochytrium dendrobatidis*, hongo degradador de queratina que se asocia a la epidermis del organismo produciendo la pérdida del estrato córneo y en la mayoría de los casos generando la muerte de los individuos infectados (Velásquez *et al.*, 2008). En Colombia, donde los ecosistemas naturales se encuentran fragmentados es posible que en escenarios de cambio climático las especies de anfibios con mayor capacidad de dispersión y adaptación, amplíen su rango de distribución geográfica cambiando la dinámica de los ecosistemas; mientras que en los páramos colombianos, son notables las consecuencias del aumento de 1 °C por década, lo que ocasiona una disminución progresiva de la vegetación y por ende del área del ecosistema hasta su desaparición, estos mismos cambios tendrían repercusiones en los bosques andinos, los cuales llegarían a

convertirse en bosques secos ocasionando transformaciones drásticas en su flora y fauna (Urbina, 2011).

Dendrobates truncatus (ANURA: DENDROBATIDAE, Cope 1865) es una especie endémica de Colombia que es ideal para el estudio del efecto del cambio climático en anfibios que viven en un gradiente altitudinal. A diferencia de otras especies que componen este género, *D. truncatus*, tiene un amplio rango de distribución geográfica y altitudinal, pudiéndose encontrar entre los 0 y los 1800 msnm en las tres vertientes de la cordillera de los Andes (Acosta-Galvis *et al.*, 2019), abarcando regiones degradadas y/o fragmentadas.

Aunque el estado de conservación de *Dendrobates truncatus* es de preocupación menor (LC) (IUCN, 2018) y ha sido objeto de estudio recientemente, empleando modelación de distribución espacial (Balaguera *et al.*, 2019), la distribución histórica de *Dendrobates truncatus* durante el último máximo glacial y el Holoceno medio es desconocida, por lo tanto, este estudio busca caracterizar regiones climáticamente estables en el rango de distribución de *Dendrobates truncatus* como estrategia para comprender de mejor manera el efecto de cambio climático en especies de anfibios que viven en un gradiente altitudinal, lo que permitirá ayudar al desarrollo de estrategias para la conservación para esta especie.

Pregunta de Investigación

Con base en lo mencionado anteriormente, se plantea la siguiente pregunta de investigación: ¿Cómo ha cambiado la distribución de *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861) en periodos glaciales e interglaciales?

1. Objetivos

1.1. Objetivo General

Caracterizar los cambios históricos en la distribución de la rana flecha venenosa *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861) por medio de modelamiento de nicho.

1.2. Objetivos Específicos

Modelar la distribución actual de la rana flecha venenosa *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861).

Proyectar la distribución histórica de la rana flecha venenosa *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861) durante el holoceno medio y el Último Máximo Glacial.

Hipótesis de Estudio

La distribución geográfica de *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861) presentará eventos de expansión y/o contracción del rango de distribución de la especie en periodos interglaciales y glaciales, respectivamente.

2. Justificación

Conocer el efecto del cambio climático en la distribución de la rana flecha venenosa *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861) permitirá proyectar los cambios en la distribución geográfica en la especie. La reconstrucción de la distribución histórica durante los periodos LGM e interglaciares, contribuirá en la determinación de zonas climáticamente estables e inestables disponibles para las especies en el pasado y presente. Esto será útil para la delimitación de áreas prioritarias para la conservación de esta especie endémica para Colombia, y aportará evidencia

adicional frente al rol del clima en el proceso de historia demográfica y potencial especiación del grupo en la Cordillera de Los Andes.

3. Marco Teórico

3.1. Modelamiento de Nicho

El modelamiento de nicho se lleva a cabo relacionando los datos de los puntos de presencia de las especies con conjuntos de datos que representan el ámbito ecológico de las especies, como lo son las dimensiones climáticas, topográficas, edáficas entre otras. Estas variables actúan como predictoras de la distribución, es decir, a partir de combinaciones de las variables ambientales más estrechamente asociadas con la presencia geográfica registrada de las especies, es posible identificar, representar y proyectar la distribución geográfica y las regiones idóneas para las especies (Soberon *et al.*, 2005).

Los modelos de nicho poseen aplicaciones en áreas del conocimiento como biogeografía, conservación y evolución (Illoldi, 2008). Estudios de modelamiento han permitido entender y explicar la manera en la que desde hace 40 millones de años se han diversificado diferentes clados en las regiones tropicales, de igual forma se ha planteado que la mayoría de especies en los trópicos no se dispersa a regiones más templadas porque no cuentan con las adaptaciones ecológicas y fisiológicas necesarias para sobrevivir en los nuevos ambientes (Agudelo *et al.*, 2019). Entre las aplicaciones del modelamiento de nicho se encuentran el estudio de mecanismos como especiación, extinción, la predicción de los efectos del cambio climático, y el estudio de las consecuencias de la actividad antropogénica en ecosistemas de una especie en particular (Guisan, 2005).

3.1.1. Modelamiento de Nicho en Anuros

En anuros, el modelamiento de nicho ha permitido describir patrones de diversidad, distribución, dispersión y extinción de especies (Graham, 2004). Estudios recientes muestran que existe una asociación entre patrones de distribución y de riqueza de especies con factores bióticos y abióticos que existían en el momento de la colonización del hábitat (Graham, 2006). Las distribuciones históricas y las potenciales de especies de anuros andinos que se generan a partir de estas, han permitido explicar la radiación adaptativa de los taxones hacia ciertos tipos de biomas con condiciones de temperatura, humedad y precipitación específicas, mostrando que han pasado ciclos tanto de contracción como de expansión geográfica, estas fluctuaciones pudieron incrementar las posibilidades de especiación por vicarianza (Navas, 2006).

3.1.2. Historia Natural de *Dendrobates Truncatus*

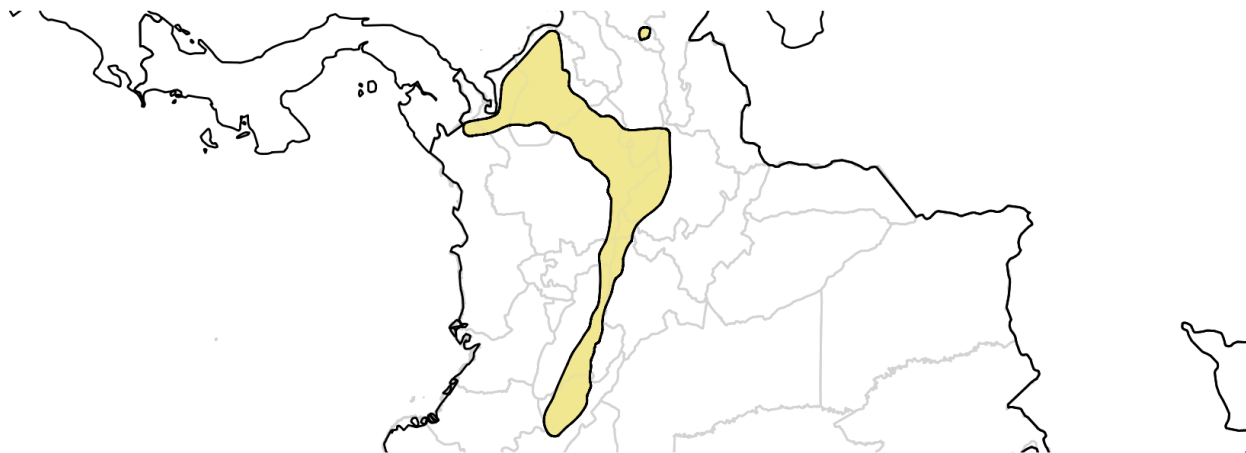
Dendrobates truncatus es una especie endémica de Colombia y se distribuye en 13 de los 32 departamentos del país, pudiéndose encontrar entre los 0 y los 1800 msnm (Acosta-Galvis, 2019). Conocida como rana venenosa de rayas amarillas, presenta coloración aposemática como estrategia para alejar a sus depredadores, como es común en los demás miembros de la familia Dendrobatidae (Cope 1865). El veneno consiste en distintos tipos de alcaloides que se pueden encontrar en su piel, los cuales son obtenidos de la dieta (Saporito *et al.*, 2004). Es una especie diurna, habitualmente encontrada en la hojarasca, debajo de troncos caídos o piedras; produce huevos que son depositados en el medio terrestre y al emerger los renacuajos, son cargados por los adultos hasta un charco temporal, bromelia u otro cuerpo de agua (Cope, 1861). Este anuro es capaz de tolerar un alto grado de intervención en su hábitat y su dieta se compone principalmente de hormigas y otros himenópteros (Posso *et al.*, 2018).

3.2. Distribución Actual de la Rana Flecha Venenosa

Actualmente el hábitat de la rana punta de flecha está ubicado en zonas húmedas, en lugares caracterizados por un espeso follaje de flora tropical. Los lugares perfectos para su desarrollo son los departamentos de Antioquia, Bolívar, Boyacá, Córdoba, Santander, Tolima, Cundinamarca y Sucre en Colombia. La distribución de *Dendrobates truncatus* incluye los bosques húmedos tropicales, bosques sub andinos y los parques secos del valle de Magdalena y región Caribe. La mayor población de ranas punta de flecha se encuentra en las islas forestales, en donde existen parcelas de vegetación que se encuentran separadas por mesetas secas y altas lo que hace que cada población adquiera características diferentes (Acosta-Galvis, 2019).

Figura 1.

Mapa de Distribución de *Dendrobates Truncatus*



Nota: Distribución de la rana flecha venenosa *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861, “1860”) de acuerdo a IUCN (por sus siglas en inglés, Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza), Conservation International & NatureServe. 2018. Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN. Versión 2022-1.

3.2.1. Comportamiento en su Hábitat

El comportamiento dentro de su hábitat se caracteriza por la sociabilidad entre sí, durante el día forman grupos o parejas para sentirse seguras. Aunque la rana punta de flecha tiende por naturaleza a mantenerse lo más cerca posible del suelo y zonas seguras, también es común verlas usando sus fornidas extremidades para alcanzar ramas altas. El alcance de su salto puede llegar a alcanzar hasta los 2.13 metros de altura. Su alimentación se basa en el consumo de insectos tales como hormigas, moscas, orugas y gusanos (Acosta-Galvis, 2019). Aunque se caracteriza por ser mayormente insectívora, ocasionalmente se alimenta también de artrópodos que no son insectos y en periodo de cautividad opta por colémbolos y pequeños grillos. El nivel correcto de oxígeno y la alta calidad del agua interviene notablemente en la vida del anfibio. Al vivir en ambientes húmedos y rodeados por grandes cuerpos de agua, *D. truncatus* posee ciertos niveles de tolerancia en cuanto a la calidad del ambiente y del agua en su ecosistema (Balaguera *et al.*, 2019).

3.2.2. Distribución Histórica

Las ranas punta de flecha fueron las primeras especies de rana venenosa encontradas por los europeos en el continente americano y se ubicaban principalmente en la zona central y sur de América. Aunque *Dendrobates truncatus* actualmente no se encuentra en peligro de extinción (IUCN, 2018), su presencia ha disminuido notablemente al enfrentarse a la tala de árboles, desaparición de ecosistemas y el cambio climático (Acosta-Galvis, 2019).

3.3. Factores Determinantes de la Conservación y Pérdida de Biodiversidad

Un factor determinante es cualquier factor natural o antrópico que causa, directa o indirectamente, un cambio en un ecosistema o en la biodiversidad. Aquellos que influyen de forma explícita son factores determinantes directos. Entre ellos se encuentran los cambios en el uso del suelo, el cambio climático, la presencia de especies invasoras, la sobreexplotación de los recursos

naturales y la contaminación. Los determinantes indirectos operan de manera difusa, afectando a uno o varios determinantes. Entre los factores indirectos que inciden sobre la biodiversidad están los cambios en las poblaciones humanas, el nivel de ingresos y estilo de vida, los cambios en la actividad económica, los cambios demográficos, socio-políticos, culturales y religiosos; y el cambio científico y tecnológico. Los factores que determinan un cambio en la biodiversidad dependen de varios aspectos espaciales y temporales. Cualquier cambio en un ecosistema es determinado por varias acciones realizadas en determinados tiempos (MEA, 2005).

3.3.1. Alteración del Hábitat

La fragmentación es una de las formas de alteración de los hábitats que conlleva impactos significativos sobre la biodiversidad. La fragmentación puede ser ocasionada por perturbaciones naturales (incendios, derrumbes, inundaciones etc.) o por intervenciones antrópicas. Entre estas últimas se destacan la deforestación y la desecación de humedales para ampliar la extensión de la frontera agrícola, y la construcción de carreteras. Los grandes ecosistemas y los que se encuentran cercanos a pequeños ecosistemas son los menos propensos a sufrir una fragmentación a diferencia de los pequeños ecosistemas que tienen más probabilidades de sufrir fragmentación. Esta fragmentación causa que los pequeños ecosistemas se vuelvan aún más vulnerables y en casos extremos conlleva hasta su extinción, razón por la cual cada vez desaparecen más hábitats (MEA, 2005).

3.4. Efectos del Clima Sobre la Biodiversidad

Entre la biodiversidad y el cambio climático existen varias interacciones. El cambio climático se constituye en una amenaza para los individuos, las especies y los ecosistemas y las afectaciones de la biodiversidad pueden alterar la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, y las interacciones de estos con los ciclos biológicos, geoquímicos e hidrológicos. La pérdida de

especies y el deterioro de los ecosistemas pueden afectar los flujos de bienes y servicios que los ecosistemas proporcionan a la sociedad. Así, por ejemplo, la disminución de la cobertura boscosa puede llegar a generar una reducción de la precipitación a escala regional y local. Esto es particularmente importante en extensas regiones cubiertas de bosques como la cuenca Amazónica, en donde al menos el 50% de la precipitación tiene su origen en la evapotranspiración proveniente de la misma cuenca. En esta región, el impacto del cambio climático sobre los ecosistemas podría llevar a una reducción del 20% de la precipitación y a un aumento de 2°C de la temperatura de la superficie (IPCC, 2022).

3.5. Influencia del Cambio Climático en Anfibios

Los anfibios son una especie demasiado vulnerable en cuanto a las alteraciones climáticas ya que cada especie necesita condiciones muy específicas para sobrevivir y hasta para reproducirse. La variación en la temperatura global, en las precipitaciones y en el nivel de radiación ultravioleta a causa del cambio climático, podrá afectar negativamente a las poblaciones de anfibios en América; principalmente en Centro América (Corn, 2005).

La temperatura en los anfibios actúa como un factor de control para muchos procesos fisiológicos, incluyendo las tasas de consumo de oxígeno, la frecuencia cardíaca, la locomoción, el balance de agua y la digestión (Rome, Stevens & John-Alder, 1992). Debido a los altos niveles de temperatura, la fisiología de estos anuros puede resultar alterada exponiendo su supervivencia al verse afectados por las altas tasas de evaporación, la variación de las precipitaciones y de la humedad. Por otra parte, varios estudios han demostrado que la fenología reproductiva en algunas especies de anfibios se ve influenciada por los cambios climáticos (Tryjanowski, *et al.*, 2003). Lo quiere decir que los tiempos de reproducción pueden adelantarse o retrasarse ya sea por cortos o

largos periodos de tiempo. El cambio del nivel de humedad en algunas ocasiones provoca la reducción del rendimiento en su actividad y altera su comportamiento (Corn, 2005).

El impacto del cambio climático en la especie *Dendrobates truncatus* puede verse influido por condiciones directas como alteraciones fisiológicas, fenológicas, reproductivas y de comportamiento, o indirectas como disposición de alimentos y cambio de hábitat o ecosistema (Balaguera *et al.*, 2019).

En cuanto a impactos indirectos que afectan *D. truncatus*, se hace notoria la reducción en cuanto a la disposición de alimentos, adicionalmente, los cambios en tiempos reproductivos, pueden generar superposiciones temporales entre competidores, depredadores y presas, lo cual altera la estructura de las comunidades de anfibios, influyendo en su distribución geográfica ; en ciertas ocasiones, las ranas se ven obligadas a cambiar de hábitat por alteraciones en la humedad del suelo y en la vegetación, poniendo en peligro su reproducción y supervivencia (Lawler & Morin, 1993).

4. Metodología

4.1. Área de Estudio

Se tomaron en cuenta las áreas actuales de distribución de *D. truncatus* según la literatura por lo tanto el área de estudio corresponde a la región del Caribe Colombiana, el valle del río Magdalena, la porción occidental del Golfo de Urabá y las estribaciones de la Sierra Nevada de Santa Marta (Castro y Lynch 2004; Acosta-Galvis *et al.*, 2009).

4.2. Datos de Presencia

Los datos de presencia utilizados para la construcción de los modelos de nicho se obtuvieron a partir de registros de especímenes de *Dendrobates truncatus* presentes en las bases

de datos GBIF y Vertnet. Una revisión realizada en la base de datos GBIF permitió identificar 614 registros que cumplen con esos criterios. El detalle de los registros se indican a continuación: Colección de anfibios – Museo de Herpetología de la Universidad de Antioquia (287 registros), Colección de Anfibios del Museo de Historia Natural de la Pontificia Universidad Javeriana (65 registros), Colección Herpetológica (Anfibios) del Museo de Historia Natural de la Universidad Industrial de Santander (97 registros), ICN – Universidad Nacional de Colombia (49 registros), Colección de Anfibios del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (34 registros), Colección de Anfibios Museo de la Salle Bogotá (16 registros), Anfibios y Reptiles reportados en humedales del departamento de Córdoba (11 registros), NMNH – National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (11 registros), Anfibios y reptiles del municipio de Cimitarra, Santander – Proyecto Santander Bio (9 registros), Museo de Historia Natural Universidad de Caldas - Colección de Vertebrados e Invertebrados – Anfibios (8 registros). Las localidades de presencia se registraron utilizando un sistema de coordenadas único (datum: WGS 84).

4.3. Escenarios Climáticos y Capas Ambientales

Las 19 variables climáticas para la construcción de los modelos se descargaron de la base de datos WorldClim versión 1.4 y corresponden a las variables Bio 1 - Bio 19 (<https://www.worldclim.org/>—(Hijmans *et al.*, 2005). Los modelos y sus proyecciones se dividieron en condiciones climáticas actuales y escenarios climáticos históricos. Se utilizó un escenario histórico generado a partir de datos climáticos simulados utilizando modelos de circulación global (MCG). Este tipo de modelos emplea un algoritmo matemático para la circulación planetaria u oceánica general para extrapolar las condiciones climáticas y representan de manera adecuada las condiciones en los diferentes escenarios históricos (Cess, 1990; Wilby y

Wigley 1997). Las estimaciones o modelos climáticos se basan en interpolaciones de datos empíricos que representan el intervalo entre 1960 y 1990 (Hijmans *et al.*, 2005). La modelación de nicho histórica se realizó mediante la proyección de modelos entrenados en condiciones actuales (años 1970-2000 y proyectados en condiciones climáticas extrapoladas para el Holoceno Medio (hace ~ 6.000 años) y el Último Máximo Glacial (hace ~ 21.000 años). Tanto para el modelo actual como para sus proyecciones históricas, se utilizaron el mismo conjunto de variables bioclimáticas utilizadas para los escenarios actuales, representando tendencias anuales, estacionalidad y condiciones ambientales extremas, a fin de generar información climática biológicamente significativa (Hijmans *et al.*, 2005). Todos los escenarios fueron proyectados utilizando una resolución espacial de 2.5 minutos.

Las proyecciones climáticas históricas se construyeron utilizando el Modelo de Investigación Interdisciplinaria sobre el Modelo del Sistema Clima-Tierra (MIROC-ESM por sus siglas en inglés). El modelo MIROC-ESM incorpora información de las condiciones atmosféricas, terrestres, oceánicas y del hielo marino, así como posibles intercambios entre estos parámetros, incluyendo además datos sobre biogeoquímica oceánica y terrestre, así como química atmosférica y de aerosoles (Watanabe *et al.*, 2011). Los estudios de las tendencias de precipitación en América del Sur basados en este modelo han mostrado una correspondencia relativamente buena con los datos de precipitación basados en satélites, particularmente a grandes escalas espaciales y en ambientes tropicales (Boulangier *et al.*, 2007).

Para reducir la multi-colinealidad entre las variables en cada modelo, se calcularon los coeficientes de correlación de Spearman (r) utilizando los datos extraídos de los registros de ocurrencia. Se buscaron las correlaciones entre las variables ambientales, seleccionando las variables biológicamente más relevantes para la especie. Las variables ambientales se consideraron

altamente correlacionadas si $r > 0.7$, cuanto más cerca se encuentren estos valores al 1 quiere decir que están más correlacionados; Los análisis de correlación fueron complementados utilizando el paquete Hmisc (R Development Core Team 2016). Para definir los datos de ausencia o fondo de los modelos, se seleccionó una región equivalente a áreas de dispersión accesibles del diagrama BAM de Soberón y Peterson (2005). Esta región fue utilizada para evitar incluir en el modelo áreas que carecen de registros de ocurrencia por limitaciones de dispersión o la incapacidad para atravesar hábitats inhóspitos (Barve *et al.*, 2011).

4.4. Construcción de Modelos

Utilizando MaxEnt versión 3.4.1, se construyeron un total de 8 modelos de nicho ecológicos, de los cuales se escogió 1, el modelo ajustado con regularización betha/ theta, del cual se mostrará su respectiva evaluación en los resultados. MaxEnt es un método de presencia/fondo ampliamente utilizado con base en el principio de máxima entropía. Este método estima la distribución geográfica potencial de una especie cuando encuentra la distribución más cercana a la uniforme (Phillips *et al.*, 2006) con el requisito de que el valor esperado de cada característica (o función simple derivada de variables ambientales) coincida con el promedio empírico (Phillips y Dudík 2008). Se utilizaron los siguientes parámetros para los modelos: formato de salida logística, 75% de los registros utilizados como datos de entrenamiento (y 25% para pruebas), máximo 500 iteraciones, 10 réplicas, 10.000 puntos de fondo (Renner y Warton 2013) y un protocolo de semillas aleatorias.

Los mapas se realizaron en R utilizando los valores medianos de los umbrales proporcionados por MaxEnt. Las contribuciones proporcionales (%) de cada variable ambiental a cada modelo se analizaron mediante remuestreos Jackknife. Los parámetros de los modelos como clases de entidad y su regularización, se definieron explorando diferentes valores para los

multiplicadores beta (0,5 a 4.0) con el uso del paquete de construcción de modelos ENMeval implementado en R (Muscarella *et al.*, 2014), junto con la métrica MESS con el fin de prevenir la sobre interpretación en los resultados del modelo.

4.5. Selección de Modelos

Se evaluaron modelos de nicho ecológico producidos utilizando tres criterios: la tasa promedio de omisión (OR, por sus siglas en inglés; la proporción de localidades fuera de la predicción); el Criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc, por sus siglas en inglés — Phillips *et al.*, 2006; Muscarella *et al.*, 2014) y el área bajo la curva ,AUC por sus siglas en inglés (Hanley & McNeil 1982), AUC representa la probabilidad de que un sitio de presencia elegido al azar tenga un valor predicho más alto que un sitio de ausencia/fondo elegido al azar , de esta forma indica que tanto diferencia el modelo entre presencias y ausencias. AUC se utiliza como medida del rendimiento del modelo; valores de AUC entre 0 y 0,5 indican que el modelo tiene menor rendimiento que el aleatorio, mientras que un valor de AUC = 0.5 quiere decir que el modelo no tiene ni menor ni mayor rendimiento que el aleatorio, finalmente, un valor de AUC entre 0,5 y 1 indica que el modelo tiene un rendimiento mayor que el aleatorio. Se realizaron las pruebas de validación cruzada k-fold y g-fold (Mosteller & Tukey, 1968) (Tablas 2 y 3) para validar el modelo. La prueba de k-fold se considera la medida más confiable porque usa un subgrupo de datos de prueba que divide en conjuntos que son utilizados de forma independiente para entrenar y probar el modelo. El conteo de píxeles para la estimación del área potencial de distribución se realizó con Arcgis Pro versión 2.5 (Esri Inc, 2020).

5. Resultados

En las bases de datos Gbif y Vernet, se encontraron 735 registros de distribución de la especie entre los años 1940-2020. Al mantener solamente aquellos registros que tienen evidencia física quedaron 546 registros, luego de remover registros con incertidumbre de longitud y latitud o con incertidumbre de coordenadas mayor a 5000 m y de filtrar para mantener solamente registros datados entre los años 1970-2000, periodo en el cual los datos ambientales de WorldClim fueron desarrollados, quedaron 61 registros.

Las figuras del modelo y sus proyecciones a los escenarios históricos corresponden al mapa del área de estudio mencionada en la metodología, también incluyen el polígono que corresponde al rango de distribución de *Dendrobates truncatus* de acuerdo a IUCN.

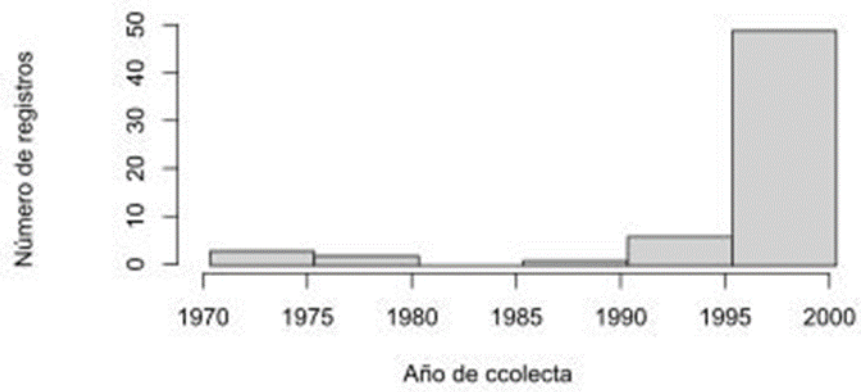
5.1. Datos de Presencia

Figura 2.

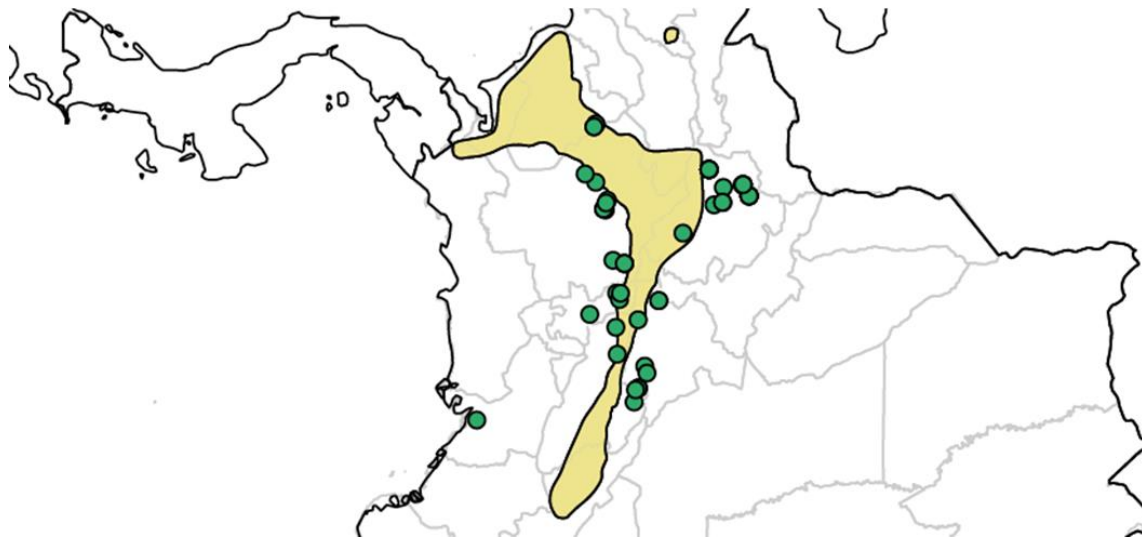
Histograma de los 61 Registros de distribución geográfica de D. truncatus filtrados por año, tipo de colecta y coordenadas confirmadas (A). Mapa de los 61 registros de distribución geográfica de D. truncatus filtrados por año, tipo de colecta y coordenadas confirmadas (B).

A

Registros preservados 1970/2000- Con coordenadas



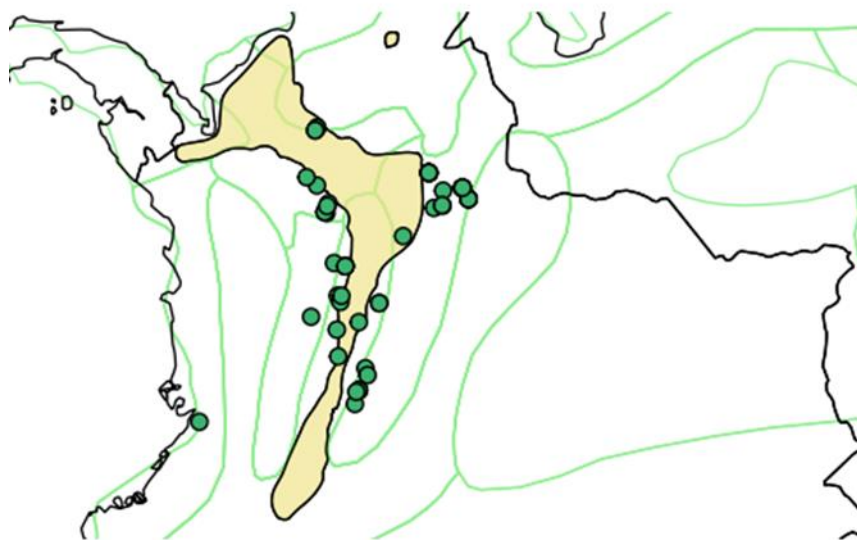
B



Se muestran en el mapa de la Figura 2-B los 61 registros con evidencia física hasta el año 2000 y que no tienen incertidumbre de coordenadas. El polígono de color amarillo corresponde al rango de distribución de *Dendrobates truncatus* de acuerdo a IUCN, es decir corresponde al área de estudio.

Figura 3.

Ecorregiones Presentes en el Área de Estudio



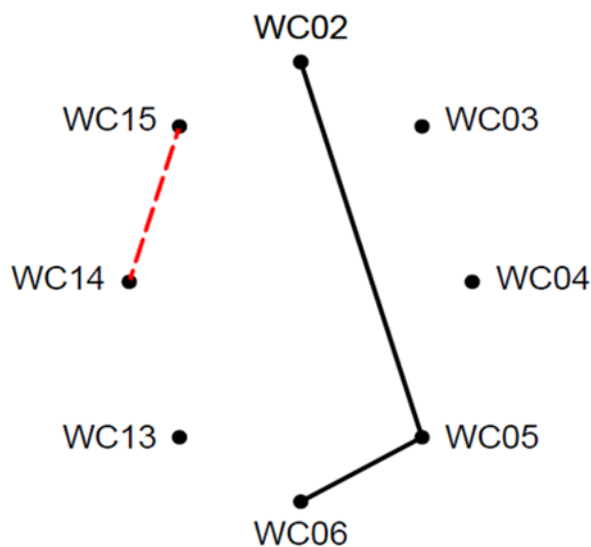
En la Figura 3 se presentan las ecorregiones incluidas en el área de estudio (líneas de color verde) a partir de la clasificación de Ecoregiones de los Continentes (USDA). Con el propósito de restringir el área de modelación, el área de estudio se delimitó a las ecorregiones que contenían o que fueran adyacentes a al menos un registro de la especie, por medio del paquete rgdal en R y las ecorregiones descargadas (Bivand *et al.*, 2014). El polígono amarillo representa el rango de distribución de la especie de acuerdo a IUCN, y los puntos de color verde representan los registros de presencia de *D. truncatus* luego del proceso de curación y filtrado.

5.2. Escenarios Climáticos y Capas Ambientales

De las 19 variables bioclimáticas de WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005), se pre-seleccionaron como capas candidatas para la modelación a Bio 02, Bio 03, Bio 04 , Bio 05, Bio 06, Bio 13, Bio 14, Bio 15 porque corresponden a variables que resumen en mejor medida la variación o resumen de las variaciones de precipitación y temperatura, y que explican de mejor manera la biología de la especie, y su respuesta a los cambios de estas variables en el ambiente.

Figura 4.

Diagrama de Correlación entre Variables Ambientales de WorldClim



Para evitar sobre-parametrizar el modelo de nicho, se removieron aquellas capas altamente correlacionadas. En la Figura 4 se muestra la correlación de las variables pre-seleccionadas, las líneas negras unen las variables que están altamente correlacionadas positivamente ($>0,7$) y las líneas rojas las que están correlacionadas de manera negativa ($> -0,7$), de esta manera se seleccionaron las variables Bio 02 (Rango medio diario de temperatura), Bio 03 (Isotermalidad), Bio 04 (Estacionalidad de la temperatura), Bio 13 ((Precipitación del mes más húmedo) y Bio 15

(Estacionalidad de la precipitación). La elección de variables ambientales teniendo en cuenta sólo aquellas variables que tenían mayor relación con la fisiología de la especie generó un modelo de nicho más acorde a la distribución de la especie, principalmente en el rango norte de la distribución de *D. truncatus*.

5.3. Construcción y Evaluación del Modelo

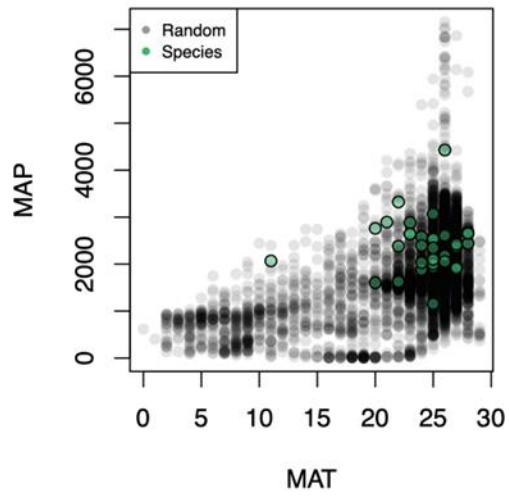
5.3.1. Modelamiento y Evaluación del Modelo de la Distribución Actual de D. Truncatus a Partir de Variables Climáticas Promedio de 1970 al año 2000

La construcción del modelo de nicho se realizó evaluando el efecto del sesgo producido en la región de origen de los datos de fondo o puntos de ausencia. Para ello se construyó un modelo utilizando datos de fondo aleatorios y datos de fondo dirigidos hacia regiones que contaban con reportes de otras especies congénéricas. El mejor desempeño, medido como la similitud del rango de distribución de la especie frente al modelo de nicho, se obtuvo empleando datos de fondo provenientes de regiones dirigidas (Figura 5).

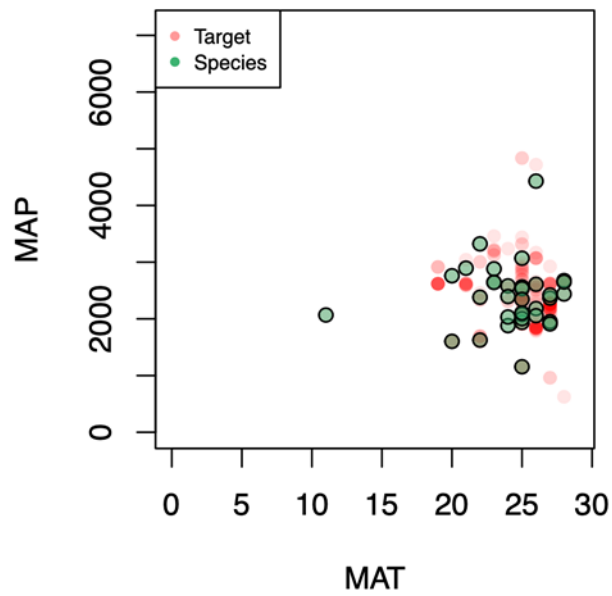
Figura 5.

Modelo de nicho de D. truncatus utilizando datos de fondo aleatorios (A) y dirigidos hacia regiones con reporte de presencia de otras especies del genero Dendrobates (B). MAP representa a la precipitación promedio anual, MAT representa a la temperatura promedio anual

A



B



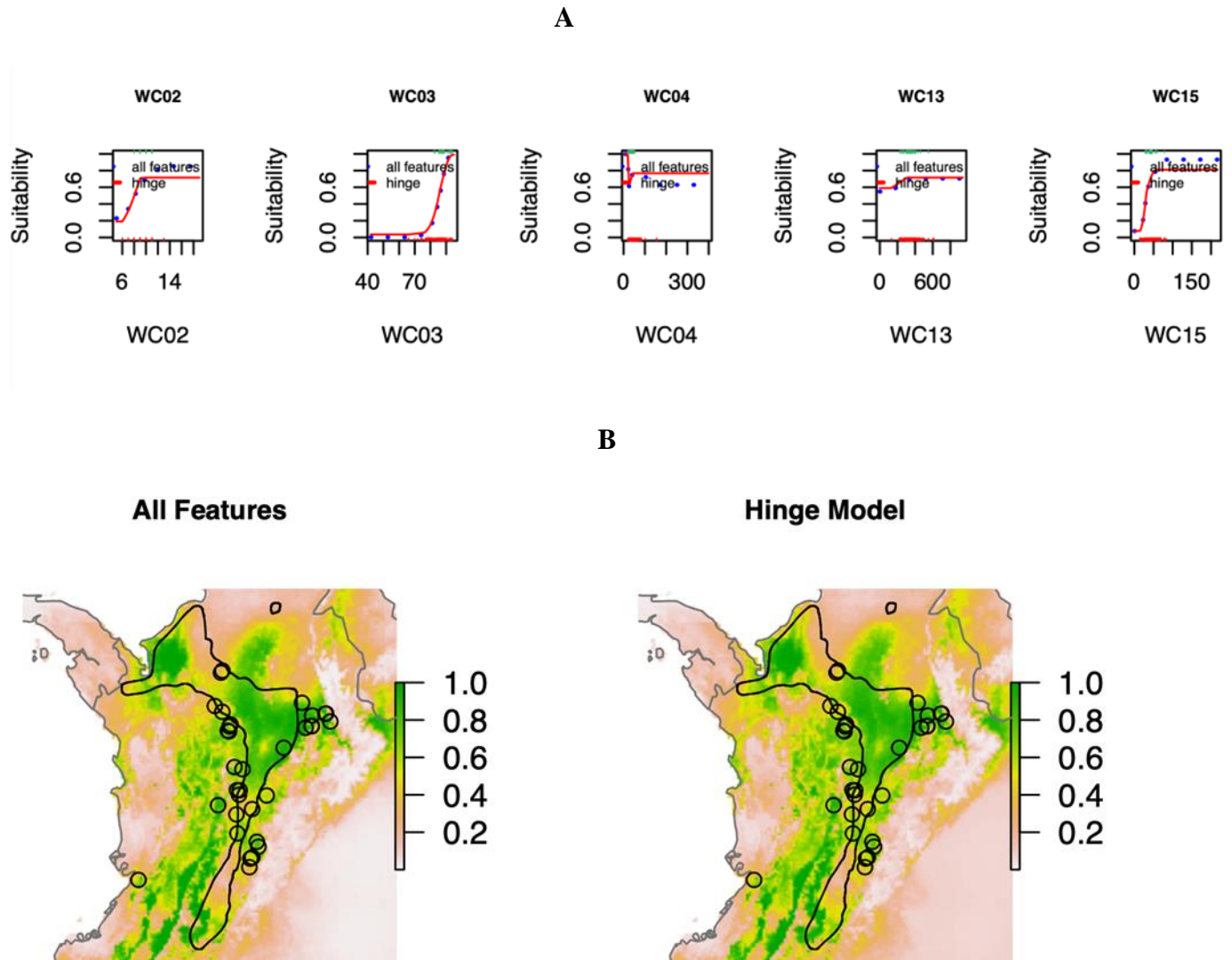
El efecto de la función de respuesta para cada predictor se evaluó mediante la creación de curvas de respuesta de los predictores utilizando un modelo cuadrático completo frente a un modelo bisagra o hinge (Figura 6); esto define la idoneidad ambiental relacionada esa variable en

particular. La alfombra roja en la parte inferior muestra la distribución de los sitios de fondo objetivo mientras que la alfombra verde en la parte superior los sitios de presencia.

Figura 6.

Evaluación de la Curva de Ajuste Cuadrático Completa y Bisagra Hinge para Cada Predictor

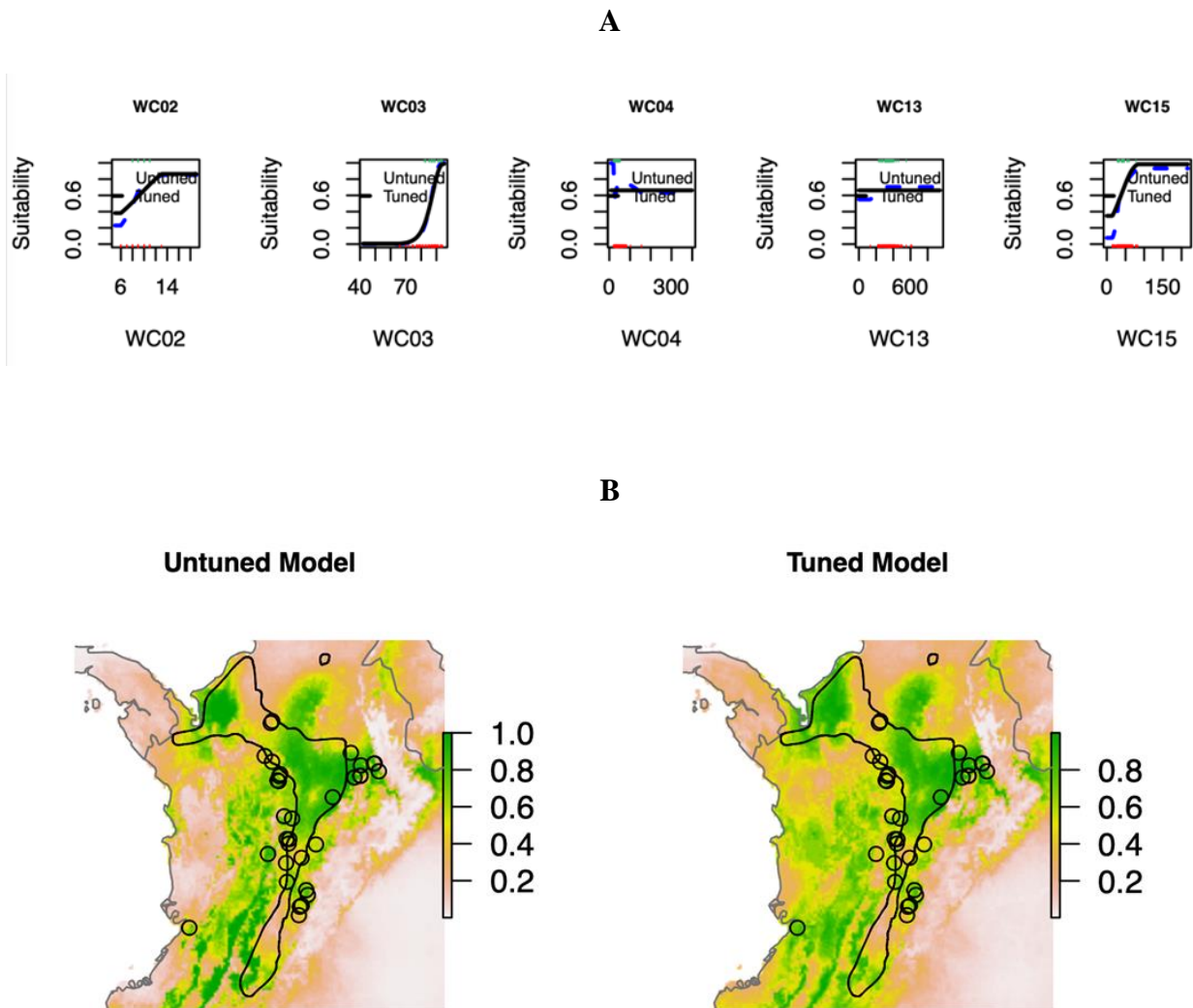
(A) y su Efecto en la Distribución de D. Truncatus en el Modelo de nicho (B)



Finalmente, se muestran los resultados después del proceso de regularización de los parámetros Beta/Theta de estas funciones, en las curvas de respuesta se puede ver que la regularización evita que el modelo generado por MaxEnt se ajuste de manera sobredimensionada a los datos y lograr así un ajuste de forma aproximada. (Figura 7) , El modelo final escogido corresponde a la Figura 8.

Figura 7.

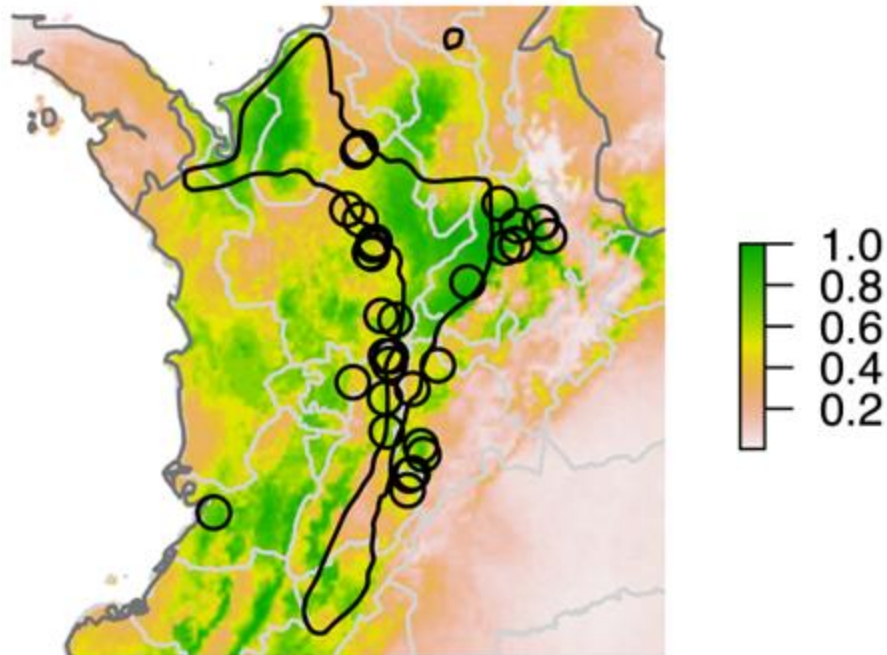
Evaluación de Ajuste y Regularización de los Parámetros Beta y Theta (A) y su Efecto en la Distribución de D. Truncatus en el Modelo de Nicho (B)



El modelo ajustado se presenta en la Figura 8 ; después del conteo de píxeles se estimó que el área idónea para la distribución actual de la especie cuenta con 540195 Km². El modelo muestra la mayor idoneidad (color verde) principalmente en la región del valle del río Magdalena y la porción occidental del Golfo de Urabá; específicamente en bosques húmedos tropicales, bosques pluviales tropicales, bosques húmedos subtropicales y bosques secos subtropicales, en departamentos como: Antioquia, Santander, Tolima , Bolívar y Norte de Santander, Valle del Cauca, Córdoba , Huila , Cundinamarca, Cesar, Caldas , Cauca, Magdalena , Nariño , Boyacá , Sucre , Atlántico, Chocó, Risaralda y Caquetá. Todos los puntos de los registros actuales concuerdan con las potenciales áreas de distribución proyectadas, incluyendo uno de los registros descargados para usar el modelo y que corresponden a los datos de distribución actuales muestra un punto de ocurrencia en el Valle del cauca, lugar donde no se tiene evidencia de que esté presente la especie según la literatura,a pesar de esto, el modelo indica una alta probabilidad de que la especie se encuentre distribuida en este departamento.

Figura 8.

Modelo de Nicho Ajustado (1970-2000)- con Regularización Beta/Theta de D. Truncatus



5.3.2. Evaluación del Modelo Ajustado

El modelo construido presentó un desempeño adecuado con un valor de AUC de 0.922, con una tasa de verdaderos positivos y verdaderos negativos combinada de 0.38, y un valor de CBI de 0.578.

El modelo ajustado con regularización Beta/theta correspondiente a la Figura 9 con valor de AUC de 0.922 indica un rendimiento mucho mejor que un modelo de predicción aleatorio. Los valores de umbral, sensibilidad y especificidad se presentan en la Tabla 1.

Tabla 1.*Valores de Umbral, Sensibilidad y Especificidad del Modelo*

Parámetros	Mínimo	Sensibilidad y especificidad	Máximo
Umbral	0.39	0.46	0.38
Sensibilidad	1	0.85	1
Especificidad	0.82	0.86	0.82

El índice de Boyce Continuo (CBI por sus siglas en inglés) sólo requiere presencias y mide cuánto difieren las predicciones del modelo de la distribución aleatoria de las presencias observadas en los gradientes de predicción. Un valor positivo como el del modelo 0,577 indica un modelo cuyas predicciones actuales son coherentes con la distribución de presencias en el conjunto de datos de evaluación.

5.3.3. Validación del Modelo Ajustado

La prueba de validación k-fold arrojó valores de AUC entre 0.87 y 0.95 con una media de 0,91 y valores de CBI entre 0.53 y 0.92 con una media de 0.69. La validación utilizando g-fold arrojó valores de AUC en 0.5 y 0.92 y CBI de 0.55 y 0.87. Estos valores proporcionan soporte al modelo y por lo tanto sugieren que es un modelo robusto.

Tabla 2.*Validación cruzada (K-fold)*

	K-fold	AUC	Valor CBI
#1		0.91	0.7
#2		0.95	0.75
#3		0.93	0.92
#4		0.92	0.53
#5		0.87	0.54
promedio		0.91	0.69

Tabla 3.*Validación Cruzada (g-fold)*

	G-fold	AUC	Valor CBI
#1		0.9	0.87
#2		0.5	0.55
#3		0.92	0.57
promedio		0.77	0.66

5.3.4. Contribución de Variables Ambientales en el Modelo

La tasa de contribución y la importancia de permutación de cada variable ambiental indica que Bio 04 (Estacionalidad de la temperatura), Bio 03 (Isotermalidad) y Bio 02 (Rango medio diurno de temperatura) desempeñan un papel importante en la proyección de la distribución de *D.truncatus* (Tabla 4), con tasas de contribución que alcanzan el 35,5% y 34,6% y 26,4 respectivamente. La importancia de permutación mostró valores de 58,7% y 35% y 3,5 respectivamente. Las variables con menor porcentaje de contribución fueron Bio 15 (Estacionalidad de la precipitación) y Bio 13 (Precipitación del mes más húmedo) (Tabla 3). De acuerdo a esto, la distribución de *D. truncatus* se explica mejor por la temperatura del ambiente que por la precipitación.

Tabla 4.*Contribución de las Variables Climáticas al Modelo*

Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación
Bio 04	35,5	58,7
Bio 03	34,6	35
Bio 02	26,4	3,5
Bio 15	6,3	2,5
Bio 13	3,2	0,3

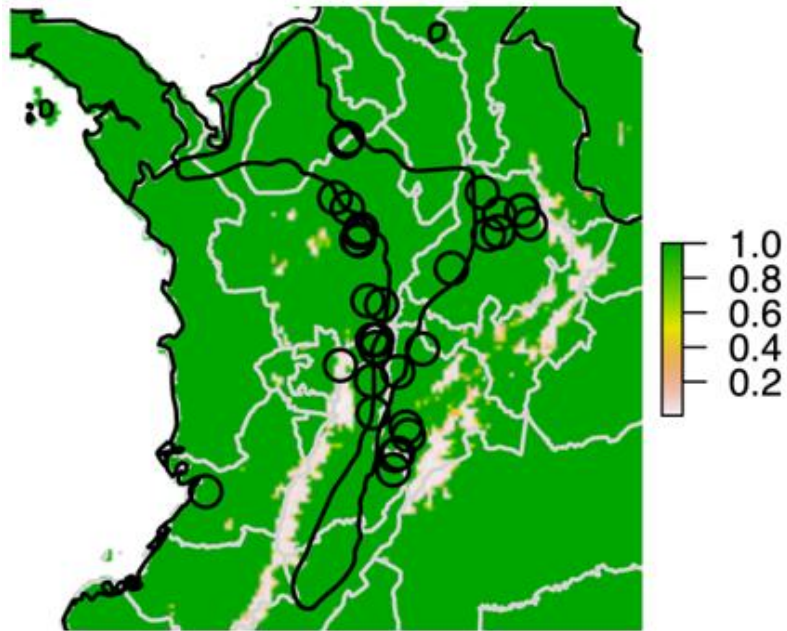
5.4. Proyección de la Distribución de *D.truncatus* en Condiciones Climáticas del Holoceno Medio, Período Interglacial, (hace 6.000 años atrás)

La proyección del modelo al Holoceno medio mostró diferencias importantes con respecto al modelo de distribución actual (Figura 9-A). El mapa de nicho durante el periodo interglacial muestra que casi toda el área de estudio parece ser idónea para la distribución de la especie en estudio, sólo excluyendo las zonas correspondientes al valle del Magdalena medio y zonas andinas, áreas representadas por bosque seco tropical, bosque húmedo tropical y bosque pluvial tropical, en departamentos como: de Norte de Santander, Boyacá, la parte oriental de Cundinamarca y por la parte occidental de la cordillera de los Andes, los departamentos de Caldas, Tolima, y Huila. En el mapa MESS del modelo proyectado (Figura 9-B), que mide la similitud en las variables analizadas entre cualquier localidad del conjunto de datos de proyección y las localidades del conjunto de datos de referencia entrenados (Elith *et al.*, 2010), muestra que las áreas de idoneidad o menor cambio ambiental están representadas con color verde, se concentran en las áreas de las vertientes Central, Occidental y la parte occidental de la cordillera de los Andes y sus departamentos aledaños; representando una expansión significativa del nicho frente al escenario del Último Máximo Glacial. Sin embargo, los valores negativos de MESS representan una alta extrapolación de los datos, en este sentido, el modelo proyectado al holoceno medio tiene un bajo soporte estadístico.

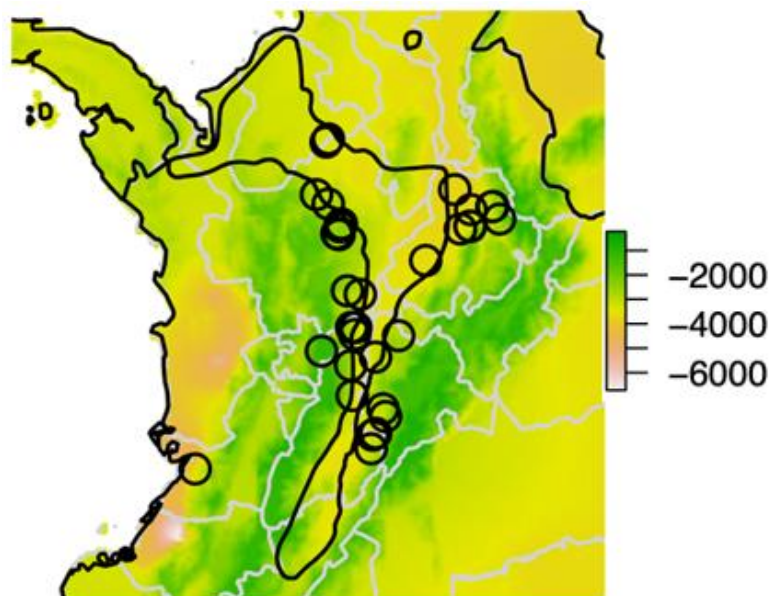
Figura 9.

Modelo Ajustado con Proyección al Holoceno medio, Periodo Interglacial (A) y Mapa MESS (B)

A



B



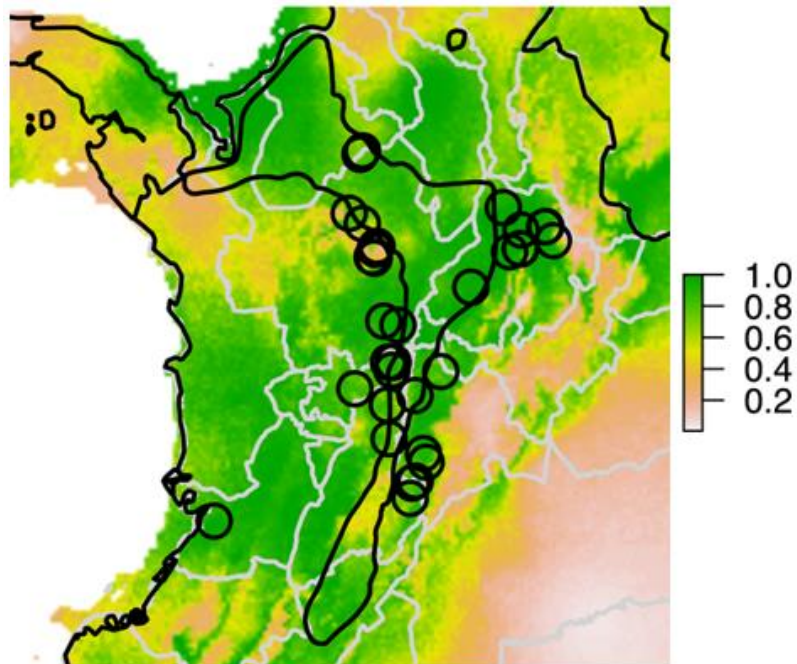
5.5. Proyección de la Distribución de *D.truncatus* en Condiciones Climáticas del Último Máximo Glacial (LGM), hace 21.000 años Atrás

La proyección del modelo de nicho a condiciones climáticas del Último Máximo Glacial mostró un crecimiento del nicho en áreas del valle del río Magdalena, zonas andinas y la porción occidental del Golfo de Urabá; específicamente en bosques húmedos tropicales, bosques pluviales tropicales, bosques húmedos subtropicales y bosques secos subtropicales, los departamentos con mayor idoneidad ya identificados en el presente, con excepción de Boyacá, una pequeña parte de Norte de Santander, parte de Caquetá y la mayoría de Cundinamarca (Figura 10-A). El análisis del Mapa Mess (Figura 10-B), se muestra bajo soporte (color amarillo) a la mayoría de departamentos dejando solamente un área de mediano soporte a un área de 36785 Km², que incluye el occidente de Cundinamarca, Caldas parte de Antioquia y parte del Chocó. En este sentido, el análisis del mapa MESS indica que el modelo proyectado al Último Máximo Glacial también parece ser poco robusto, o en otras palabras, sin soporte estadístico. Sin embargo, aunque corresponde a una pequeña área con soporte en el mapa MESS, representa una expansión del nicho frente a condiciones presentes y una contracción de nicho frente a las condiciones climáticas del Holoceno medio.

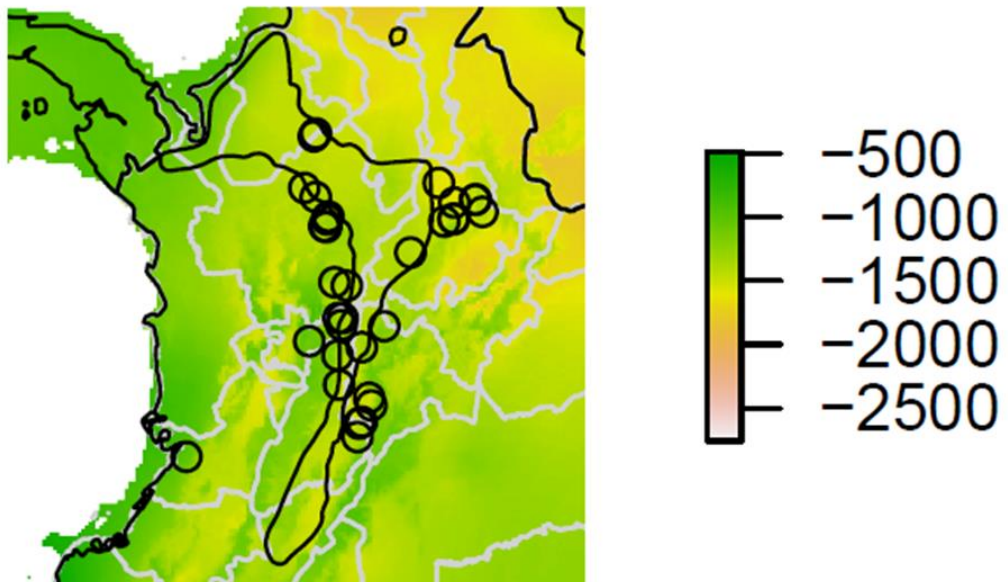
Figura 10.

Modelo Ajustado con Proyección al Último Máximo Glacial, Periodo Glacial (A) y Mapa MESS (B)

A



B



5.6. Cambios en la Distribución de *Dendrobates Truncatus* Durante Periodos Glaciares e Interglaciares.

Al evaluar las diferencias en idoneidad de nicho del modelo presente frente a las proyecciones del Holoceno medio y Último Máximo Glaciar, que las regiones con poco cambio de idoneidad se observan en color amarillo (diferencia modelo presente y proyección en pasado igual a cero), regiones con cambios que desfavorecen la idoneidad en color rojo, y regiones con cambios que favorecen la idoneidad están señaladas en color verde (Figura 11).

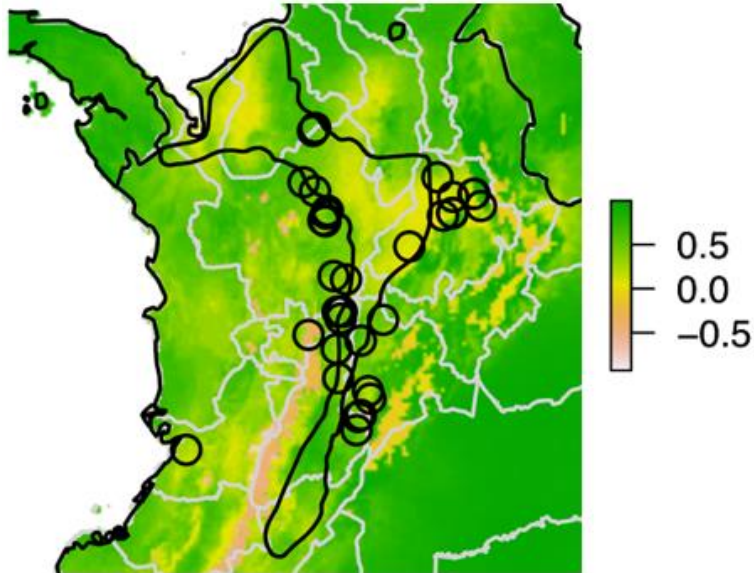
Según el modelo y las proyecciones generadas para el Holoceno medio y el modelo actual (1970-2000), aproximadamente 35680 Km² corresponden al área donde la especie se encontraba distribuida en ambos escenarios (Figura 11-A), Áreas donde se encuentran bosques húmedos tropicales, bosques pluviales tropicales, bosques húmedos subtropicales y bosques secos subtropicales, en departamentos como: Huila, Tolima, Cundinamarca, Occidente de Boyacá, Santander, Antioquia, Chocó, Sucre y Bolívar. Las zonas que se excluyen como idóneas en ambos escenarios corresponden a los departamentos de Caldas, norte de Boyacá, y el oriente de Cundinamarca.

Según el modelo y las proyecciones generadas para el LGM y el modelo actual (1970-2000), aproximadamente 31995 Km² corresponden al área donde la especie se encontraba distribuida en ambos escenarios (Figura 11-B), esto refleja las áreas que se han mantenido idóneas para la especie entre el LGM y el presente, áreas donde se encuentran bosques húmedos tropicales, bosques pluviales tropicales, bosques húmedos subtropicales y bosques secos subtropicales, en departamentos como: Huila, Tolima, occidente de Cundinamarca, Caldas, sur de Antioquia y Chocó. Las zonas que se excluyen como idóneas en ambos escenarios corresponden a los departamentos de Santander, Norte de Antioquia, Boyacá, y Norte de Santander.

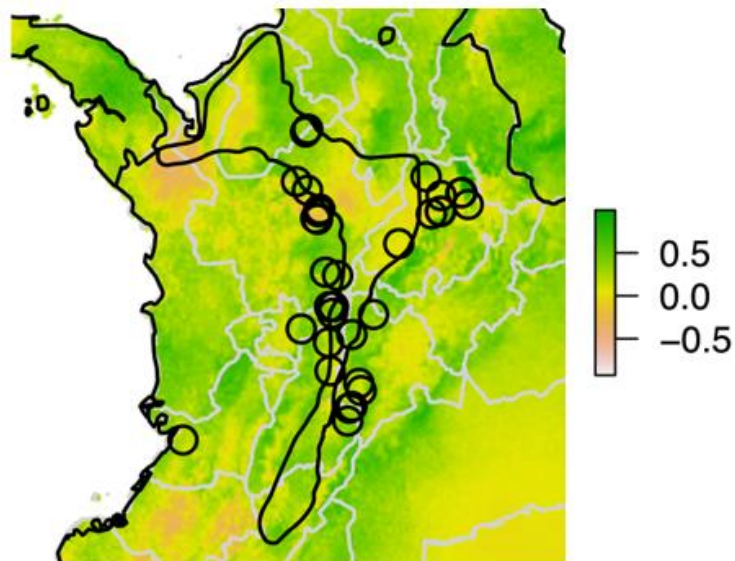
Figura 11.

Modelo de nicho presente (1970-2000) Comparado con modelos proyectados para el Holoceno medio (A) y el Último Máximo Glacial -LGM (B)

A



B



6. Discusión

6.1. Construcción del Modelo de Nicho con Variables del Presente

El uso de los modelos nicho como herramienta para predecir el efecto de cambio climático en la distribución de una especie puede ayudar a enfocar las estrategias de conservación y para reconstruir la historia evolutiva y demográfica de las poblaciones (Foden *et al.*, 2013). Estudios previos, en los que se realizaron caracterizaciones de nichos en especies de anfibios de Sudamérica, como la del presente estudio, han mostrado que las especies de la región andina son muy vulnerables al cambio climático, y es previsible una gran pérdida de especies en diferentes escenarios de calentamiento global (Lawler *et al.*, 2009).

Las áreas de idoneidad identificadas en el modelo de nicho final a partir de las variables climáticas del presente (1970-2000) se ajustaron de manera adecuada a los registros de ocurrencia reportados para la especie, reflejando en forma práctica la efectividad del modelo, que se puede verificar en los valores de soporte de AUC, CBI y ROC del modelo, con diferentes umbrales y frente a diferentes pruebas de validación cruzada.

La identificación de regiones idóneas o zonas potenciales para la distribución de la especie en estudio y que sobrepasan los registros de presencia actuales, tienen un alto potencial para ser explorados, debido a la potencial existencia allí de poblaciones que aún no han sido descubiertas (Fouquet *et al.*, 2010), como ha ocurrido con esta o otras especies en diferentes ocasiones, los modelos de nicho son una herramienta poderosa que acelera la identificación de zonas con poblaciones no reportadas en literatura (Cochran y Goin, 1970; Cuentas *et al.*, 2002). Sin embargo, no se puede descartar que la sobre estimación del área de distribución pueda atribuirse a un bajo poder predictivo ocasionado por la necesidad de incluir más variables climáticas que no fueron consideradas al momento de construir el modelo; para evitar posibles sesgos, es necesario

periódicamente actualizar estos modelos, empleando nuevos algoritmos y aproximaciones estadísticas ajustadas a datos cuya resolución es cada vez más óptimo para el desarrollo de este tipo de investigaciones (Broennimann *et al.*, 2012).

Las variables climáticas que mejor describieron la presencia de *Dendrobates truncatus* fueron la estacionalidad de la temperatura e isothermalidad. La isothermalidad cuantifica la magnitud de las oscilaciones entre el día y la noche en relación con las oscilaciones entre el verano y el invierno (anuales) y suele ser una variable común al momento de utilizarla en modelos de distribución en y modelos de nicho de anfibios (Urbina-Cardona *et al.*, 2010; Ramos *et al.*, 2018; De Toledo *et al.*, 2018). También existen estudios previos donde estas variables no concuerdan con las identificadas en esta investigación, la precipitación del mes más húmedo y la temperatura máxima del mes más cálido son las variables que mejor describieron la distribución de la respectiva especie en aquellos trabajos (Buedi, 2010).

6.2. Evaluación de Cambios en la Distribución de *Dendrobates truncatus* en el Holoceno Medio y para el Último Máximo Glacial

Los mapas MESS generados para la proyección de la distribución histórica en el Holoceno medio y el Último Máximo Glacial, mostraron grandes diferencias en las áreas idóneas para la especie, acompañados por valores MESS negativos en todas las proyecciones, lo que representa una extrapolación significativa de los datos. La alta extrapolación de las proyecciones sugiere que la distribución de las zonas idóneas de los modelos del Holoceno medio y al LGM pueden ser poco informativos. La alta extrapolación puede estar asociada además a que las variables elegidas en los modelos no explican de manera adecuada la distribución en los escenarios climáticos históricos (Vasconcelos *et al.*, 2010). La proyección realizada de la distribución histórica en el LGM y el mapa MESS construido mostró que en este escenario, la especie no contaba con un rango de

distribución amplio (36785 Km²) como en el del modelo presente (540195 Km²), pero comparando los valores con los del modelo del Holoceno medio (51005 Km²) no existe una diferencia alta en términos de cantidad de área. Además, entre los periodos glaciales e interglaciales tomados en cuenta en el estudio, la especie sólo mantuvo su distribución en un área reducida de alrededor de 35 Km². Este evento de contracción mencionado anteriormente se ajusta a la hipótesis de cambios significativos en la extensión y distribución del hábitat adecuado, con desplazamientos hacia tierras bajas en respuesta al cambio climático durante el LGM (Bush *et al.*, 2009; Ramírez -Barahona y Eguiarte, 2014). Sin embargo, la proyección del modelo histórico no solo mostró un desplazamiento en un gradiente altitudinal, sino que, la distribución se expandió o se contrajo hacia las regiones donde se mantienen las condiciones adecuadas para su distribución (Guevara,2020).

La temperatura promedio del LGM fue 8°C menor que la temperatura promedio actual en el área de estudio (Helmens, 2004). Un cambio tan drástico en la temperatura afecta la historia natural y la biología de la especie que se desenvuelve mejor en hábitats con temperaturas cálidas (Acosta -Galvis *et al.*, 2019), por esta razón y relacionándolo con el modelo generado, se presume que ha ocurrido un fenómeno de expansión demográfica entre el LGM y el presente, es decir, la distribución potencial de la especie en términos de área incrementó.

6.3. Evaluación del Modelo

Aunque la evaluación del modelo mostró que es robusto y está bien soportado, nuevas técnicas diferentes a las usadas en este trabajo han sido recomendadas para la identificación del nicho. Las metodologías como el AUC pueden sobrestimar la capacidad del modelo (Veloz, 2009), y el uso de métodos de regularización como el AIC del modelo MaxEnt pueden sobrestimar los resultados de entrenamiento (Warren *et al.*, 2014). Debido a esto, se han desarrollado métodos más

nuevos y completos para analizar las disimilitudes ambientales, como la detección de extrapolación (Mesgaran *et al.*, 2014) y el análisis de paridad orientado a la movilidad (MOP; Owens *et al.*, 2013), los cuales son complementarios a los métodos ya implementados para así ampliar el soporte estadístico. En este sentido, el uso de mapas de validación MESS empleados en este estudio, fueron efectivos para la identificación de zonas de alta extrapolación al sugerir cautela en la interpretación de las proyecciones del modelo de nicho.

La inclusión de un registro de ocurrencia de *Dendrobates truncatus* situado en el Valle del Cauca no soportado por la literatura para la construcción del modelo de nicho en el estudio, podría haber afectado negativamente el entrenamiento del modelo; este registro descargado del GBIF, hace parte de la Colección Herpetológica del Museo de Historia Natural de la Universidad Industrial de Santander (Ramírez-Pinilla y Meneses-Pelayo, 2021) y su respectivo número de identificación es: UIS-MHN-A-0413; finalmente se decidió no descartarlo porque todos los registros empleados en este estudio, cuentan con vouchers en museos y colecciones que tienen sus respectivos curadores, quienes confirman la identificación del individuo de *Dendrobates truncatus*. Para futuros trabajos de modelamiento de nicho, se sugiere realizar una curaduría adicional en cada colección y así identificar el individuo y confirmar las coordenadas de registro.

6.4. Uso de Modelos de Nicho para Identificación de Zonas para la Conservación y su Comparación con Modelos de Distribución Espacial o SDM

Las áreas de estabilidad climática son los sitios en los que la especie mantuvo su distribución potencial entre todos los diferentes escenarios climáticos del estudio. De acuerdo al modelo y sus proyecciones, un total de 2880 Km² corresponden a zonas estables, en áreas Andinas y del valle del Magdalena medio, donde los biomas mapas relevantes son: bosque húmedo tropical, bosque seco tropical y bosque pluvial tropical, en los departamentos de Huila, Tolima, Antioquia,

Chocó, Santander y Norte de Santander. Estos resultados concuerdan con los resultados de Balaguera *et al.*, (2019) en el que generó un modelo de distribución espacial (SDM) para la distribución actual de *D. truncatus* teniendo como variables más contributivas, la estacionalidad de la temperatura y la isothermalidad, aunque también se utilizaron variables diferentes que no fueron incluidas en este trabajo. Además, el SDM realizado por Balaguera *et al.*, 2019, no proyectó el modelo a diferentes escenarios climáticos pasados, como los glaciales e interglaciales, estimando una distribución potencial actual de 127931 Km², en contraste con los 540195 Km² indicados en este trabajo. A pesar de las diferencias identificadas en ambos estudios, es necesario promover más estudios con el objeto de ampliar los registros de distribución, especialmente en áreas no muestreadas y que están reflejadas como zonas idóneas para esta especie (Balaguera *et al.*, 2019).

7. Conclusiones

El modelo de nicho generado en este estudio, es un modelo robusto con base a los valores de sensibilidad y especificidad obtenidos. Las herramientas de validación como el AUC y el CBI, así como los métodos de validación cruzada indican que el modelo cuenta con un buen soporte estadístico. Sin embargo, las proyecciones históricas para los periodos glaciares e interglaciares mostraron bajo soporte debido a una alta extrapolación de los datos, lo que sugiere la necesidad de cautela en la interpretación de los resultados.

Según el modelo y las proyecciones, ha ocurrido una contracción de las áreas idóneas para la distribución entre el LGM y el Holoceno medio, y una expansión entre el Holoceno medio y el presente; Las variables que mejor explicaron la distribución de la especie fueron la estacionalidad de la temperatura y la isothermalidad, variables que explican el cambio y/o la estabilidad de la temperatura a través del tiempo. Teniendo en cuenta el aumento sostenido de la temperatura, la

intervención de los ecosistemas y la huella antropogénica, futuros estudios deben realizar experimentos fisiológicos para conocer de mejor manera la tolerancia térmica empírica de esta especie.

A pesar de que solo 35680 Km² se mantuvieron idóneos para la distribución de *D. truncatus* entre el holoceno medio y el presente, y 31995 Km² entre el LGM y el presente, la especie ha pasado por eventos tanto de contracción como de expansión de su rango de distribución lo que permite suponer la existencia de huellas genéticas asociadas a contracción y expansión demográfica aptas para el estudio y necesarias para dar mayor soporte a estos procesos.

8. Recomendaciones

El modelo de nicho identificó áreas de distribución potenciales fuera del área de estudio, por esta razón, se recomienda proyectar el modelo de nicho a tiempo futuros cercanos (entre los años 2020-2050) para identificar zonas prioritarias para la conservación que están más vulnerables a cambios de distribución.

Se recomienda la actualización continua de los modelos de nicho para *Dendrobates truncatus*, incluyendo variables climáticas adicionales y con mejor resolución. La incorporación de nuevas variables podría mejorar el poder predictivo del modelo.

Dendrobates truncatus es una especie endémica de Colombia, y al observarse que la mayoría del área potencial de distribución continúa sin ser muestreada, es importante la realización de expediciones y recolectas para determinar zonas prioritarias para la conservación.

7. Referencias Bibliográficas

- Acosta-Galvis, A. (2019). Lista de los Anfibios de Colombia: Referencia en línea V.09.2019. Accesible en <http://www.batrachia.com>; Batrachia, Villa de Leyva, Boyacá, Colombia.
- Acosta -Galvis, A., Álvarez-Guerrero, J., H, Villarreal. (2009). Caracterización de la Biodiversidad y de los Sistemas de Uso en Áreas de Influencia de la Corporación Autónoma Regional de Sucre. Bogotá, Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. 328 pp
- Agudelo-Hz, W., Urbina-, N., Armenteras, D. (2019). Critical shifts on spatial traits and the risk of extinction of Andean anurans: an assessment of the combined effects of climate and land-use change in Colombia. *Perspectives in Ecology and Conservation*. doi: 10.1016/j.pecon.2019.11.002.
- Balaguera-Reina, S., Bustillo, S., Zárrate, D., Charry, F., Cepeda, A .(2019). Conservation Status and Distribution Based on a Species Distribution Model of the Endemic Yellow-striped Poison Frog, *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861), in Colombia. *Herpetological Review*, 50(1), 52-57.
- Barve, N. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* 222: Pag 1810–1819.
- Bivand, R., Keitt., T.; Rowlingson., B. (2014). rgdal: Bindings for the geospatial data abstraction library. R package version 0.8- 16. (Disponible: <https://CRAN.R-project.org/package=rgdal> verificado: 14 de abril de 2019).

- Boulanger, J., F. Martinez, and E. C. Segura. (2007). Projection of future climate change conditions using IPCC simulations, neural networks and Bayesian statistics. Part 2: precipitation mean state and seasonal cycle in South America. *Climate Dynamics* 28: Pag 255–271.
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M., Pearman, P., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N., Thuiller, W., Fortin, M., Randin, C., Zimmermann, N., Graham, C., Guisan, A. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence & spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*. 21. 481 - 497. 10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x.
- Buedi, Eric Bissila.(2010) Modelling the potential distribution of three typical amphibians on Crete, and their response to climate and land use change. ITC: Faculty of Geoinformation Science and Earth Observation. Geoinformation Science and Earth Observation MSc (75014).
- Bush, M, Correa-Metrio, A, Hodell, D., Brenner, M. (2009). Re-evaluation of climate change in lowland Central America during the Last Glacial Maximum using new sediment cores from Lake Petén Itzá, Guatemala. In: Vimeux F, Sylvestre F, Khodri M, eds. Past climate variability in South America and surrounding regions. Dordrecht: Springer, 113–128.
- Castro, F., Lynch, J. (2004). *Dendrobates truncatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T55205A11265721. www.iucnredlist.org/species/55205/85886974
- Cess, D. (1990). Intercomparison and interpretation of climate feedback processes in 19 atmospheric general circulation models. *Journal of Geophysical Research* 95:16601–16615.
- Cochran, D. M. y C. J. Goin. (1970). *Frogs of Colombia*. Smithsonian Institution Press, USA. 655 pp.

- Cope, E. (1865). Sketch of the primary groups of Batrachia Salientia. *Nat Hist Rev* 5 (17): 97-120.
In Facsimile reprints in herpetology. 1979. Society for the study of amphibians and reptiles.
Lawrence, Kansas, USA.
- Cope, E. (1861). Descriptions of reptiles from tropical the America and Asia. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 12: Pag 368-374.
- Corn, P. S., (2005). Climate change and amphibians. *Animal Biodiversity and Conservation*, 28.1: 59–67.
- Cuentas D., Lynch, J., Renjifo, J. 2002. Anuros del departamento del Atlántico y norte de Bolívar. Universidad del Atlántico. CRA. 117 pp.
- De Toledo Figueiredo, Guilherme., Santana, D . (2018). Ecological niche modeling and an updated geographical distribution map of *Leptodactylus notoaktites* (Heyer, 1978 (Anura, leptodactylidae) with a new occurrence record. *Oecologia Australis*. 22. 41-54. 10.4257/oeco.2018.2201.04.
- Esri Inc., 2020. ArcGIS Pro (Version 2.5). Esri Inc. <https://www.esri.com/en-us/arcgis/products/arcgis-pro/overview>.
- Elith J., Kearney M. & Phillips S. (2010) The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 330-342
- Foden, W., Butchart, S., Stuart, S., Vié, J., Angulo, A., DeVantier, L., .(2013). Identifying the world's most climate change vulnerable species: a systematic trait-based assessment of all birds, amphibians and corals. *PLoS One* 8, e65427, <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0065427> .

- Fouquet, A., Ficetola, G. F., Haigh, A., & Gemmell, N. (2010). Using ecological niche modelling to infer past, present and future environmental suitability for *Leiopelma hochstetteri*, an endangered New Zealand native frog. *Biological Conservation*, 143(6), 1375–1384. doi:10.1016/j.biocon.2010.03.012
- Graham, C., Moen, D., Smith, S., Reeder, T. (2006). Evolutionary and Ecological Causes of the Latitudinal Diversity Gradient in Hylid Frogs: Treefrog Trees Unearth the Roots of High Tropical Diversity. *The American naturalist*. 168. 579-96. 10.1086/507882.
- Graham, C. Ron., S., Santos, J., Schneider, C & Moritz, C. (2004). Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution; international journal of organic evolution*. 58. 1781-93. 10.1554/03-274.
- Guevara, L. (2020). Altitudinal, latitudinal and longitudinal responses of cloud forest species to Quaternary glaciations in the northern Neotropics. *Biological Journal of the Linnean Society*. doi:10.1093/biolinnean/blaa070
- Guisan, A., Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*. 8. Pag 993-1009. 10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x.
- Guevara, L. (2020). Altitudinal, latitudinal and longitudinal responses of cloud forest species to Quaternary glaciations in the northern Neotropics, *Biological Journal of the Linnean Society*, Volume 130, Issue 3, July 2020, Pag 615–625, <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa070>.
- Hanley, J., & Mcneil, Barbara. (1982). The Meaning and Use of the Area Under a Receiver Operating Characteristic (ROC) Curve. *Radiology*. 143. 29-36. 10.1148/radiology.143.1.7063747.

- Helmens, K. F. (2004). The Quaternary glacial record of the Colombian Andes. *Quaternary Glaciations Extent and Chronology - Part III: South America, Asia, Africa, Australasia, Antarctica*, 115–134. doi:10.1016/s1571-0866(04)80117-9
- Hijmans, R., Cameron, J, Parra, P. (2005). Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: Pag 1975–1978.
- Illoldi, P., Escalante, T. (2008). De los modelos de nicho ecológico a las áreas de distribución geográfica. 3. 7-12.
- IPCC, 2022: Climate Change (2022): Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. P.R. Shukla, J. Skea, R. Slade, A. Al Khourdajie, R. van Diemen, D. McCollum, M. Pathak, S. Some, P. Vyas, R. Fradera, M. Belkacemi, A. Hasija, G. Lisboa, S. Luz, J. Malley, (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA. doi: 10.1017/9781009157926.
- IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2018). *Dendrobates truncatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T55205A85886974. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2>
- Jezkova, T., Hemmings, V., Riddle, B. (2011). Niche shifting in response to warming climate after the Last Glacial Maximum: inference from genetic data and niche assessments in the chisel-toothed kangaroo rat (*Dipodomys microps*). *Global Change Biology*. 17. Pag 3486 - 3502. 10.1111/j.1365-2486.2011.02508.x.
- Lawler, S. P., Morin, P. (1993). Temporal overlap, competition, and priority effects in larval anurans. *Ecology*, 74(1), 174-182.

- Lawler, J., Shafer, S., Bancroft, B., Blaustein, A., (2009). Projected Climate Impacts for the Amphibians of the Western Hemisphere. *Conserv. Biol.* 24, 38–50, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01403.x>
- Mosteller, F. and Tukey, J. (1968) Data analysis, including statistics. *Handbook of Social Psychology*. Addison-Wesley, Reading, MA.
- Muscarella, R. (2014). ENMeval: an R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MaxEnt ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution* 5:1198–1205.
- Navas, A. (2006). Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations: Insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. *Integrative and Comparative Biology*, 46(1), 82–91. doi:10.1093/icb/icj001
- Pacifici, M., Visconti, P., Butchart, S.(2017). Species' traits influenced their response to recent climate change. *Nature Clim Change* 7, 205–208 . <https://doi.org/10.1038/nclimate3223>
- Paz, A., Gonzalez, A., Crawford, A. (2019). Testing effects of Pleistocene climate change on the altitudinal and horizontal distributions of frogs from the Colombian Andes: a species distribution modeling approach. 10.21425/F5FBG37055.
- Phillips, S., Anderson, R y. Schapire, R. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231–259.
- Phillips, S.,d M. Dudík. (2008). Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161–175.
- Posso, C., Blanco, A., y Gutiérrez, L. (2018). Uso de microhábitats, actividad diaria y dieta de *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861) (Anura: Dendrobatidae) en bosque seco tropical del

- norte de Colombia. ACTA ZOOLOGICA MEXICANA (N.S.), 33(3), 490-502.
<https://doi.org/10.21829/azm.2017.3331150>
- Pounds, A. (2001). Climate and amphibian declines. *Nature* 410:639-640
- R Development Core Team. (2016). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Ramírez-Barahona, S., Eguiarte L. (2014). Changes in the distribution of cloud forests during the last glacial predict the patterns of genetic diversity and demographic history of the tree fern *Alsophila firma* (Cyatheaceae). *Journal of Biogeography* 41: 2396–2407.
- Ramírez Pinilla, M y Meneses-Pelayo, E (2021). Colección Herpetológica (Anfibios) del Museo de Historia Natural de la Universidad Industrial de Santander. Version 3.3. Universidad Industrial de Santander. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15472/64jz3q> fecha de acceso via GBIF.org: 25-10-2022 .Ramos Pallares, E., Meza-Joya, F., Hernández-Jaimes, C. (2018). Distribution and conservation status of *Andinobates virolinensis* (Dendrobatidae), a threatened Andean poison frog endemic to Colombia. *Herpetological Conservation and Biology*. 13.
- Renner, I., D, Warton. (2013). Equivalence of MAXENT and Poisson point process models for species distribution modeling in ecology. *Biometrics* 64:274–281.
- Rome, L., Stevens, E & John-Alder, H. B. (1992). The influence of temperature and thermal acclimation on physiological function. in M. E. Feder & W. W. Burggren (Eds.), *Environmental physiology of the amphibians* (pp. 205-205). Chicago: University of Chicago Press.

- Saporito, R., Garrafo H., Donnelly, M., Edwards, A., Longino, J y Daly. (2004). Formicinae ants: an arthropod source for the pumiliotoxin alkaloids of dendrobatid poison frogs. The National Academy of Sciences of the USA 101(21):8045-8050.
- Serreze, M. (2010). Understanding Recent Climate Change. *Conservation Biology*, 24(1), 10–17. doi:10.1111/j.1523-1739.2009.01408.x
- Soberón, J., Peterson, A. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1–10.
- Soley-Guardia, M., Carnaval, AC., Anderson RP. (2019). Sufficient versus optimal climatic stability during the Late Quaternary: using environmental quality to guide phylogeographic inferences in a Neotropical montane system. *Journal of Mammalogy* 100: 1783–1807.
- Team QGIS Development. (2018). QGIS Geographic Information System. Open-Source Geospatial Foundation Project. Accessed 20 April 2020.
- Tryjanowski, P., Rybacki, M., & Sparks, T. (2003). Changes in the first spawning dates of common frogs and common toads in western Poland in 1978—2002. *Annales Zoologici Fennici*, 40(5), 459–464. <http://www.jstor.org/stable/23735858>.
- Urbina-Cardona, J., & Flores-Villela, O. (2010). Ecological-Niche Modeling and Prioritization of Conservation-Area Networks for Mexican Herpetofauna. *Conservation Biology*, 24(4), 1031–1041. doi:10.1111/j.1523-1739.2009.01432.x.
- Urbina, N. (2011). Gradientes andinos en la diversidad y patrones de endemismo en anfibios y reptiles de Colombia: Posibles respuestas al cambio climático. *Revista de la Facultad de Ciencias Básicas*. 7. 74-91.
- Pounds, A.J. 2001. Climate and amphibian declines. *Nature* 410:639-640

- Vasconcelos, T., Santos, T., Haddad, C & Rossa-Feres, D. (2010). Climatic variables and altitude as predictors of anuran species richness and number of reproductive modes in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 26(04), 423–432. doi:10.1017/s0266467410000167
- Velásquez-E, B., Castro, F., Bolívar, W., María, Y., Herrera, I., Herrera-Montes, M. (2008). Infección por el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* en anura de la Cordillera Occidental de Colombia. *Herpetotrópicos*.4.
- Veloz, S. D. (2009). Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models. *J. Biogeogr.* 36, 2290–2299. doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02174.x
- Watanabe, S., Hajima, T., Sudo, K., Nagashima, T., Takemura, T., Okajima, H., Nozawa, T., Kawase, H., Abe, M., Yokohata, T., Ise, T., Sato, H., Kato, E., Takata, K., Emori, S., and Kawamiya, M. (2010). MIROC-ESM: model description and basic results of CMIP5-20c3m experiments, *Geosci. Model Dev.*, 4, 845–872, <https://doi.org/10.5194/gmd-4-845-2011>, 2011.
- Warren, D. L., Wright, A. N., Seifert, S. N., and Shaffer, H. B. (2014). Incorporating model complexity and spatial sampling bias into ecological niche models of climate change risks faced by 90 California vertebrate species of concern. *Divers. Distrib.* 20, 334–343. doi:10.1111/ddi.12160
- Wilby, R., Wigley, T. (1997). Downscaling general circulation model output: a review of methods and limitations. *Progress in Physical Geography* 21:530–548.