



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO
DE CIENCIAS DE LA VIDA Y DE LA
NATURALEZA (ILACVN)**

**CIENCIAS BIOLÓGICAS - ECOLOGIA Y
BIODIVERSIDAD**

**EFFECTOS DE LAS CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES DE LOS HABITATS
LOCALES Y DEL PAISAJE CIRCUNDANTE EN LA ESTRUCTURACIÓN DE LAS
COMUNIDADES DE ANUROS DEL CHACO PARAGUAYO**

ROCIO ANTONELLA LÓPEZ SACHELARIDI

Foz do Iguaçu
2023



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO
DE CIENCIAS DE LA VIDA Y DE LA
NATURALEZA (ILACVN)**

**CIENCIAS BIOLÓGICAS - ECOLOGIA Y
BIODIVERSIDAD**

**EFFECTOS DE LAS CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES DE LOS HABITATS LOCALES
Y DEL PAISAJE CIRCUNDANTE EN LA ESTRUCTURACIÓN DE LAS COMUNIDADES
DE ANUROS DEL CHACO PARAGUAYO**

ROCIO ANTONELLA LÓPEZ SACHELARIDI

Proyecto de Trabajo de Conclusión de Curso presentado al Instituto Latino-Americano de Ciencias de la Vida y de la Naturaleza de la Universidad Federal de Integración Latino-Americana, como requisito para la aprobación en la disciplina de Trabajo de Conclusión de Curso II del curso de Ciencias Biológicas - Ecología y Biodiversidad.

Orientador: PhD. Michel Varajão Garey

Co-orientadora: MSc. Karina B. Nuñez Goralewski

Foz do Iguaçu
2023

ROCIO ANTONELLA LÓPEZ SACHELARIDI

**EFFECTOS DE LAS CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES DE LOS HABITATS LOCALES
Y DEL PAISAJE CIRCUNDANTE EN LA ESTRUCTURACIÓN DE LAS COMUNIDADES
DE ANUROS DEL CHACO PARAGUAYO**

Proyecto de Trabajo de Conclusión de Curso
presentado al Instituto Latino-Americano de Ciencias
de la Vida y de la Naturaleza de la Universidad
Federal de Integración Latino-Americana, como
requisito para a aprobación en la disciplina de Trabajo
de Conclusión de Curso II del curso de Ciencias
Biológicas - Ecología y Biodiversidad.

BANCA EXAMINADORA

Orientador: Prof. PhD. Michel Varajão Garey
UNILA

Prof. PhD. Cleto Kaveski
UNILA

MSc.Martha Motte
MNHNP

Foz do Iguaçu, ____ de _____ de 2023.

TERMINO DE SUBMISIÓN DE TRABAJOS ACADEMICOS

Nombre completo de la autora: Rocio Antonella López Sachelaridi

Curso: Ciencias Biológicas. Ecología y Biodiversidad

| | Tipo de Documento |
|------------------------|--|
| (..X..) graduación | (.....) articulo |
| (.....) especialização | (.....) trabajo de Conclusión de curso |
| (.....) maestria | (.....) monografía |
| (.....) doctorado | (.....) disertación |
| | (.....) tesis |
| | (.....) CD/DVD – obras audiovisuales |
| | (.....) _____ |

Título del trabajo académico: **“Efectos de las características ambientales de los hábitats locales y del paisaje circundante en la estructuración de las comunidades de anuros del Chaco paraguayo”**

Nombre del orientador: **Michel Varajão Garey**

Fecha de la Defensa: 13/06/2023

Licencia no-exclusiva de Distribución

La referida autora:

a) Declara que el documento entregado es su trabajo original, y que posee el derecho de conceder los derechos contenidos en esta licencia. Declara que la entrega del documento no infringe, hasta donde tiene conocimiento, los derechos de cualquier otra persona o entidad.

b) Si el documento entregado contiene material del cual no posea los derechos del autor, declara que obtuvo autorización del poseedor de los derechos de autoria para conceder a la UNILA– Universidad Federal de la Integración Latino-Americana los derechos requeridos por esta licencia, y que ese material cuyos derechos son de terceros está claramente identificado y reconocido en el texto o contenido del documento entregado.

Si el documento entregado es basado en trabajo financiado o apobado por otra institución que no sea la Universidad Federal de la Integración Latino-Americana, declara que cumplió cualquier obligación exigida por el respectivo contrato o acuerdo.

En la calidad de titular de los derechos del contenido supracitado, el autor autoriza a la Biblioteca Latino-Americana – BIUNILA a disponibilizar de la obra, gratuitamente y de acuerdo con la licencia pública *Creative Commons Licença 3.0 Unported*.

Foz do Iguaçu, _____ de _____ de _____.

Firma del Responsable

Dedico este trabajo

A mis padres y hermanos.

A todos aquellos que se permiten seguir sus
sueños.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a mis padres Antonio y Rose Marie, mis seres de luz que me enseñaron desde dar mis primeros pasos, mis primeras palabras hasta enseñar a soñar y luchar por mis sueños. Merry y Antony, gracias porque siempre fueron sostén y refugio. A mis hermanos Paqui, Sari, Marce y Allem, gracias porque siempre estuvieron presente en esta caminata y hacían que todo sea más leve con bromas, risas, comidas, birras, escapaditas, etc. Gracias porque hicieron y hacen tantas cosas por mí, para verme realizada cumpliendo mis metas. Gracias porque celebran mis logros como si fueran suyos. Gracias por el amor que trasciende todo entendimiento y razón. Sepan que los 6 son piezas fundamentales de quien soy, habitan dentro mío.

A mi familia “grande”, la unidad y amor, la contención y enseñanzas de vida me fueron construyendo y seguirán edificando. Juntos somos fuertes e imparables. Gracias por lo que somos juntos, gracias por los momentos malos y buenos que compartimos. Gracias porque son fuerza y presencia. A nuestros tres ángeles, gratitud y amor eterno.

A Mimi, por hacer el rol de segunda mamá en varias ocasiones, por acogerme y estar presente en esta etapa de mi vida. A Narci y Loren gracias por tanto amor, por tanto cuidado y atención, también por las palabras de aliento. GRACIAS

A mi apreciado profesor, orientador y amigo Michel V. Garey, gracias por aceptar caminar conmigo desde mis inicios, por donar tu conocimiento y tiempo en mi formación sea en aula, en campo, en el laboratorio o en el grupo de discusión del laboratorio. Por confiar en mi persona y aceptar este desafío junto conmigo y estar al pie del cañón siempre para que este trabajo hoy día sea una realidad. Nada de esto iba a ser posible sin tu acompañamiento. Pero, por encima de todo lo profesional, gracias por tu calidez humana, por las risas, anécdotas de campo, momentos poscampo, *happy hour* del Lemet, por estar en momentos difíciles, desesperos y por la alta dosis de paciencia, AGUIJE. A mis compañeros del laboratorio y amigos, los que estuvieron en mis inicios, los que fueron llegando y los que hoy en día están. En especial a Derlis, Gabriel y Raquel gracias por el apoyo en las colectas, las historias vergonzosas que surgieron, las risas descontroladas bajo el sol o en medio de la oscuridad chaqueña. A mi amigo Eliezer por sus contribuciones, por su afecto y parcería. De corazón chicos GRACIAS.

Muy en especial esa persona que paso de ser mi colega de turma, de laboratorio a una compañera de lucha y sueños. Lina, gracias por acompañarme tan de cerca en esta recta final, las horas de conservaciones, risas y momentos serios, por estar

mano a mano en cada etapa de este trabajo y hacerlo con tanta dación. A Jean Paul (Pollo), por el aguante, el acompañamiento, las comidas y por la acogida en tu hogar. Son dos personas que estimo mucho y se ganaron un espacio en mi corazón.

Un agradecimiento muy especial en nombre de Don Lider y Ña Toti, a “La Quimera S.A”, gracias por abrirnos las puertas y recibirnos con tanto calor humano. Muy en especial a Alicia, Alcides y Martín que nos hicieron sentir como en casa, gracias por la hospitalidad, los lazos de amistad creada, las enseñanzas mutuas, por los momentos de compartir y las largas charlas. Sepan que son seres de luz para mi y todo nuestro equipo. Agradecida en nombre de Luci, Diego y Celso a todo el personal de San Jorge y San Ramon, realmente TODOS hacen parte de este trabajo.

A Mati y Moni, gracias porque hicieron que nuestra estadía por Gral. Díaz sea placentera, cálida y con mucha buena vibra. Gracias por el compartir, por las charlas con y sin sentido, por las risas, birras, bailes, cantos. Hicieron que todo sea más ligero. A toda la comunidad de Fortín General Díaz, gracias por la acogida y por hacernos sentir parte.

A Lichi, mi compañera de colegio y amiga quien hizo el nexo para que hoy este trabajo sea una realidad. A Manu mi hermano de otra madre, gracias por aceptar coleccionar anuros conmigo, a Marcelo G., Walter R. y Dr. David, por el apoyo logístico y a Marcelo M., gracias por tus contribuciones y la amistad creada. Sinceramente, muchas personas están envueltas en este trabajo, de forma directa o indirecta, en el caso de que no les mencione explícitamente, sepan que estoy agradecida con ustedes y les valoro bastante.

Un agradecimiento especial al Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay, en especial al departamento de herpetología por sus aportes en mi formación personal y profesional. A Frederick Bauer, por su disponibilidad, consejos y orientaciones ante dudas administrativas que pudieron surgir. A Diego Baldo por su apoyo en la identificación de las especies colectadas para este trabajo.

Como no agradecer a las personas con quienes compartí más de cerca durante estos años. A mis compañeros de estudio y amigos desde inicios, Larissa, Andrea y Bruno, gracias por los momentos de debates, analisis, correcciones, dudas. Momentos de risas, lágrimas y desesperos que nos hicieron crecer, los quiero tanto. Gracias doblemente Lari, porque desde el inicio incluso hasta el tramo final de esta etapa estuvimos intercambiando pareceres, cada una desde su área, pero siempre dando las mejores vibras a la otra, vales muchísimo. A mis amigas de siempre Anto y Dei, que siempre se hicieron

presente en estos 5 años mismo desde la distancia. A mi amiga Judith, que siempre estuvo pendiente de mí, festejando mis pequeños logros. Alemana, sos inspiración. A Lore, porque siempre estuvo y está en los momentos claves de mi vida, buenos o no tan buenos. En serio, hicieron que todo sea más leve.

Agradezco a todos mis profesores del curso de Ciencias Biológicas – Ecología y Biodiversidad, porque cada uno de ustedes apporto conocimiento, dedicación, y mucho de su tiempo para que hoy en día mis colegas y yo hayamos llegado a esta etapa de culmino. Gracias también por las charlas en los pasillos, por las palabras de aliento, el apretón de mano, el abrazo, por la insistencia, exigencia y paciencia, cada uno con su esencia personal, pero todos tan queridos. Sepan profes, que son ejemplo e inspiración para nosotros que amamos la ciencia. A mis colegas, gracias porque hacen parte de mi formación, gracias por los grupos de trabajo, los campos compartidos, los debates, en fin, por compartir tantas emociones juntos.

Agradezco especialmente a mi banca examinadora, Cleto Kaveski, Martha Motte y Alexandre Vogliotti, gracias por aceptar la invitación y hacer parte de esta etapa tan importante para mi, gracias por las recomendaciones y contribuciones.

Gracias a Alexandra Elbakyan por permitir que el conocimiento científico sea accesible para todos.

A la Universidad Federal de Integración Latino-americana, por el programa ofrecido y por la oportunidad de acceder a ella. A la PROGRAD, por el apoyo financiero para la realización de una de las colectas de campo.

*La verdadera ciencia enseña, por encima de todo, a
dudar y a ser ignorante*
Miguel de Unamuno

RESUMEN

La población humana ha generado impactos relevantes sobre los ecosistemas naturales a través de cambios en el uso del suelo resultando en alteraciones en la estructura de las comunidades de fauna y flora y consecuentemente en la dinámica de la metacomunidad. Estas comunidades locales resultan de un proceso de filtraje biótico y abiótico de las especies del pool regional, siendo la dispersión un proceso clave para la colonización y manutención de la diversidad dentro de las comunidades locales de una metacomunidad. Con ello, el objetivo de este estudio es entender la variación espacial y evaluar los efectos de características ambientales de los hábitats locales y del paisaje circundante en la estructuración de las comunidades de anuros. Para ello fueron muestreados un total de 26 cuerpos de agua en dos estancias (San Ramón [n=13] y San Jorge [n=13]) localizados en General Díaz, Chaco seco paraguayo. Fueron registrados un total de 23 especies de anuros, donde San Ramón abriga mayor riqueza que San Jorge. Además, se verificó que la diversidad beta entre localidades es mayor que dentro de cada localidad. Considerando todos los ambientes en conjunto, formando una única metacomunidad, fue observado que factores ambientales y espaciales fueron importantes en la estructuración de las comunidades locales, siendo los factores ambientales 2,3 veces más importantes que factores espaciales. Constatando que cuanto mayor el número de tipos de vegetación en el borde, mayor será la riqueza. Fue verificada una autocorrelación espacial en la riqueza, en los locales más cercanos, es decir, dentro de una misma estancia, presentan una riqueza más semejante y locales de diferentes estancias presentan una mayor variación en las riquezas. En el área estudiada del Chaco la variación en la composición de especies es explicada un 23% por características puras ambientales, un 10% por el componente espacial puro y 7% por la variación ambiental espacialmente estructurada. Respecto al componente ambiental puro, la composición varía en función al tipo de vegetación de borde y el uso de suelo. Con ello, la composición de especies cambia de acuerdo con los tipos de vegetación existentes en el margen de los cuerpos de agua y por el tipo de uso de suelo existente en el entorno del cuerpo de agua. La vegetación marginal es importante como sitio de canto y oviposición para los anuros, permitiendo compartir verticalmente el habitat. La variación de la composición en relación al paisaje está relacionada a la tolerancia y requerimientos de las especies. Nueve especies ocurrieron apenas en cuerpos de agua que tenían bosques cercanos, siendo que dos especies ocurrieron apenas en cuerpos de agua inmersos en una matriz boscosa. De esta manera, se observó que la estructuración de comunidades locales de anuros en una metacomunidad del Chaco seco es determinada tanto por procesos basados en el nicho y en la dispersión. Además, se verificó que la manutención de áreas boscosas son extremadamente importantes para la manutención de la biodiversidad de anuros de esta región.

Palabras claves: actividades antrópicas; composición de especies; ecología de comunidades; metacomunidades; riqueza; uso de suelo.

MOMBYKY

Ava tekoha táva ome'e heta mba'e mba'e tekoha renda mara'yva oigui ambue reko ijepurúpe mymba ha ka'avokuera teko renda oñandukava avei tekohaguasúpe. Ko'ã táva'aty heñói umi tekove ha tekove'yvagui ha isarambivo osë teko pyahu ome'ëva tekoverã peteĩ tava rekópe. Upévore jehupytyvoirã ohechaukáva tenda reko iñambuéva tekoha mba'éva aty ojeheróva anuros. Upevarã ojehechauka 26 rete ypegua mokõi tendápe (San Ramón (n-13) ha (San Jorge (n-13) oĩva tenda General Díaz pe Chaco seco paraguay. Jehechauka reko ojapo 23 anuro-gui, San Ramón oguereko hetave tekove San Jorge-guĩ, upéicha avei ojehecha diversidad beta tenda apytépe hetave. Ojehecha rekóvo opaichagua tekoha renda hetave ka'avo oguereko ramo hypy'uveta tekoporã, umi mba'e tekoha rehegua iñimportanteveha 2,3 jey umi mba'e espacial-gui Avei ojechakua tekoha oĩva ojoypýpe oĩva peteĩ tendápe ojojoguáve tekovekuera ha tenda oĩva mombyryve ojehegui tekovekuera ndojoguái. Tenda ojequeraháva ñehesa'yjo hagua ojehechaporavo 23% tekoha hypy'uva rupive, 10% tekoha renda rypy'ü ha 7% ojejapo iñambue tenda reko rupive. Teko renda hypy'urekóva rupive ojehechakua tekove oĩva pype iñambue ka'avokuéra ha yvy jepuru rekópe. Upévore ko'a tekove iñambue ojehegui oipurúgui ka'avo rete ypegua ha yvy opaichaguáva oĩva umi rete ypegua ojeréva hese. Umi ka'avo nome'eiva mba'e porã iporã avei oĩ ojequerako haguã tenda opurahei ramo ha tupi'a rendarã anurokuérape oiko'vo oñondivepa peteĩ tendápe. Ñuresapy rupive ohechauka avei oĩva tekove iñambuñerekóva, porundy tekovénte oĩ rete ypeguáva oguerekóva ka'aguy oĩva ojoypýpe ha mokoĩ tekovénte oĩ rete ypegua okañyva ka'aguy kuápe. Ha péicha ojehechakua tenda reko anuros rehegua tenda Chaco seco paraguay-pegua ojehecha poravo tembiapo ojeheróva nicho ha teko sarambí rupive. Upeicha avei iporã oñeñangareko ka'aguýre ome'e haguã tekove porã opaichagua anuros oĩva ko tendápe.

Ñe'edytee: ava rembiapo; mba'ichagua tekove; tekove aty okakuaáva tenda mara'yme; táva raity oĩva tavaguasu apytépe; mboy tekove; yvy jepuru.

RESUMO

A população humana tem gerado impactos significativos nos ecossistemas naturais por meio de mudanças no uso do solo resultando em alterações na estrutura das comunidades de fauna e flora e conseqüentemente na dinâmica da metacomunidade. Essas comunidades locais resultam de um processo de filtragem biótica e abiótica das espécies no pool regional, sendo a dispersão um processo chave para a colonização e manutenção da diversidade dentro das comunidades locais de uma metacomunidade. Neste contexto, o objetivo deste estudo é compreender a variação espacial e avaliar os efeitos das características ambientais dos habitats locais e da paisagem circundante na estruturação das comunidades de anuros. Para isso, foram amostrados um total de 26 corpos d'água em duas fazendas (San Ramón [n=13] e San Jorge [n=13]) localizadas na região de General Díaz, Chaco seco paraguaio. Foi registrado um total de 23 espécies de anuros, sendo que San Ramón abriga maior riqueza que San Jorge. Além disso, verificou-se que a diversidade beta entre localidades é maior do que dentro de cada localidade. Considerando todos os ambientes juntos, formando uma única metacomunidade, foi observado que tanto os fatores ambientais quanto os espaciais foram importantes na estruturação das comunidades locais, sendo os fatores ambientais 2,3 vezes mais importantes do que fatores espaciais. Observando que quanto maior o número de tipos de vegetação na borda, maior a riqueza. Verificou-se também uma autocorrelação espacial na riqueza, nos locais mais próximos, ou seja, dentro de uma mesma fazenda, apresentam riqueza mais semelhante e locais de fazendas diferentes apresentam maior variação na riqueza. Na área do Chaco seco estudada, 23% da variação na composição das espécies é explicada por características ambientais puras, 10% pelo componente espacial puro e 7% pela variação ambiental estruturada espacialmente. Relativamente à componente ambiental pura, a composição das espécies varia em função do tipo de vegetação da borda e do uso do solo. Dessa forma, a composição das espécies muda de acordo com os tipos de vegetação existentes na margem dos corpos d'água e o tipo de uso do solo existente no entorno do corpo d'água. A vegetação marginal é importante como local de canto e desova dos anuros, o que permite a partilha vertical do habitat. A variação da composição em relação à paisagem está relacionada à tolerância e exigências das espécies. Nove espécies ocorreram apenas em corpos d'água que possuíam florestas no entorno, enquanto duas espécies ocorreram apenas em corpos d'água imersos em matriz florestal. Assim, observou-se que a estrutura das comunidades locais de anuros em uma metacomunidade do Chaco seco paraguaio é determinada por processos baseados em nicho e dispersão. Além disso, verificou-se que a manutenção de áreas florestadas é de extrema importância para a manutenção da biodiversidade de anuros nessa região.

Palavras-chave: atividades antrópicas; composição de espécies; ecologia de comunidade; metacomunidade; riqueza; uso do solo.

ABSTRACT

The human population has generated relevant impacts on natural ecosystems through changes in land use resulting in alterations in the structure of the fauna and flora communities and, consequently, in the metacommunity dynamics. These local communities result from a biotic and abiotic filtering process of the species in the regional pool, with dispersion being a key process for colonization and maintenance of diversity within the local communities of a metacommunity. With this, this study aims to understand the spatial variation and evaluate the effects of environmental characteristics of the local habitats and the surrounding landscape on structuring anuran metacommunity. For this, a total of 26 water bodies were sampled in two ranches (San Ramón [n=13] and San Jorge [n=13]) located in the General Díaz region, Paraguayan dry Chaco. A total of 23 species of anurans were recorded, with San Ramón harboring higher species richness than San Jorge. In addition, it was verified that the beta diversity between locations is higher than within each location. Considering all water bodies together, forming a single metacommunity, it was observed that environmental and spatial factors were important in structuring local communities, with environmental factors being 2.3 times more important than spatial factors. It was found that the greater the number of vegetation types on the water's edge, the higher the amphibian richness. Spatial autocorrelation in species richness among the closest water bodies was also verified; water bodies within the same ranch present a more similar richness, and places from different ranches present a greater variation in richness. In the Chaco area studied, 23% of the variation in species composition is explained by pure environmental characteristics, 10% by the pure spatial component, and 7% by spatially structured environmental variation. Regarding the pure environmental component, the species composition varies depending on the type of edge vegetation and land use. In this way, the composition of species changes according to the types of vegetation existing on the margin of the water bodies and the type of land use existing in the surroundings of the water body. The marginal vegetation is important as a vocalization and oviposition site for anurans, allowing vertical habitat sharing. The variation in species composition concerning the landscape is related to the tolerance and requirements of the species. Nine species occurred only in water bodies that had nearby forests, while two species only occurred in water bodies immersed in a wooded matrix. In this way, it was observed that the structure of local anuran communities in a metacommunity of the Paraguayan dry Chaco is determined by niche-based and dispersal-based processes. In addition, it was verified that the maintenance of forested areas is essential for maintaining anuran biodiversity in this region.

Key words: anthropic activities; species composition; community ecology; metacommunity; richness; land use.

SUMARIO

| | |
|---|-----------|
| 1 INTRODUCCION | 12 |
| 2 OBJETIVOS Y METAS | 17 |
| 3 METODOLOGIA | 18 |
| 3.1 ÁREA DE ESTUDIO | 18 |
| 3.2 DELINEAMIENTO DE MUESTREO..... | 20 |
| 3.3 ANALISIS ESTADISTICO..... | 23 |
| 4 RESULTADOS | 25 |
| 5 DISCUSION | 32 |
| 6 CONSIDERACIONES FINALES | 37 |
| REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS | 38 |
| ANEXOS | 47 |

1 INTRODUCCION

La población humana en crecimiento ha generado impactos relevantes sobre los ecosistemas naturales por la conversión de paisajes naturales en paisajes antrópicos a través de cambios en el uso del suelo para la expansión de las fronteras agrícolas y la búsqueda de recursos naturales (Ellis, 2011). Estas acciones antrópicas impactan a partir de las características del microhábitat, el hábitat, el paisaje circundante e incluso una región biogeográfica (Naeem et al., 2012; McGill et al., 2015), teniendo como principales cambios en el paisaje, la pérdida y fragmentación de hábitats (Fahrig, 2017). Las transformaciones de áreas naturales en campos agrícolas, áreas de pastoreo o áreas urbanas resultan en cambio en la estructura de las comunidades de fauna y flora (McGill et al., 2015), principalmente de especies sensibles a las alteraciones ambientales como es el caso de los anfibios (Wells, 2007). Estos cambios de ecosistemas naturales suelen ir acompañados de una reducción en la riqueza de especies, por la pérdida de las especies más sensibles (Luke et al., 2017; Monteiro-Junior, 2014), es decir, especies nativas y especializadas se ven afectadas negativamente, mientras que las especies exóticas o generalistas tienden a verse afectadas positivamente (Dornelas et al., 2019). Además de la pérdida de especies, las alteraciones antrópicas en los ecosistemas naturales resultan en cambios en la composición de especies (Lantschner & Rusch, 2007; McGill et al., 2015; González-Martín del campo et al., 2019), pudiendo resultar en una homogeneización biótica, lo cual constituye uno de los efectos más recurrentes de las acciones humanas sobre la diversidad biológica (Goertzen & Suhling, 2018).

De acuerdo con la teoría sintética de la ecología de comunidades, son cuatro los procesos que generan y mantienen la biodiversidad en diferentes escalas espaciales: selección (procesos basados en el nicho), deriva ecológica (procesos neutros), especiación (más importante en amplias escalas espaciales) y la dispersión (que actúa también conectando las escalas espaciales) (Vellend, 2010). Las comunidades locales, mismo cuando constituidas por unidades discretas (por ejemplo, cuerpos de agua lénticos) o interligadas, son resultado de la selección de las especies del pool regional (Harrison & Cornell, 2008). En hábitats espacialmente discretos, la dispersión es un proceso clave que lleva a la colonización y manutención de la diversidad dentro de las comunidades (Mouquet & Loreau, 2003; Leibold et al., 2004; Leibold & Chase, 2018). Con esto, los cambios en paisajes naturales previamente continuos, acaban aislando los hábitats naturales, los cuales quedan rodeados por una matriz antropogénica (e.g., áreas de pastura) que

normalmente es menos permeable para la dispersión de los individuos (Fahrig, 2003), restringiendo el flujo de individuos (Prevedello & Vieira, 2010), aislando a las comunidades locales (Becker et al., 2007) y consecuentemente aumentando la posibilidad de extinciones locales por procesos de deriva (Vellend, 2010).

Los cambios en el uso del suelo terminan resultando en un paisaje más heterogéneo, con diferentes tipos de uso del suelo, alterando la cantidad, calidad y conectividad de los ecosistemas naturales (Tschardt et al., 2012). Una ecorregión que ha sufrido intensamente en los últimos años con cambios en el uso de suelo para el avance de las actividades agrícolas y ganaderas es el Chaco (Mereles & Rodas, 2009). Estudio realizado en el Chaco argentino sobre el uso del suelo y selección de hábitats muestra una variabilidad en cuanto a las adaptaciones y la plasticidad de las especies de anuros, constituyéndose determinantes importantes de la distribución espacial de ese grupo (Nieva-Cocilio et al., 2020). Sin embargo, es un hecho que el cambio en el uso del suelo constituye una de las principales causas de declino de las poblaciones de anuros, disminuyendo no solo los valores de riqueza sino alterando la composición de especies, siendo un asunto relevante para especies de anuros pertenecientes a la región chaqueña considerando la acelerada transformación de su ecosistema y su clima riguroso y fluctuante (Guzmán, 2021).

Además del proceso de dispersión y de cambios en el uso de suelo, la riqueza y la composición de las comunidades locales se ven influenciados por el proceso de selección, o sea, por gradientes ambientales abióticas y por interacciones interespecíficas por las especies del pool regional (Tilman, 1994; Cadotte & Fukami, 2005; Leibold & Chase, 2018). La elección y el uso del hábitat que sustenta la supervivencia y la aptitud de los organismos es dado por un proceso de respuestas comportamentales, conocido como teoría de selección de hábitats (Rosenzweig, 1981; Jones, 2001). De esta manera la riqueza y composición de las comunidades locales deberá variar en el espacio y en el tiempo, debido a que los ambientes, en este caso las comunidades locales, variarían en términos de recursos, condiciones y el grado de aislamiento. A lo largo de las gradientes ambientales en diferentes taxones, escalas y ambientes, es observada una relación consistente en el aumento de la disimilitud en la composición de especies a medida que la distancia geográfica entre las áreas se ve en aumento (Nekola & White, 1999; Buckley & Jetz, 2008) siendo relacionada principalmente a la restricción en la capacidad de dispersión (Nekola & White, 1999). En este contexto, los hábitats cercanos entre sí poseen una estructuración comunitaria más similar, dándose simplemente por esos hábitats

encontrarse más próximos unos de los otros o por presentar fisionomías y/o características ambientales similares (Garey & Silva, 2010; Provete et al., 2014). Siguiendo la lógica, esa variación espacial de las condiciones ambientales a lo largo de las gradientes ambientales da como resultado distintos hábitats que pueden ser colonizados por diferentes especies (Tews et al., 2004), como por ejemplo menores valores de riqueza de especies se encuentran acompañados por un menor número de modos reproductivos, particularmente debido a las variaciones en las condiciones ambientales (Silva et al., 2012) como también por la complejidad estructural del paisaje (Tews et al., 2004).

El cambio en la estructura del hábitat también influye en la composición de los conjuntos de especies (Lassau & Hochuli, 2004; Durães et al., 2005; Provete et al., 2014) como también en la riqueza de especies (Bazzaz 1975; Almeida et al. 2015; Melo et al., 2017). Características como los atributos estructurales de la vegetación (Tews et al., 2004) pueden determinar la ocurrencia o no de especies, apoyando la reproducción, anidación, desarrollo y alimentación de diferentes especies de animales, incluso anfibios (Halffter, 1991; Franklin et al., 2005). Por otro lado, cuanto más diferentes sean los ambientes en relación a sus características ambientales, mayor deberá ser la variación en la riqueza y composición, principalmente para los anfibios, debido a que las especies poseen diferentes requisitos ambientales por lo cual irán a seleccionar ambientes diferentes de acuerdo a las características del paisaje circundante (Pelinson et al., 2016; Signorelli et al., 2016; Almeida-Gomes et al., 2020, Albero et al., 2021) por los recursos y condiciones y por la fuerza de las interacciones interespecíficas en los ambientes locales (Silva et al., 2012, Loyola et al., 2014; Provete et al., 2014) como también de acuerdo a la región donde están inseridos (Buckley & Jetz, 2008).

La susceptibilidad alta de los anfibios ante cambios en el ambiente como ser la vulnerabilidad ante la desecación (Wells, 2007) se debe a que corresponden a un grupo taxonómico de vertebrados, ectotérmicos, que poseen la piel permeable, ciclo de vida bifásico, con huevos sin cascara y que presentan modos de reproducción mayormente acuática (Haddad & Prado, 2005; Wells, 2007). En este sentido, cabe señalar que los remanentes de bosque en los paisajes agropecuarios juegan un papel sumamente importante como refugio para las poblaciones de ranas (Silva & Rossa-Feres, 2007). Esta desconexión espacial entre el lugar donde se refugia la especie (es decir, el bosque) y el lugar donde se reproduce (es decir, cuerpo del agua) es uno de los principales factores en la disminución de las poblaciones de anuros (Becker et al., 2007). Así, la distancia de los cuerpos de agua en relación a los remanentes de bosque influye en la riqueza y

composición de las comunidades (Silva et al., 2012).

Conforme lo mencionado anteriormente la selección de hábitat es afectada debido a que alterar el ambiente significa alterar los recursos y las condiciones disponibles (Jones, 2001; McGill et al., 2015). De esta forma la selección de los ambientes utilizados por los organismos para su reproducción se ven comprometidas pues ellos seleccionan los ambientes de acuerdo con la estructura de los mismos (Pombal, 1997; Duellman & Trueb, 1994). La presencia de vegetación en el margen del cuerpo de agua favorece la presencia de determinadas especies (Vasconcelos et al., 2009), dependiendo del tipo de vegetación, estas pueden brindar refugio contra los depredadores (Pelinson et al., 2016), servir de sitio de oviposición y/o de vocalización los cuales se encuentran fuertemente relacionados al modo reproductivo de cada especie (Rossa-Feres & Jim, 2001). La vegetación fluctuante en cuerpos de agua lénticos pasa a tomar un papel importante en la estructuración de las comunidades de especies con modo de reproducción acuática como son los anuros (Pombal, 1997), debido a que determinadas especies utilizan como sitios de vocalización (Cardoso & Haddad, 1992), sirviendo a la vez también como abrigos y evitando la depredación (Volkmer et al., 2019). Así también, el hidroperiodo puede considerarse un factor importante en la estructuración de comunidades de anuros (Lescano et al., 2013; Knauth et al., 2018), su disposición espacial como su entorno juegan un papel en la distribución de especies que presentan reproducción acuática en ambientes lénticos (Pelinson et al., 2016). Estudios han demostrado que una mayor riqueza de especies tiende a ocurrir en sitios con hidroperiodos temporarios, debido a que reduce la probabilidad de la relación depredador-presa (Alford, 1989; Magnusson & Hero, 1991; Fincke, 1999) ya que peces depredadores de renacuajos y huevos requieren hábitats acuáticos permanentes (Ahuatzin Flores et al., 2015). Las características físico-químicas del agua como la salinidad constituyen factores que regulan la presencia de determinadas especies en el sitio (Kearney et al., 2012) dependiendo directamente del nivel de tolerancia de las mismas (Gordon et al., 1961) reflejando respuestas individualistas por especie a un entorno cambiante (Lawyer, 1993). Para la mayoría de los anfibios resulta difícil lidiar con medios salinos debido a que los mismos no presentan estructuras especializadas para la eliminación del exceso de sal incorporado (Schmidt-Nielsen & Lee, 1962, Faravelli, 2015). Sin embargo, estudios han comprobado que algunas especies presentan la capacidad de tolerar concentraciones de alta salinidad extrema como *Xenopus laevis*, *Bufo viridis* y *Fejervarya cancrivora*. (Gordon et al., 1961).

La necesidad de inventariar y monitorear la biodiversidad, principalmente

de anfibios (Wells, 2007), es urgente dada la actual crisis de biodiversidad que enfrentamos (McGill et al., 2015). Actualmente, son reconocidas 87 especies de anfibios para Paraguay, de las cuales aproximadamente el 30% se encuentran bajo algún grado de amenaza (Motte et al., 2019). Sin embargo, aún existen varias lagunas en cuanto al conocimiento sobre la anurofauna de Paraguay, incluso con varias áreas que nunca han sido muestreadas (Brusquetti & Lavilla, 2006). En este sentido, el acelerado y continuo cambio observado en el paisaje del Chaco paraguayo causa una preocupación en cuanto a la reducción de las poblaciones de anuros. Sus principales causas se dan por la pérdida y degradación de los hábitats, el cambio climático, la introducción de especies exóticas, las enfermedades y la contaminación (Alford & Richards, 1999; Eterovick et al., 2005). Con todo, estudios dirigidos al levantamiento y cuantificación de la diversidad biológica son de suma importancia para la comunidad científica como así también para la toma de decisiones por parte de las agencias ambientales.

2 OBJETIVOS Y METAS

Este estudio tiene como objetivo general entender la variación espacial y evaluar los efectos de características ambientales de los hábitats locales y del paisaje circundante en la estructuración de las comunidades de anuros. Más específicamente, realizar un inventario sobre las especies de anuros que ocurren en un área del Chaco seco nunca antes inventariada. Caracterizar ambientalmente los cuerpos de agua utilizados por los anuros para su reproducción y caracterizar el paisaje circundante en cada cuerpo de agua. Por último, analizar los efectos de los factores ambientales y espaciales sobre la riqueza y composición de especies de las comunidades de anuros. Este estudio busca aportar datos bioecológicos relevantes que permitan encaminar a futuro otras investigaciones, incluso servir como base eficaz para desarrollar estrategias de conservación y subsidiar acciones de manejo que permitan el monitoreo de las poblaciones.

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDIO

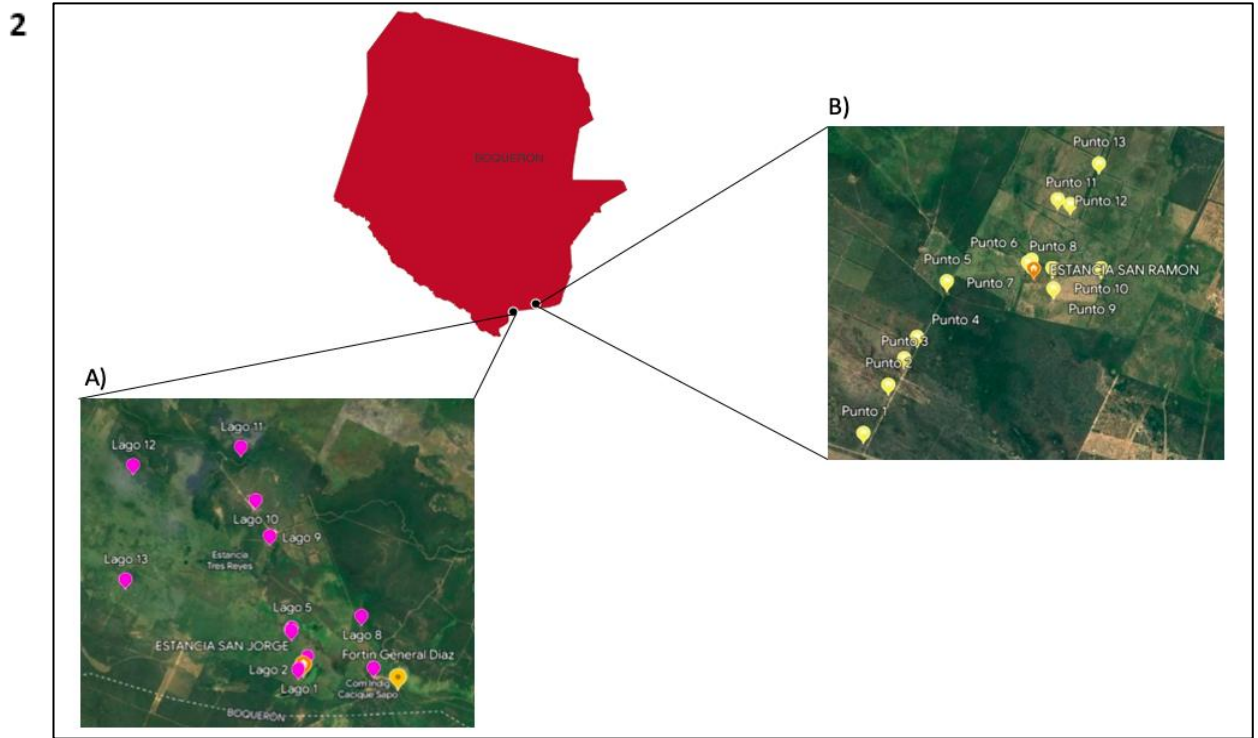
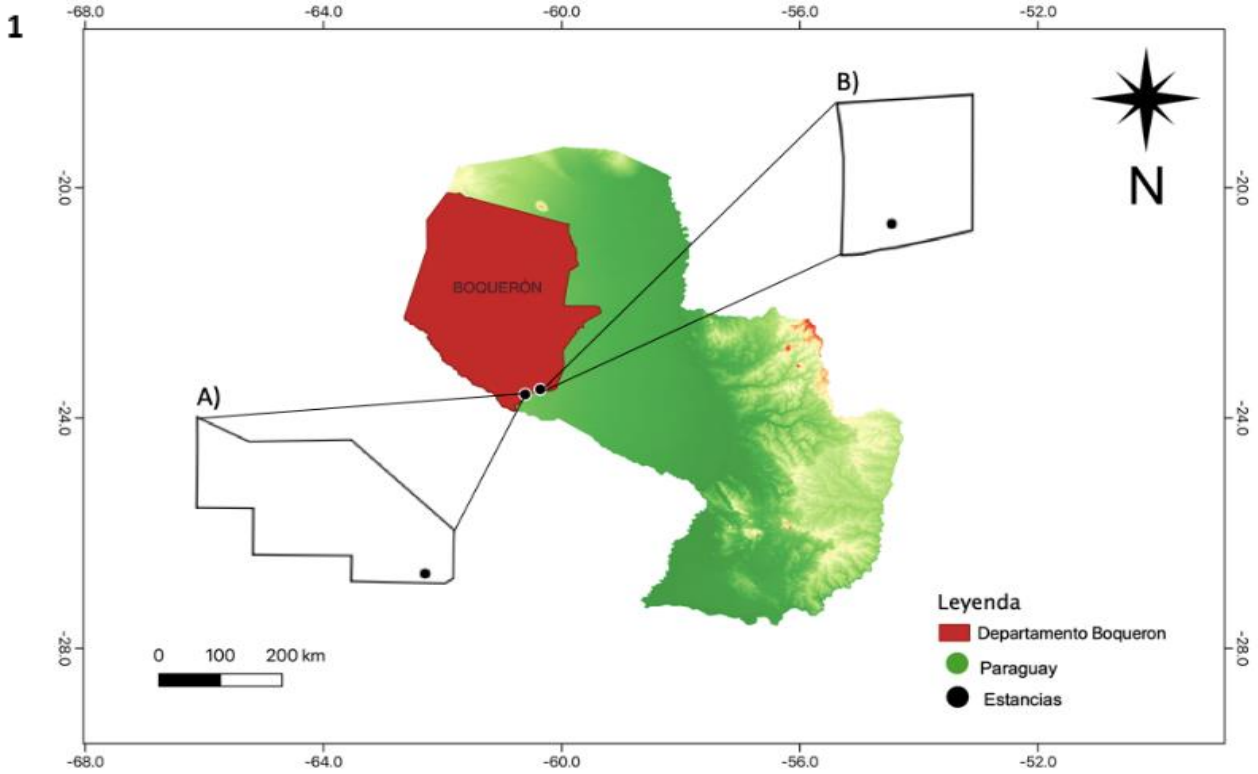
Esta investigación fue realizada en el Chaco paraguayo en la región occidental del Paraguay. El Chaco paraguayo cuenta con una superficie total de aproximadamente 240.887,9 km² constituyendo un 25,4% del Gran Chaco Americano (Gill et al., 2020). El Chaco paraguayo es dividido en cinco ecorregiones: Chaco húmedo, Chaco seco, Médanos, Pantanal y Cerrado (Mereles et al., 2013), siendo una clasificación reconocida formalmente por el Ministerio del Ambiente y Desarrollo Sostenible (MADES) a través de la Resolución N° 614/2013. El Chaco seco según la clasificación climática de Köppen, el cual considera los límites de la vegetación con relación a elementos climáticos como temperatura y aridez en sentido noroeste-sureste, presenta zonas con clima predominante de estepario cálido (BSh) y de sabana tropical (Aw) (Peel et al., 2007). La temperatura promedio para todo el Chaco paraguayo oscila entre 13°C y 34°C, estimándose un incremento de temperatura promedio anual que podrían oscilar entre 17°C y 40°C, siendo temperaturas forma máximas entre los meses de diciembre a enero, y mínimas entre los meses de junio y julio (Gill et al., 2020). Las precipitaciones ocurren fundamentalmente durante el verano, mientras que la sequía resulta ser la condición más normal en invierno, registrándose una media anual acumulada que va de 407 a 1422 mm previéndose un aumento en valores mínimos y máximos anuales de precipitación, entre 425 y 1.444 mm en la región chaqueña entre los periodos de 2021-2030 (Gill et al., 2020).

Los suelos en el Chaco paraguayo son de origen fluviolacustre, formados por sedimentos finos como arena fina, limos y arcillas; presentando con frecuencia horizontes impermeables que determinan la formación de pantanos (Popolizio, 1970). Las lluvias convectivas o de inestabilidad, propias del verano, caracterizadas por sus campos pluviométricos desorganizados, terminan originando verdaderas inundaciones debido a la rápida saturación de los suelos y la escasa pendiente (Bruniard et al., 1978). La disponibilidad hídrica y el contenido de arena y arcilla ejercerán una influencia sobre el tipo de vegetación. La vegetación del Chaco paraguayo está formada por bosques húmedos, palmares, grandes pastizales húmedos, bosques xerófilos con abundante presencia de cactáceas arbóreas y rastreras, conocido habitualmente como “monte chaqueño” y formaciones abiertas parecidas a sabanas, con árboles dispersos que se encuentran sujetos a la influencia clima, hidrología y geomorfología del Chaco (Madroño, s.f.).

Específicamente en el Chaco seco la vegetación dominante es el bosque xerófilo alternado con pastizales en los paleocauces de suelo arenoso. En las áreas bajas, la salinidad y las restricciones en el drenaje condicionan la composición florística, emergiendo palosantales, algarrobales y chañares (Burkart et al., 1999).

El área de estudio consiste en dos propiedades privadas, una de ella denominada “Estancia San Jorge” (23°35'20,7"S, 60°36'43,6"O), con una superficie total de 12.500 hectáreas, ubicada en una región del Chaco seco, específicamente en un lugar denominado Fortín General Díaz, a una altitud aproximada de 143 metros sobre el nivel del mar, correspondiente al Distrito de Mariscal Estigarribia, en la divisa de los departamentos Presidente Hayes y Boquerón. La estancia San Jorge se encuentra distribuida en pastura y campo natural destinado a la actividad agrícola y ganadera, área boscosa y humedales. A aproximadamente 40 km de distancia, dentro del departamento de Presidente Hayes se encuentra la otra propiedad denominada “Estancia San Ramon” (23°30'09,1"S, 60°21'33,2"W), con una superficie total de 2.500 hectáreas, ubicada en la zona de Avalos Sánchez; la misma presenta una mayor área boscosa en comparación con la estancia San Ramón, áreas de pastura, campo natural, no presenta áreas destinadas a la agricultura y hace aproximadamente un año las actividades ganaderas han cesado por motivos de una seca extrema. La estancia San Jorge presenta una mayor extensión de suelo de textura más arcillosa mientras que en la estancia San Ramón el suelo en la mayor parte del área es de tipo arenoso (Gill et al., 2020), así también, el suelo es más salino que la estancia Ramón. El río Pilcomayo presenta crecidas estacionales, iniciándose a mediados de diciembre, inundando gran parte de la superficie perteneciente a la Estancia San Jorge, llegando a su pico máximo en el mes de abril, volviendo a bajar su nivel a partir del mes de junio, quedando prácticamente seco en el mes de septiembre (época de sequía). Cabe hacer mención que la crecida del río Pilcomayo no afecta a la Estancia San Ramón (Figura 1).

Figura 1. Mapa de localización del presente estudio. 1. Mapa de Paraguay A) Límites de San Jorge. B) Límites de San Ramón. 2. Mapa del departamento de Boquerón A) Estancia San Jorge con los sitios muestreados. B) Estancia San Ramón con los sitios muestreados.



3.2 DELINEAMIENTO DE MUESTREO

Se procedió a realizar la recolección estandarizada de anuros adultos, en dos propiedades rurales privada en el Chaco Paraguayo. Se muestrearon un total de 26 cuerpos de agua lénticos, siendo 13 sitios de muestreo para cada propiedad rural, los

cuales fueron seleccionados de manera que abarcaran diferentes contextos de paisaje. Los cuerpos de agua fueron seleccionados tras la realización de dos expediciones previas destinadas al reconocimiento del área en los meses de agosto y octubre de 2022. Cada cuerpo de agua fue muestreado cuatro veces a lo largo del estudio, una vez al inicio de la temporada de lluvias (noviembre 2022), otras en pleno apogeo de la temporada de lluvias (enero 2023), la tercera (marzo 2023) y una última recolección al final de la temporada de lluvias (mayo 2023). Para ello, fueron aplicados los métodos de muestreo en sitios de reproducción (Scott Jr. & Woodward, 1994) datos bioacústicos (Drewry & Rand, 1983) y encuentros ocasionales (Crump & Scott, 2004). Las búsquedas de adultos se realizaron por la noche, dependiendo del tamaño del área fueron implementados uno de los dos tipos de procedimientos: en áreas menores el muestreo consistió en bordear el cuerpo de agua una única vez mientras que en cuerpos de agua mayores se tuvo en cuenta un esfuerzo total de recolección de al menos 60 minutos por cuerpo de agua. De esta manera, para cada cuerpo de agua se obtuvieron informaciones sobre la riqueza y la composición de especies.

Los anfibios fueron identificados en campo y posteriormente liberados en el mismo local de recolección. En caso de la imposibilidad de realizar la identificación en campo, algunos individuos fueron recolectados, sacrificados, fijados e inscritos en la Colección Científica del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay. Los especímenes recolectados fueron sacrificados con benzocaína. La fijación fue realizada en una solución de formalina al 10% y conservados posteriormente en alcohol al 70%. La identificación de las especies fue realizada mediante comparaciones directas con descripciones publicadas, comparación con especímenes depositados en la citada colección científica, y también mediante consulta a taxónomos del área.

Las características estructurales de los cuerpos de agua y el paisaje circundante fueron examinadas siguiendo las recomendaciones de Hamer & McDonnell (2008). Las variables ambientales estructurales de los cuerpos de agua evaluados fueron: (1) Hidroperíodo, dividido en dos categorías, permanente y temporal; siendo considerados como permanente aquellos sitios que durante las cuatro colectas estuvieron con agua, por otro lado, cuerpos de agua temporario son aquellos que al menos en una de las colectas se encontraban sin agua. (2) Porcentaje de cobertura vegetal en la superficie del agua; fue obtenida por estimación visual con ayuda de fotografías aéreas obtenidas con ayuda de un dron. (3) Área del cuerpo de agua, estimada por ecuaciones geométricas más similares a la forma de cada cuerpo de agua; (4) Tipos de vegetación en el borde del cuerpo de agua, de acuerdo con las siguientes categorías: (i) Vegetación herbácea, (ii) Vegetación arbustiva,

(iii) Árboles dispersos y (iv) Árboles densos; siendo datos obtenidos por visualización directa en campo como también por fotografías tomadas en cada cuerpo de agua; (5) Número de tipos vegetación en el borde del cuerpo del agua, obtenidos a través de la sumatoria por cuerpo de agua de los datos obtenidos para la cuarta variable citada. (6) Salinidad del cuerpo de agua, medido en campo por refractómetro. En el paisaje circundante fueran consideradas las siguientes variables: (7) Distancia del cuerpo de agua al remanente de bosque más cercano, datos obtenidos con el Gps y medidos con auxilio de Google Earth®; (8) Tipos de uso del suelo alrededor del cuerpo de agua en un radio hasta 300 metros: (i) bosques; (ii) pastura (ganadería), (iii) usos urbanos (construcciones), (iv) cuerpos de agua; siendo obtenidos a través de visualización directa en campo y con auxilio de Google Earth®.

Utilizamos los gradientes espaciales como un indicador de dispersión para estructurar la metacomunidad. Las interacciones espaciales entre los cuerpos del agua se describieron utilizando los Moran Eigenvector Maps (MEM) (Dray et al., 2006). Estos predictores espaciales se generan realizando un producto de elemento a elemento entre una matriz de ponderación espacial centrada (A) y una matriz de conectividad (B), lo que produce la matriz W (Dray et al., 2006). Según Dray et al. (2006) y Bauman et al. (2018), existen varias métricas que se pueden utilizar para producir las matrices A (por ejemplo, función neutral, lineal o cóncava) y B (por ejemplo, triangulación de Delaunay, grafo de Gabriel, grafo de vecindad relativa), pero en la mayoría de las investigaciones se eligen de manera arbitraria. Sin embargo, hoy en día existe una estrategia que permite la selección de las mejores técnicas para las matrices A y B. Este procedimiento consiste en enumerar todas las técnicas potenciales para obtener las matrices A y B (Bauman et al. 2018). La precisión del mejor subconjunto de enfoques espaciales en capturar patrones espaciales en Y se evalúa comparando las numerosas matrices W formadas con una variable respuesta (composición de especies = matriz Y). Luego, se evalúan las diversas matrices W creadas en relación a una variable respuesta (en este caso composición y riqueza de especies) para determinar la precisión del mejor subconjunto de métodos espaciales en representar los patrones espaciales en la variable respuesta. Para seleccionar el mejor subconjunto de variables MEM basado en el valor más alto de R^2 ajustado (Bauman et al., 2018), esta optimización utiliza una selección hacia adelante (*forward selection*) con un criterio de doble detención (Blanchet et al., 2008). Debido a la implicación de múltiples comparaciones para obtener las mejores matrices A y B, se aplicó la corrección de Sidak (Bauman et al., 2018). En este caso, solo se seleccionó el MEM1 y se utilizó como variable predictora espacial en los análisis estadísticos subsiguientes.

3.3 ANALISIS ESTADISTICOS

Para comprobar el suficiente esfuerzo de muestreo y comparar la riqueza entre las localidades fue aplicada la curva de rarefacción basada en muestras, debido a la naturaleza de los datos (cualitativos), obteniéndose una representación gráfica del número de especies presentes en el área de estudio en función de los eventos de colecta (Gotelli & Colwell, 2001). Para la construcción de los gráficos se utilizaron 9999 aleatorizaciones. Cabe señalar que para dicho análisis fueron considerados los datos obtenidos con los métodos de búsqueda activa en sitios de reproducción, bioacústica y encuentros ocasionales. Se aplicó el Test-T de Student, a fin de corroborar si existe alguna diferencia en cuanto a la riqueza media de anuros por cuerpo de agua entre las dos estancias, utilizando un valor de alfa = 5%. Para dicho análisis fueron considerados únicamente los datos obtenidos por cuerpo del agua, es decir, por los métodos de búsqueda activa y bioacústica.

Para evaluar la variación en la composición de especies entre las estancias, fueron considerados los datos obtenidos a través de búsqueda activa en sitios de reproducción y bioacústica aplicando el índice de similitud de Jaccard. El índice de Jaccard es dado a partir de una matriz con datos cualitativos (presencia/ausencia) de las especies de cada evento de colecta. A los efectos de proceder a la comparación de la composición de especies entre las dos estancias fue utilizado el análisis de PERMANOVA (Permutation Multivariate Analysis of Variance). Este es método multivariante no paramétrico que compara la similitud de los grupos (dentro y entre) utilizando matrices de distancias y de un P-valor proporcionado a través de técnicas de permutación (en este caso, 9999 aleatorizaciones), utilizando la matriz triangular de similitud en la composición usando la distancia de Jaccard (Anderson, 2014).

Previamente a la implementación de los análisis, fue realizado la eliminación de las variables multicolineales a partir del método de Factor de Inflación de Varianza (VIF), siendo admitidas solo variables predictoras con $VIF < 3$ (Zuur et al., 2010). Con ello, ninguna variable fue eliminada en los análisis siguientes. Posteriormente, todas las variables predictoras cuantitativas fueron estandarizadas por el método Z-score. A fin de analizar la influencia de variables estructurales de los cuerpos de agua, del paisaje circundante y espaciales sobre la variación espacial de la riqueza de anuros, fueron utilizados los métodos de Partición Jerárquica (PJ; Chevan & Sutherland, 1991). La PJ proporciona el porcentaje

de explicación de las medidas (R^2), desglosado en el efecto de una variable individualmente "I" y el efecto de la interacción de una variable dependiente con las demás variables independientes "J" (Mac Nally, 2002). La prueba se basa en la estadística Z (Z-score), donde el efecto de cada variable se obtuvo mediante 1000 permutaciones aleatorias de la matriz de datos, y la significancia se basó en el intervalo de confianza superior al 95%, considerándose significativos los valores de $Z > 1,65$ (Mac Nally, 2002).

Para evaluar la relación existente entre la composición de especies y las variables predictoras de la estructura del cuerpo de agua, paisaje y espacial, se utilizó el análisis de Redundancia parcial (pRDA; Legendre & Legendre, 2012). A fin de comprender los efectos de cada conjunto de variables (ambientales y espaciales) separadamente, fue utilizado el análisis de partición de la variación (Borcard et al., 1992), se trata de un procedimiento basado en permutaciones que calcula la varianza explicada por fracciones individuales y compartidas luego de obtener los valores de R^2 para cada paso (Peres-Neto et al. 2006). Este método proporcionó una explicación del ambiente puro (locales y paisaje), del espacio puro (MEM), de la variación ambiental estructurada espacialmente (interacción entre ambiente y espacio) y de los residuos (fracción no explicada por el modelo).

4 RESULTADO

En el Chaco seco de la zona de General Diaz fueron encontrados 23 especies de anfibios, pertenecientes a cinco familias, siendo la familia Leptodactylidae la más rica con 10 especies, seguida Hylidae con ocho especies, Bufonidae y Microhylidae con dos especies cada uno y, por último, a la familia Ceratophryidae con una única especie (Tabla 1). Las especies *L. chaquensis* (96% de los cuerpos del agua) y *P. platensis* (92% de los cuerpos del agua) fueron las más abundantes presentes en casi todos los cuerpos de agua. Por lo contrario, las especies *C. cranwelli*, *L. apepyta*, *L. latinasus*, *L. cf. macrosternum* y *P. albonotatus* fueron encontradas una única vez en un único cuerpo de agua.

Tabla 1. Inventario de especies de anfibios anuros encontradas en las estancias San Jorge y San Ramón, zona de Gral. Diaz, Chaco, Paraguay, entre noviembre 2022 y mayo 2023.

| Familia/ Especie | San Jorge | San Ramón |
|---------------------------------------|-----------|-----------|
| Bufonidae | | |
| <i>Rhinella diptycha</i> | x | x |
| <i>Rhinella major</i> | x | x |
| Ceratophryidae | | |
| <i>Ceratophys cranwelli</i> | | x |
| Hylidae | | |
| <i>Boana raniceps</i> | x | x |
| <i>Dendropsophus nanus</i> | x | |
| <i>Phyllomedusa sauvagii</i> | | x |
| <i>Pithecopus azureus</i> | x | x |
| <i>Pseudis platensis</i> | x | x |
| <i>Scinax acuminatus</i> | x | x |
| <i>Scinax nasicus</i> | | x |
| <i>Trachycephalus typhonius</i> | | x |
| Leptodactylidae | | |
| <i>Leptodactylus apepyta</i> | | x |
| <i>Leptodactylus bufonius</i> | x | x |
| <i>Leptodactylus chaquensis</i> | x | x |
| <i>Leptodactylus fuscus</i> | | x |
| <i>Leptodactylus latinasus</i> | x | |
| <i>Leptodactylus luctator</i> | x | x |
| <i>Leptodactylus cf. macrosternum</i> | | x |
| <i>Leptodactylus podicipinus</i> | x | x |
| <i>Physalaemus albonotatus</i> | | x |
| <i>Physalaemus biligonigerus</i> | x | x |
| Microhylidae | | |
| <i>Dermatonotus muelleri</i> | | x |
| <i>Elachistocleis haroi</i> | x | x |

Fuente: Autoria propia, 2023

Figura 2. Representantes de la anurofauna de la región de Fortín Gral. Díaz, Chaco seco paraguayo: **A** *Physalaemus biligonigerus*; **B** *Pithecopus azureus*; **C** *Leptodactylus chaquensis*; **D** *Boana raniceps*; **E** *Phyllomedusa sauvagii*; **F** *Dermatonotus muelleri*; **G** *Pseudis platensis*; **H** *Leptodactylus fuscus*; **I** *Leptodactylus luctator*; **J** *Ceratophrys cranwelli*; **K** *Trachycephalus typhonius*; **L** *Rhinella major*; **M** *Leptodactylus bufonius*; **N** *Leptodactylus aepyta*; **O** *Scinax acuminatus*; **P** *Elachistocleis haroi*; **Q** *Rhinella diptycha*; **R** *Leptodactylus latinasus*; **S** *Scinax nasicus*; **T** *Dendropsophus nanus*; **U** *Leptodactylus podicipinus*; **V** *Physalaemus albonotatus*; **W** *Leptodactylus macrosternum*.



Fuentes: Lina Acosta, Michel Garey y Antonella López; **V:** Luis Tejo y **W:** A. Lima

|

Como es observado, la curva de rarefacción se aproxima a la asíntota en ambas localidades, lo que indica que, con el aumento significativo del esfuerzo de muestreo, aún se pueden registrar algunas pocas especies en las áreas (Figura 3). Nótese que no existe superposición entre los intervalos de confianza de las curvas indicando de esta forma que San Ramón presenta un mayor número de especies en comparación a la estancia San Jorge, siendo 21 especies (91,3% del total) encontradas en San Ramón y 14 especies (60,8%) en San Jorge. De esta forma, 12 de las especies (52,2%) fueron registradas tanto en la estancia San Jorge y San Ramón y 11 especies (47,8%) fueron exclusivas de una de las estancias. Conforme el resultado dado por el análisis de PERMANOVA, se puede concretar que la diversidad beta entre localidades es mayor que dentro de cada localidad ($F = 6,047$; $P = 0,0002$), demostrando que existe variación en la composición de especies entre las dos estancias estudiadas. Siendo nueve especies (39,1%) fueron encontradas exclusivamente en la estancia San Ramón (*C. cranwelli*, *P. sauvagii*, *S. nasicus*, *T. typhonius*, *L. apepyta*, *L. fuscus*, *L. cf. macrosternum*, *P. albonotatus* y *D. muelleri*) y apenas dos especies (8,6%) fueron registradas únicamente en San Jorge (*D. nanus* y *L. latinasus*). La riqueza media de anfibios por cuerpo de agua fue 1,7 veces mayor en la estancia San Ramón en comparación a San Jorge ($U = 25,5$; $P = 0,002$; Figura 4).

Figura 3. Curva de rarefacción basada en muestras, indicado la relación entre los muestreos realizados y la riqueza de especies de la región de General Díaz, Chaco seco. SR: Estancia San Ramón; SJ: Estancia San Jorge.

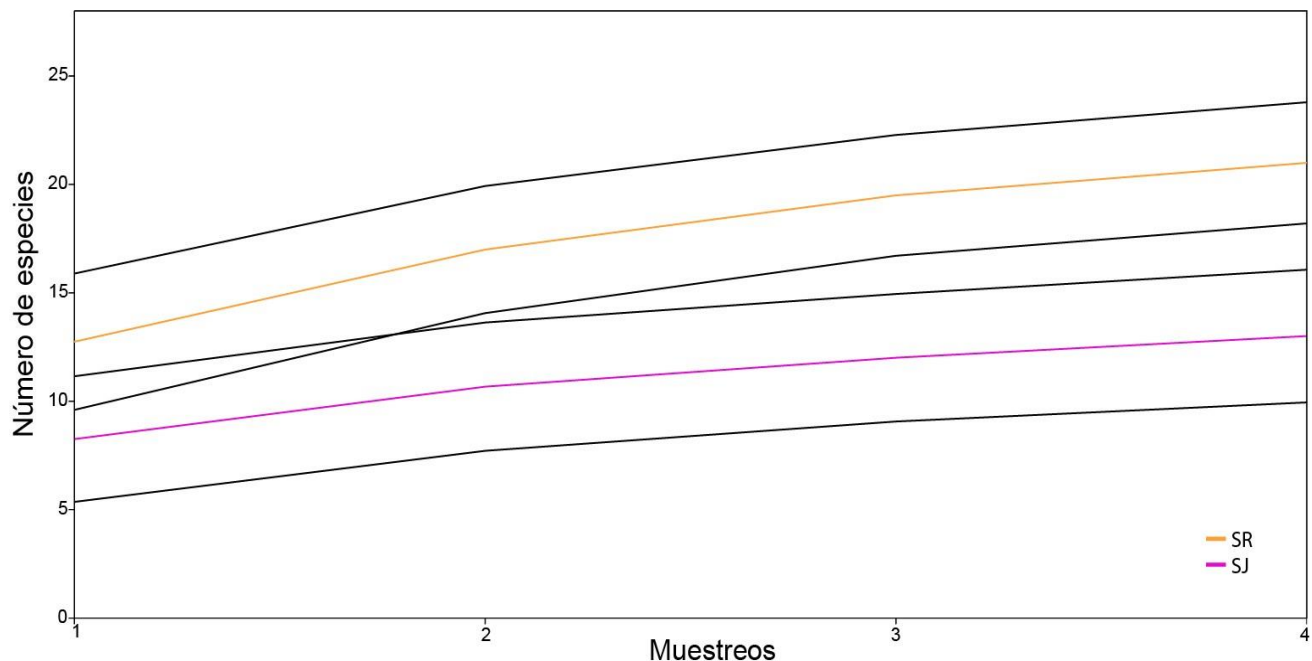
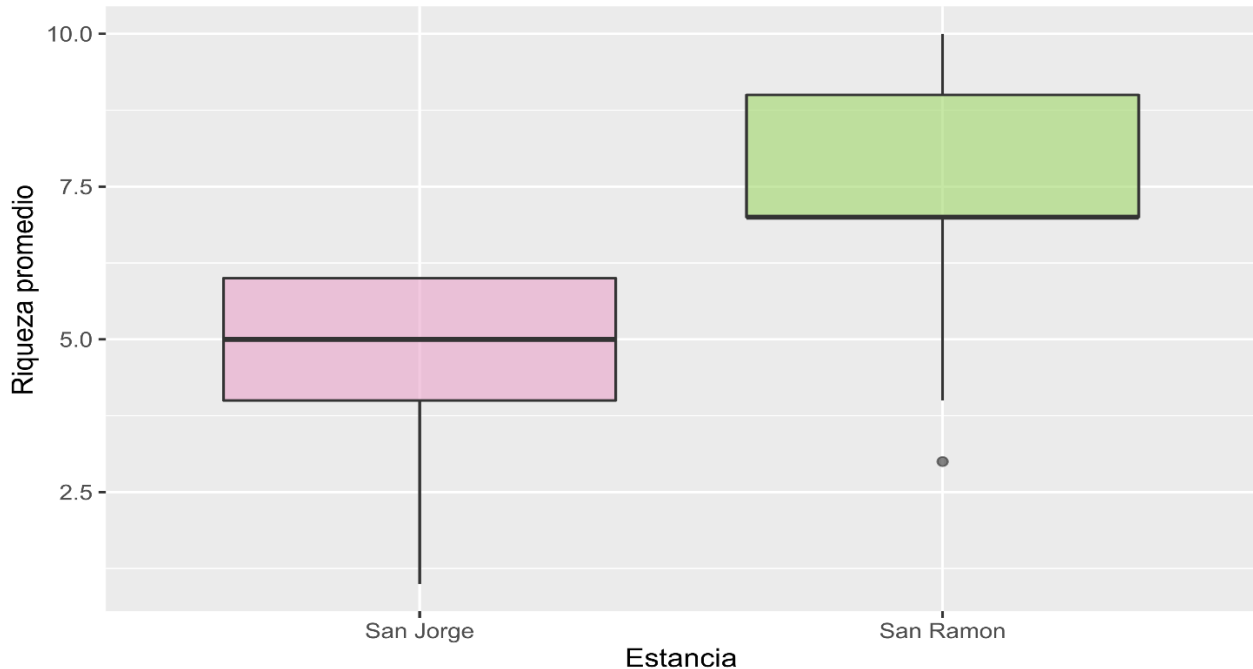


Figura 4. Gráfico del Test T, indicando la riqueza media de las estancias San Jorge y San Ramón.



En cuanto al resultado dado por el análisis de Partición Jerárquica (HP), las variables que mejor explican la variación existente en la riqueza de especies de anuros de la región de Gral. Díaz, Chaco seco paraguayo son el número de tipos de vegetación en el borde de los cuerpos del agua y lo vector espacial (MEM1) (Tabla 2; Figura 5). Constatando que cuanto mayor el número de tipos de vegetación en el borde del cuerpo de agua, mayor será la riqueza de especies (Figura 6). Asimismo, locales más próximos tienden a tener una riqueza parecida, o sea, locales de una misma estancia presentan una riqueza semejante y locales de diferentes estancias presentan riquezas diferentes (Figura 7).

Tabla 2. Resultados del análisis de Partición Jerárquica (HP), la columna I corresponde al efecto independiente, o sea, efecto aislado de la variable y la columna J es el efecto compartido, o sea, de ella con otras variables. Las variables en negrito son las que presentaron significancia ($P < 0,05$).

| Variables | I | J | Total | Z-score |
|--|--------------|--------------|--------------|-------------|
| Vegetación en el agua | 0.024 | 0.002 | 0.022 | 0.39 |
| Área | 0.056 | 0.017 | 0.073 | 0.39 |
| Número de tipos vegetación de borde | 0.124 | 0.237 | 0.361 | 2.12 |
| Salinidad | 0.010 | 0.021 | 0.032 | 0.77 |
| Distancia hasta bosque más cercano | 0.048 | 0.118 | 0.166 | 0.24 |
| Tipo de vegetación de borde | 0.223 | 0.250 | 0.473 | 0.30 |

| | | | | |
|--------------|--------------|--------------|--------------|-------------|
| Uso de suelo | 0.281 | 0.229 | 0.510 | 0.74 |
| MEM1 | 0.127 | 0.266 | 0.394 | 2.20 |

Figura 5. Puntuaciones Z de la aleatorización de partición jerárquica. La línea indica el intervalo de confianza (95%) señalando la contribución individual de cada variable. V.Ag= Vegetación en el agua; Área; N.V.B= Número de tipos de vegetación de borde; Sal= Salinidad; D.A.B= Distancia hasta bosque más cercano; T.V.B= Tipos de vegetación de borde; U.U= Uso de suelo y MEM1.

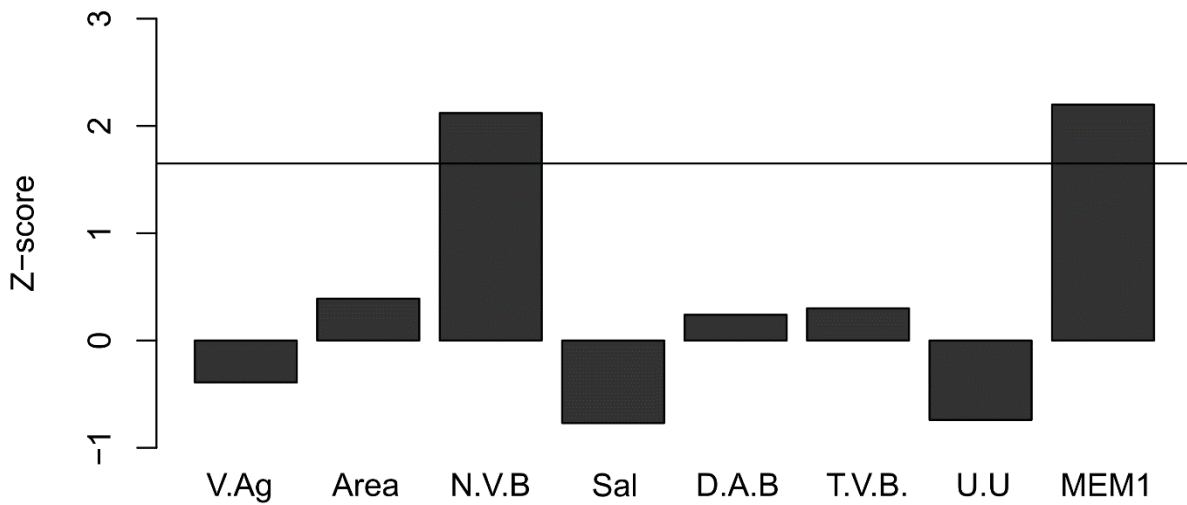


Figura 6. Gráfico indicando la relación existente entre lo número de tipos de vegetación de borde y la riqueza de especies en los cuerpos del agua en la región del Chaco seco paraguayo.

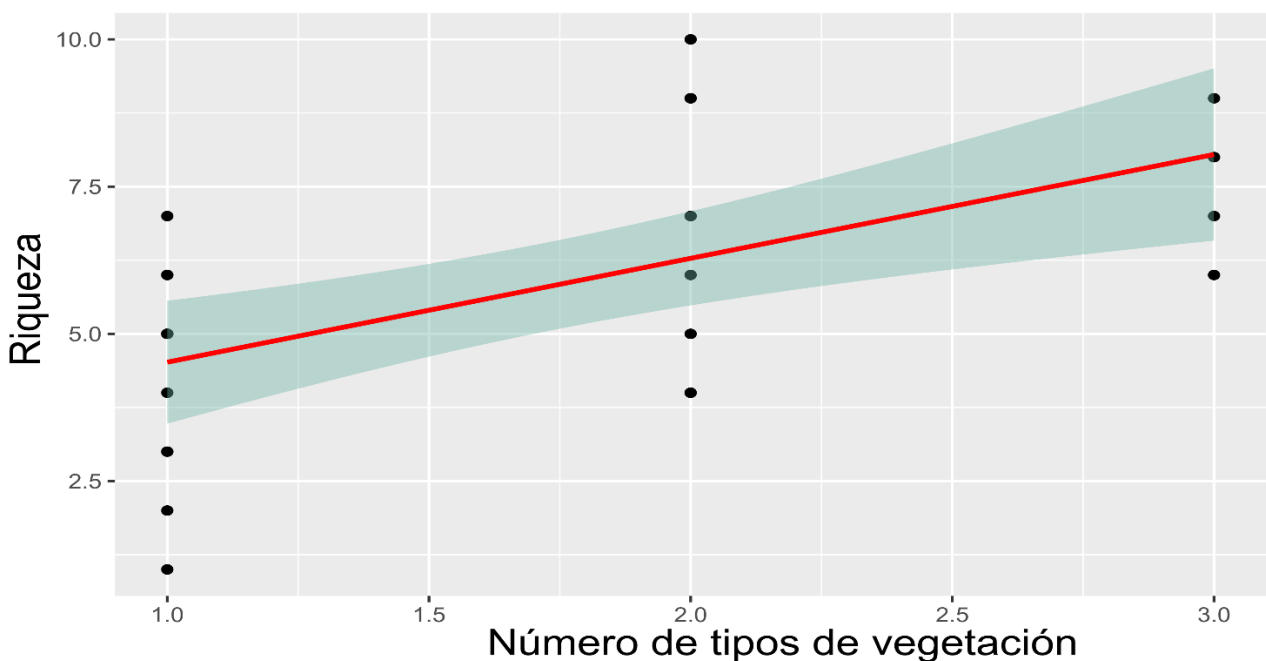
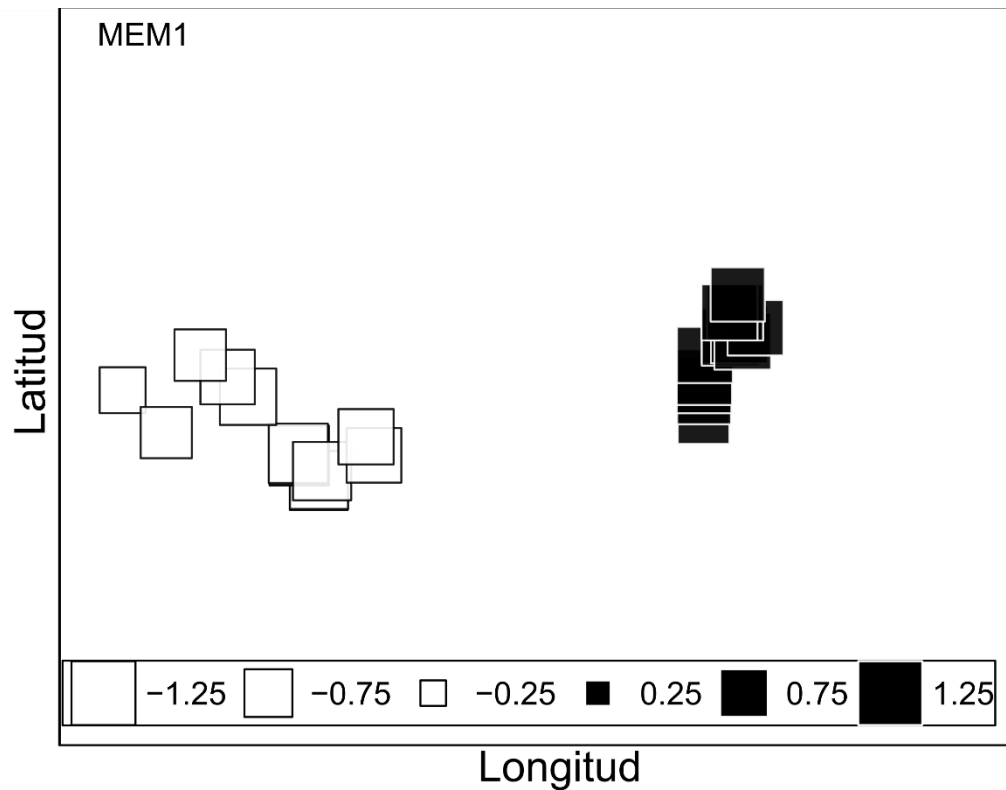
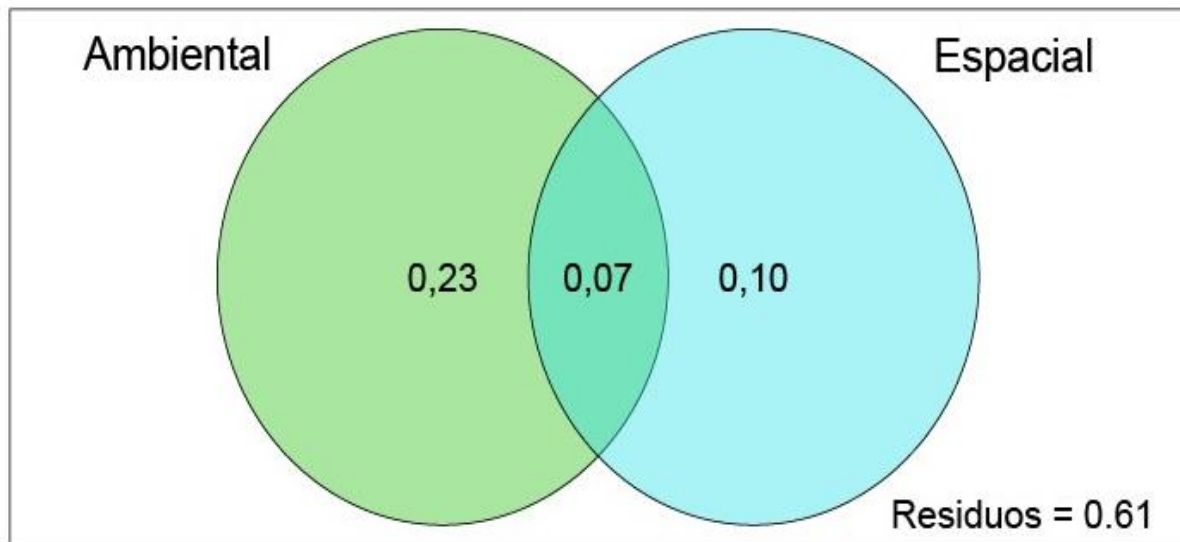


Figura 7. Gráfico indicando la estructuración espacial capturada por el primer eje de la ordenación espacial a través del análisis de Moran Eigenvector Maps (MEM1) en relación a la riqueza de especies de anuros en los cuerpos del agua en la región del Chaco seco paraguayo.



El Análisis de Redundancia parcial (RDAP) apuntó que características ambientales y el espacio explicaron la variación en la composición de especies de anuros en la región de Fortín Gral. Díaz ($R^2_{adj} = 0,23$; $P = 0,01$). Se observó que el 23% de la diversidad beta es explicada puramente por las características ambientales ($P = 0,008$) y 10% de la variación es explicada puramente por el espacio ($P = 0,082$). La variación ambiental espacialmente estructurada explica el 7% de la diversidad beta, o sea, lugares más próximos presentan características ambientales más parecidas resultando en una composición de especies más similares. En cuanto a las características ambientales más relevantes para este estudio son el tipo de vegetación de borde del cuerpo de agua y el uso de suelo. El componente espacial fue representado por el MEM1, el cual indica una autocorrelación espacial en la composición entre locales dentro de una estancia, indicando que cuanto mayor la distancia mayor la restricción espacial, o sea, mayor la limitación en la dispersión (Figura 8).

Figura 8. Gráfico de Venn con la partición de la variación en la composición de especies de anfibios anuros de la región de Fortín Gral. Díaz, Chaco seco paraguayo. Los valores representan el porcentaje de explicación de cada componente.



5 DISCUSION

Fueron encontradas 23 especies de anfibios anuros, pertenecientes a cinco familias, en la región de Fortín Gral. Díaz, Chaco seco paraguayo: siendo la más rica la familia Leptodactylidae (10 especies). Se verifico que la riqueza encontrada en la región de Fortín Gral. Díaz, es superior a otros estudios realizados en la región del Gran Chaco e inferior a un estudio realizado en el Chaco argentino, en la provincia de Corrientes, donde registraron 27 especies (Curi et al., 2014), entre ellas la especie *Odontophrynus americanus* (Odontophrynidae) quien no ocurre en el Chaco Seco paraguayo (Weiler et al., 2013). En Mato Grosso do Sul, Brasil, fueron registradas 14 especies de anuros, pertenecientes a tres familias (Silva, 2013), todos registrados en Fortín Gral. Díaz. En un inventario realizado en el departamento de Boquerón, Paraguay, fueron registradas 14 especies de anuros, no siendo encontrada la familia Ceratophryidae (Núñez & Weiler, 2015), la cual fue encontrada en Fortín Gral. Díaz. En las estancias San Ramón y San Jorge se han registrado más del 80% de especies que ocurren en el departamento de Boquerón (Weiler et al., 2013). La información sobre la distribución de especies de anuros con la que cuenta Paraguay es a nivel departamental (Brusquetti & Lavilla, 2006; Weiler et al., 2013) pudiendo las especies ocurrir dentro del departamento, sin embargo, no en el área muestreada. La gran riqueza de especies encontradas en las áreas de estudio evidencia la importancia de la región para la conservación de los anfibios anuros del Chaco paraguayo.

La especie *Leptodactylus cf. macrosternum* fue encontrada en la región de Fortín Gral. Díaz, Chaco seco paraguayo. La misma ha sido citada por primera vez para Paraguay en el año 1926, sin embargo, hasta el momento no se había localizado material de referencia por lo cual se propuso su exclusión de la lista de anuros del Paraguay (Brusquetti & Lavilla, 2006). Con ello, después de casi 100 años, se tiene la redescubierta de dicha especie, lo que fortalece la necesidad de revalidar su inclusión al listado de especies del Paraguay. Además, esto refuerza la necesidad de realizar más inventarios en la región del Chaco.

Se verificó una variación en la riqueza y composición de especies entre las dos estancias, siendo que la estancia San Ramón abriga una mayor riqueza de especies. La estancia San Jorge presenta grandes áreas destinadas a la explotación ganadera lo que implica una transformación en el paisaje al reemplazar la vegetación nativa por áreas de pastura. Por otro lado, la estancia San Ramón presenta mayor cantidad de áreas boscosas favoreciendo la ocurrencia de especies que prefieren este tipo de ambiente.

De esta manera, el grado de tolerancia de las especies a los cambios antrópicos (e.g., deforestación, ganadería etc.) podrían explicar esta diferencia observada ya que conlleva a una variabilidad en cuanto a las adaptaciones y la plasticidad de las especies de anuros (Nieva-Cocilio et al., 2020). Por ejemplo, la familia más rica de las zonas ya inventariadas del Chaco es Leptodactylidae (Curi et al., 2014; Nuñez & Weiler, 2015; estudio actual), especialmente del género *Leptodactylus*, siendo el más diverso en el Chaco Seco, representando el 25% de las especies de anuros de la ecorregión (Cruz et al., 1992; Brusquetti & Lavilla, 2006). Sin embargo, la mayoría de las especies chaqueñas de *Leptodactylus* son capaces de habitar en áreas alteradas por el hombre (Medina, 2017). Por otro lado, las especies de hábitos arbóreos han ocurrido únicamente en la estancia San Ramón, entre ellas *Phyllomedusa sauvagii*. La disminución de cobertura boscosa genera un impacto negativo para las especies arbóreas, disminuyendo drásticamente la ocupación de *P. sauvagii* en áreas más abiertas (Guzmán, 2021). Por tanto, las variaciones en la riqueza y composición entre las dos estancias parecen ser resultados del uso y ocupación del suelo, destacando la importancia de mantener parches boscosos en el pasaje.

La variación en la riqueza de especies de anuros entre los cuerpos del agua en la zona de Fortín Gral. Díaz, Chaco seco paraguay, fue determinado por el número de tipos de vegetación de borde del cuerpo de agua y por la distancia entre ellos. Fue comprobado que la variación de la riqueza de especies en la región estudiada también se ve influenciada por factores espaciales, lo cual ha sido observado en otros estudios con comunidades de anuros (Almeida et al., 2015; Melchior et al., 2017). Los cuerpos del agua dentro de cada estancia presentaron riqueza de especies similares, sin embargo, al comparar cuerpos del agua entre las estancias se observó una mayor variación en la riqueza. Esta estructuración espacial en la riqueza parece ser resultado del filtrado de especies del pool regional en cada estancia, ya que, en la estancia de San Ramón, donde hay una mayor riqueza de especies, los cuerpos de agua albergan una mayor diversidad de especies en comparación con los cuerpos de agua en la estancia de San Jorge. Esto se debe a que cuanto mayor es el pool regional, mayor tiende a ser el pool local de especies (Cornell & Lawton, 1992, Gonçalves-Souza et al., 2013). Además, cuanto mayor la diversidad de tipos de vegetación en el borde del cuerpo de agua, mayor fue la riqueza de especies. Esta relación ya ha sido observada en comunidades de anuros en la Mata Atlántica (Silva et al., 2011). La mayor diversidad de tipos de vegetación en el borde implica una mayor diversidad de microhábitats para los anuros (Menín et al., 2005), como sitios de canto y puesta de huevos, lo cual favorece el compartimiento de hábitat entre las especies

y, en consecuencia, alberga una mayor riqueza de especies (Van Buskirk, 2005, Vasconcelos & Rossa-Feres, 2008, Vasconcelos et al., 2009, Oliveira & Eterovick, 2010). De tal manera que en los cuerpos de agua con una mayor estratificación vegetal se permite la presencia de hílideos que ocupan el estrato arbóreo, arbustivo (Cardoso et al., 1989), como por ejemplo *P. sauvagii*, especies que ocupan el estrato herbáceo, como *Dendropsophus nanus* (Sousa et al., 2019), y además los leptodactílideos que ocupan los microhábitats en el suelo. De esta forma, hábitats más heterogéneos reflejan una mayor complejidad estructural para sitios de vocalización y reproducción tanto en estratos verticales como horizontales (Silva et al., 2012).

La diversidad beta es explicada con mayor peso por las características puramente ambientales (23%) seguida por los componentes espaciales puros (10%), siendo un 7% de la diversidad beta explicada por las variaciones ambientales espacialmente estructuradas. La mayor importancia de las variables ambientales en relación a las espaciales ya fue observada en otras metacomunidades de anuros en pequeña escala espacial (Prado & Rossa-Feres, 2014; Pelinson et al. 2022), sin embargo, hasta donde se sabe esta es la primera evaluación de este tipo para el Chaco. Los procesos basados en la dispersión en relación a la configuración espacial de los cuerpos de agua tuvo un efecto 2,3 veces menor que los procesos basados en el nicho, demostrando que a una distancia espacial menor de 14km, o sea, cuerpos de agua dentro de una misma estancia, las especies consiguen dislocarse y seleccionar hábitats disponibles siempre que las características ambientales de los cuerpos de agua presenten los requerimientos necesarios de las especies (Leibold et al., 2004; Leibold & Chase, 2018). La variación en la capacidad de dispersión de los anfibios (Smith & Green, 2005) hace que algunas poblaciones de especies de la metacomunidad pueden estar más aisladas que otras. Sabiendo que los anuros adultos rara vez se dispersan fuera de sus áreas de reproducción o de un pequeño grupo de cuerpos de agua cercanos (Semlitsch, 2008), la distancia entre las estancias acaba por restringir la dispersión de algunas especies, resultando en comunidades locales más similares cuando se encuentran dentro de la misma estancia. Estos resultados evidencian que, a pesar de la importancia de los procesos basados en la dispersión, los procesos basados en el nicho fueron los procesos dominantes para explicar la estructura de la metacomunidad de anuros del Chaco.

La variación de la composición de especies de anuros entre cuerpos del agua en la región de Fortín General Díaz fue determinada principalmente por el tipo de vegetación en el borde y el tipo de uso de suelo. El tipo de vegetación en el borde del cuerpo de agua

influye directamente en la ocurrencia y uso de recursos de determinadas especies de anuros. Características ambientales relacionadas a la vegetación como ser el tipo de vegetación, reflejan la aptitud estructural del cuerpo de agua para determinadas especies de anuros, especialmente por ser sitios de canto y oviposición y servir de refugio contra depredadores en el caso de renacuajos como también los adultos recién metamorfoseados (Egan & Paton 2004; Silva et al., 2012). De esta forma, los modos reproductivos de las especies imponen restricciones al uso de determinados hábitats (Dixon & Heyer, 1968) el cual guarda estrecha relación con características morfológicas y fisiológicas de las especies (Conte & Machado, 2005). Por ejemplo, anuros adultos son capaces de evitar la reproducción en ambientes donde presenten peligro de depredación en relación a sus huevos (Petranka et al., 1994). De esta forma, cuerpos de agua que presentan determinados tipos de vegetación son colonizadas por especies con requerimientos e historias de vida que les permita desarrollarse en ella (Silva et al. 2012).

El uso y la ocupación del suelo por diferentes prácticas influyeron directamente en la diversidad beta de anuros en el Chaco, de tal manera que algunas especies se encontraron exclusivamente en cuerpos del agua con áreas boscosas en el paisaje (i.e., *L. aepyta* y *E. haroi*). La presencia de áreas boscosas en el paisaje es de gran importancia para el mantenimiento de las poblaciones de anuros del Chaco. Estudios realizados en Bosque Atlántico han demostrado que los fragmentos de bosque, incluso los fragmentos pequeños, pueden tener un impacto en la diversidad de anfibios proporcionando hábitats adecuados para la migración y alimentación de anfibios (Becker et al., 2007; Silva & Rossa-Feres, 2011; Silva et al., 2011, 2012). La desconexión espacial entre las áreas boscosas donde los adultos habitan y los lugares de reproducción se ha señalado como uno de los principales factores del declive de las poblaciones de anuros, ya que, durante el proceso de dispersión hacia los ambientes de reproducción, las especies son más vulnerables a los depredadores y corren un mayor riesgo de desecación (Becker et al., 2007). De esta forma, la manutención de las comunidades locales se da por la dispersión de los anuros adultos, colonizando hábitats disponibles (Gibbs, 1993) por lo cual la estructuración del paisaje como ser el tipo de uso de suelo influye directamente en la distribución y composición de las especies. Además de las áreas boscosas, la reducción de la disponibilidad de áreas húmedas dentro de la estructura del paisaje acarrea un impacto negativo en la movimentación de los individuos generando un aumento en el grado de aislamiento de las comunidades de anuros (Semlistch & Bodie, 1998; Gibbs, 2000). En conclusión, las conexiones entre las comunidades de anuros son establecidas por los mecanismos de

dispersión de las especies, colonizando nuevos ambientes, manteniendo poblaciones en ambientes desfavorables y consecuentemente alterando la composición y dinámica de la metacomunidad (Leibold et al. 2004; Leibold & Chase, 2018). Conforme lo expuesto, la riqueza y composición de especies de anfibios anuros en la región de General Díaz son determinados principalmente por la estructuración del ambiente. Con ello, la protección y aumento de áreas boscosas dentro de los establecimientos de producción, constituyen uno de los puntos claves para la conservación y manutención de estas y otras comunidades de organismos.

6 CONSIDERACIONES FINALES

En los últimos años, el Chaco seco ha experimentado una gran tasa de deforestación a raíz de la expansión de la producción ganadera (Thompson, 2018), repercutiendo en alteraciones estructurales del paisaje y de los cuerpos del agua y consecuentemente en las comunidades de anfibios anuros de la región. Esta preocupante problemática ambiental ha motivado a la realización de este estudio el cual dió un panorama más amplio y detallado sobre la situación de la anurofauna en la región del Chaco seco. En este contexto, la línea investigativa sobre anfibios en la región chaqueña es bastante pobre, por lo que la falta de información sobre la biodiversidad del Chaco sigue siendo un desafío para futuros estudios. Sin embargo, este trabajo, hasta donde se sabe, es el primer estudio sobre estructuración de metacomunidades de anuros en el Chaco. En este estudio se han registrado más del 80% de especies que ocurren en el departamento de Boquerón evidenciando la importancia de la región para la conservación de los anfibios anuros del Chaco paraguayo. En este punto, entre las especies registradas durante el estudio, se encuentra la especie *Leptodactylus* cf. *macrosternum*, la misma ha sido citada por primera vez para Paraguay en el año 1926. En este contexto, conforme el registro dado en este estudio y habiendo pasado casi 100 años de su primer hallazgo, amerita evaluar su reinserción al listado de anuros del Paraguay. Para ello, se sugiere la realización de previos análisis morfológicos y moleculares. Señalando que el espécimen y material genético del mismo se encuentran inseridos en la colección científica del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay. En vista a lo relatado, se observa la necesidad de realizar más trabajos de inventariados sobre la anurofauna en el Chaco paraguayo. Por otro lado, los procesos basados en el nicho fueron los procesos dominantes para explicar la estructura de la metacomunidad de anuros del Chaco. En vista a que la desconexión espacial entre las áreas boscosas donde los adultos habitan y reproducen, se ha señalado como uno de los principales factores del declive de las poblaciones de anuros (Becker et al., 2007). El presente estudio refuerza la importancia de la presencia de áreas boscosas en el paisaje para el mantenimiento y conservación de las poblaciones de anuros en el Chaco.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ahuatzin Flores, D. A. et al. Correlaciones ambientales de la densidad de renacuajos de anuros en un ambiente estacional. Trabajo de Conclusão de Curso. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, 2015.
- Albero, L. et al. Amphibian metacommunity responses to agricultural intensification in a Mediterranean landscape. *Land*, vol. 10, no 9, p. 924, 2021.
- Alford, R. A. Variation in predator phenology affects predator performance and prey community composition. *Ecology*, vol. 70, no 1, p. 206-219, 1989.
- Almeida-Gomes, M., et al. "How does the landscape affect metacommunity structure? A quantitative review for lentic environments." *Current Landscape Ecology Reports* 5.3: 68-75, 2020.
- Almeida, A. P. et al. Tadpole richness in riparian areas is determined by niche and neutral process. *Hydrobiologia*, vol. 745: 123-135, 2015.
- Anderson, D. R., & Kenneth P. B. Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *The Journal of wildlife management*: 912-918, 2002.
- Anderson, M. J. Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). *Wiley statsref: statistics reference online*, 1-15, 2014.
- Bauman, D. et al. Disentangling good from bad practices in the selection of spatial or phylogenetic eigenvectors. *Ecography*, 41(10), 1638-1649, 2018.
- Bazzaz, F. A. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*, vol. 56, no 2, p. 485-488, 1975.
- Becker, C. G. et al. Habitat split and the global decline of amphibians. *Science*, 318(5857), 1775-1778, 2007.
- Borcard, D. I. et al. "Partially out the spatial component of ecological variation." *Ecology* 73.3: 1045-1055, 1992.
- Borcard, D. & Legendre P. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153:51-68, 2002.
- Borcard, Daniel, et al. "Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales." *Ecology* 85.7: 1826-1832, 2004.
- Buckley, L. B., & Jetz, W. "Linking global turnover of species and environments." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105.46: 17836-17841, 2008.
- Burkart, Rodolfo et al. *Eco-regiones de la Argentina*. 1999.
- Burnham, K. P. et al. "AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons." *Behavioral ecology and sociobiology* 65.1: 23-35, 2011.

- Blanchet, F. G. et al. "Modelling directional spatial processes in ecological data." *ecological modelling* 215.4: 325-336, 2008.
- Bruniad, E. D. El gran Chaco argentino. Ensayo de interpretación geográfica. *Geografica. Revista del Instituto de geografía de la Universidad nacional de Nordeste Resistencia*, n. 4, p. 4-113, 1978.
- Brusquetti, F., & Lavilla, E. O. Lista comentada de los anfibios de Paraguay. *Cuadernos de Herpetología*, 20, 3-79, 2006.
- Cadotte, M. W. "Dispersal and species diversity: a meta-analysis." *The American Naturalist* 167.6: 913-924, 2006.
- Cadotte, M. W. & Fukami, T. Dispersal, spatial scale, and species diversity in a hierarchically structured experimental landscape. *Ecology letters*, v. 8, n. 5, p. 548-557, 2005.
- Cardoso, A. J. & Haddad, C. F. B. Diversidade e turno de vocalizações de anuros em comunidade neotropical. *Acta Zoologica Lilloana*, v. 41, p. 93-105, 1992.
- Cardoso, A. J. et al. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. *Rev. Brasil. Biol.* 49: 241-249, 1989.
- Conte, C. E. & Machado, R. A. Riqueza de espécies e distribuição espacial e temporal em comunidade de anuros (Amphibia, Anura) em uma localidade de Tijucas do Sul, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 22, p. 940-948, 2005.
- Cornell, H. V. & Lawton, J. H. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61: 1 – 12, 1992.
- Curi, L. M. et al. Composición, distribución espacial y actividad de vocalización de un conjunto de anuros dentro de la región fitogeográfica del Chaco Oriental. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85 (4), 1197-1205, 2014.
- Chevan, A., & Sutherland, M. Hierarchical partitioning. *The American Statistician*, 45(2), 90-96, 1991.
- Crump, M. L. & Scott, N. Y. Relevantamientos por Encuentros Visuales. *Medición y Monitoreo de la Diversidad Biológica: Métodos Estandarizados para Anfibios*. USA: Smithsonian Institution, p. 84-92, 2004.
- Dixon, J. R. & Heyer, W. R. Anuran succession in a temporary pond in Colima, Mexico. *Bull. Southern California Acad. Sci.* 67 (3) :129-137, 1968.
- Dornelas, M. et al. A balance of winners and losers in the Anthropocene. *Ecology Letters*, 22(5), 847–854, 2019. <https://doi.org/10.1111/ele.13242>
- Duellman, W. E., & Trueb L. *Biology of amphibians*. JHU press, 1994.
- Durães, R. et al. Comunidade de besouros rola-bosta (Coleoptera: Scarabaeidae) ao longo de um ecótono natural entre floresta e cerrado em Minas Gerais. *Neotropical*

Entomology, v. 34, p. 721-731, 2005.

Drewry, G. E. & Rand, A. S. Características de una comunidad acústica: ranas puertorriqueñas del género *Eleutherodactylus*. *Copeia*, pág. 941-953, 1983.

Dray, S. et al. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological modelling*, v. 196, n. 3-4, p. 483-493, 2006.

Egan, R. S. & Paton, P. W. C. Within-pond parameters affecting oviposition by wood frogs and spotted salamanders. *Wetlands*, vol. 24, no 1, p. 1-13, 2004.

Ellis, E. C. Transformación antropogénica de la biosfera terrestre. *Transacciones filosóficas de la Royal Society A: Ciencias matemáticas, físicas y de ingeniería*, vol. 369, nº 1938, pág. 1010-1035, 2011.

Fahrig, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, v. 34, n. 1, p. 487-515, 2003.

Fahrig, L. Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, v. 48, p. 1-23, 2017.

Franklin, E. et al. Relative effects of biotic and abiotic factors on the composition of soil invertebrate communities in an Amazonian savanna. *Applied Soil Ecology*, vol. 29, no 3, p. 259-273, 2005.

Fincke, O. M. Organization of predator assemblages in Neotropical tree holes: effects of abiotic factors and priority. *Ecological Entomology*, vol. 24, no 1, p. 13-23, 1999.

Garey, M. V. & Silva, V. X. Spatial and temporal distribution of anurans in a agricultural landscape in the Atlantic Semi-deciduous forest of southeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 5(1): 64-72, 2010.

Gibbs, J. P. Importance of Small Wetlands for the Persistence of Local Populations of Wetland-Associated Animals. *Wetlands*, 13, 25-31, 1993.
<http://dx.doi.org/10.1007/BF03160862>

Gibbs, J. P. Pérdida de humedales y conservación de la biodiversidad. *Biología de la conservación*, 14 (1), 314-317, 2000.

Gill, E. A. et al. Atlas del Chaco paraguayo. Asunción, Paraguay. WWF (World Wildlife Fund), DLR (Agencia Aeroespacial Alemana), 98 p, 2020.

Goertzen, D., & Suhling, F. Urbanization versus other land use: Diverging effects on dragonfly communities in Germany. *Diversity and Distributions*, 25(1), 38-47, 2019.
<https://doi.org/10.1111/ddi.12820>

González-Martín del Campo, F. et al. Diversidad de aves en sitios con distinto uso de suelo en Nuevo Conhuas, Calakmul, México. *Acta zoológica mexicana*, v. 35, 2019.

Gonçalves-Souza, T. et al. A critical analysis of the ubiquity of linear local–regional richness relationships. *Oikos*, 122(7), 961-966, 2013.

Gordon M. S. et al. Osmotic regulation in the crab-eating frog (*Rana cancrivora*). *J. Exp. Biol.* (38): 659-678, 1961.

Gotelli, N. & Colwell, R. K. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters*, vol. 4, no 4, p. 379-391, 2001.

Guzmán, A. E. Comparación de los patrones de distribución de ensambles de anuros del Chaco Semiárido argentino en ambientes con diferente grado de disturbio. Tese de Doutorado. Universidad Nacional de La Plata, 2021.

Haddad, C. FB, & Prado C. PA. "Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil." *BioScience* 55.3: 207-217, 2005.

Halffter, G. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Biogeographia—The Journal of Integrative Biogeography*, vol. 15, no 1, 1991.

Hamer, A. J., & McDonnell, M. J. Amphibian ecology and conservation in the urbanising world: A review. *Biological Conservation*, 141(10), 2432–2449, 2008.
<https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2008.07.020>

Harrison, S., & Cornell, H. Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology letters*, 11(9), 969-979, 2008.

Jones, J. Habitat selection studies in avian ecology: A critical review. *The Auk* 118: 557–562, 2001.

Kats, L. B. & Ferrer, R. P. Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Diversity and distributions*, v. 9, n. 2, p. 99-110, 2003.

Kearney, B.D. et al. Larval tolerance to salinity in three species of australian anuran: An indication of saline specialization in *Litoria aurea*. *PLOS ONE*. 7(8): e43427, 2012.

Knauth, D. S. et al. Partitioning tadpole beta diversity in highland ponds with different hydroperiods. *Freshwater Science*, vol. 37, no 2, p. 380-388, 2018.

Lantschner, M. V. & Rusch, V. Impacto de diferentes disturbios antrópicos sobre las comunidades de aves de bosques y matorrales de *Nothofagus antarctica* en el NO Patagónico. *Ecología austral*, v. 17, n. 1, p. 99-112, 2007.

Lassau, S. A. & Hochuli, D. F. Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography*, v. 27, n. 2, p. 157-164, 2004.

Lawyer P., Morin, P. Temporal overlap, competition and priority effects in larval anurans. *Ecology*. 74(1): 174-182, 1993.

Leibold, M. A. et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology letters*, v. 7, n. 7, p. 601-613, 2004.

Leibold, M.A. & Chase, J.M. *Metacommunity Ecology*. Monographs in Population Biology,

vol. 59. Princeton University Press, 2018.

Legendre, P., & Legendre L. Numerical ecology. Elsevier, 2012.

Lescano, J. N. et al. Composición y riqueza de anfibios y sus relaciones con las características de los sitios de reproducción en un sector de la Selva Atlántica de Misiones, Argentina. Cuadernos de herpetología, vol. 27, no 1, p. 35-46, 2013.

Lessard, JP, et al. Inferring local ecological processes amid species pool influences. Trends in ecology & evolution, vol. 27, no 11, p. 600-607, 2012.

Loyola, R. D., et al. "Clade-specific consequences of climate change to amphibians in Atlantic Forest protected areas." *Ecography* 37.1: 65-72, 2014.

Luke, S. H. et al. The impacts of habitat disturbance on adult and larval dragonflies (Odonata) in rainforest streams in Sabah, Malaysian Borneo. *Freshwater Biology*, 62(3), 491-506, 2017.

Mac Nally, R. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity & Conservation*, 11, 1397-1401, 2002.

Martínez-Solano, A. L., Arias, A., Lizana, M., & Bécares, E. Amphibian metacommunity responses to agricultural intensification in a Mediterranean landscape. *Land*, 10(9), 924, 2021.

Madroño, A. "El Chaco Paraguayo: ambientes naturales, sus aves y problemas de conservación." *Cotinga: journal of the Neotropical Bird Club* 4.

Magnusson W. E. & Hero, J. M. Predation and the evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. *Oecologia*, vol. 86, p. 310-318, 1991.

Medina, R. G. Predicción de distribución en anuros: uso de técnicas de modelado de nicho en especies del género *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), 2017.

Melo, S. O. et al. Tadpole species richness within lentic and lotic microhabitats: an interactive influence of environmental and spatial factors. *Herpetological Journal*, 27: 339-345, 2017.

Mereles, M. F., et al. "Análisis cualitativo para la definición de las ecorregiones del Paraguay occidental.", 2013.

Mereles, F. & Rodas, O. Deforestación, defaunación y protección de la riqueza biótica; El proceso de fragmentación y reducción de hábitat en el Chaco paraguayo y sus efectos sobre la biodiversidad. En: *Un Chaco sin Bosques: La pampa o el desierto del futuro*. Morello, Jo. 1a ed. Cap. IV - Buenos Aires, Orientación Gráfica Editora, 2009.

McGill, B. J. et al. Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(2), 104–113, 2015. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2014.11.006>

Monteiro-Junior, C. D. S. et al. Effects of urbanization on stream habitats and associated adult dragonfly and damselfly communities in central Brazilian Amazonia. *Landscape and*

Urban Planning, 127, 28-40, 2014.

Mouquet, N., & Loreau M. Community patterns in source-sink metacommunities. *The american naturalist* 162.5: 544-557, 2003.

Motte, M., Zaracho, V. et al. Estado de conservación y lista roja de los anfibios del Paraguay. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay*, 23(1), 1-66, 2019.

Naeem, S. et al. The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science*, 336(6087), 1401-1406, 2012.

Nekola, J. C., & White P. S. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of biogeography* 26.4: 867-878, 1999.

Nieva Cocilio, R. A. et al. Use of microhabitat and selection by an anuran assemblage from the Chaco Serrano of Argentina, 2020.

Núñez, K., & Weiler, A. Ensamble de anuros de la estancia montaña en el Chaco Seco (Boquerón, Paraguay). *Reportes Científicos de la FACEN*, 6(1), 41-44, 2015.

Olson, D. M., et al. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, vol. 51, no 11, p. 933-938, 2001.

Oliveira, F. F. R., & Eterovick, P. C. Patterns of spatial distribution and microhabitat use by syntopic anuran species along permanent lotic ecosystems in the Cerrado of southeastern Brazil. *Herpetologica*, 66(2), 159-171, 2010.

Pelinson, R. M. et al. Effects of grazing management and cattle on aquatic habitat use by the anuran *Pseudopaludicola mystacalis* in agro-savannah landscapes. *PloS one*, v. 11, n. 9, p. e0163094, 2016.

Pelinson, R. M. et al. Disentangling the multiple drivers of tadpole metacommunity structure in different ecoregions and multiple spatial scales. *Hydrobiologia*, 849(19), 4185-4202, 2022.

Peres-Neto, P. R. et al. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87(10), 2614-2625, 2006.

Peel, Murray C. et al. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and earth system sciences* 11.5: 1633-1644, 2007.

Petranka, J. W. et al. Breeding habitat segregation of wood frogs and American toads: the role of interspecific tadpole predation and adult choice. *Copeia*, 691-697, 1994.

Pires, A. S. et al. Vivendo em um mundo em pedaços: efeitos da fragmentação florestal sobre comunidades e populações animais. *Biologia da Conservação: Essências*. São Carlos, São Paulo, Brazil: 231-260, 2006.

Pombal Jr. J. P. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, vol. 57, no 4, p. 583-594, 1997.

- Popolizio, E. Algunos rasgos de la geomorfología del nordeste argentino. *Bol. Soc. Argent. Bot*, v. 11, p. 17-36, 1970.
- Prado, G. M., & Pombal Jr. J.P. Distribuição espacial e temporal dos anuros em um brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, sudeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional* 63.4: 685-705, 2005.
- Prado, V. H., & Rossa-Feres, D. D. C. The influence of niche and neutral processes on a neotropical anuran metacommunity. *Austral Ecology*, 39(5), 540-547, 2014.
- Prevedello, J. A., & Vieira, M. V. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation*, 19(5), 1205-1223, 2010.
- Provete, D. B. et al. Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. *Hydrobiologia*, 734(1), 69-79, 2014.
- Rossa-Feres, D. C. & Jim, J. Similaridade do sítio de vocalização em uma comunidade de anfíbios anuros na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, vol. 18, p. 439-454, 2001.
- Rosenzweig, M. L. A theory of habitat selection. *Ecology*, v. 62, n. 2, p. 327-335, 1981.
- Semlitsch, R. D. Differentiating migration and dispersal processes for pond-breeding amphibians. *Journal of Wildlife Management*, 72: 260–267, 2008.
- Semlitsch, R. D. & Bodie, J. R. Are small, isolated wetlands expendable? *Conservation biology*, vol. 12, no 5, p. 1129-1133, 1998.
- Signorelli, L. et al. Landscape context affects site occupancy of pond-breeding anurans across a disturbance gradient in the Brazilian Cerrado. *Landscape Ecology*, 31, 1997-2012, 2016.
- Silva, N. R. D. *Relações tróficas entre anfíbios anuros e formicidae no Chaco brasileiro*, 2013.
- Silva F. R. & Rossa-Feres D. C. Influence of terrestrial habitat isolation on the diversity and temporal distribution of anurans in an agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology*, 27:327–331, 2011.
- Silva F.R. et al. Value of small Forest fragments to amphibians. *Science* 332:1033, 2011.
- Silva, F. R. et al. Dependence of anuran diversity on environmental descriptors in farmland ponds. *Biodiversity and Conservation*, v. 21, p. 1411-1424, 2012.
- Silva, F. R. & Rossa-Feres, D. Uso de fragmentos florestais por anuros (Amphibia) de área aberta na região noroeste do Estado de São Paulo. *Biota Neotropica*, vol. 7, p. 141-147, 2007.
- Silva F. R. et al. An experimental assessment of landscape configuration effects on frog and toad abundance and diversity in tropical agro-savannah landscapes of southeastern Brazil. *Landscape Ecology*, 27:87–96, 2012.

Smith, M. A., & M. Green, D. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography*, 28(1), 110-128, 2005.

Sousa, D. L. H. et al. Distribuição espacial de anuros em vereda em Mato Grosso do Sul, Brasil. *Oecologia Australis*, v. 23, n. 4, 2019.

Scott Jr. N.J. & Woodward B. D. Standard techniques for inventory and monitoring: Surveys at breeding sites. In Heyer, W. R., M. A. Donnelly & R. W. McDiarmid (eds), *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.: 118-125, 1994.

Shaffer, B. H. et al. Muestreo cuantitativo de larvas de anfibios. *Medición y Monitoreo de la Diversidad Biológica: Métodos Estandarizados para Anfibios* (WR Heyer, MA Donnelly, R. McDiarmid, LC Hayek, and MS Foster, eds.). Smithsonian Institution Press, USA, 126-131, 1994.

Tews, J. et al. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of biogeography*, v. 31, n. 1, p. 79-92, 2004.

Tilman, D. "Competition and biodiversity in spatially structured habitats." *Ecology* 75.1: 2-16, 1994.

Thompson, J. J. et al. Densidad de yagareté (*Panthera onca*) en el Chaco Seco Paraguayo en relación al uso de la tierra. In: *Congreso Internacional de Manejo de Fauna de Latinoamérica y la Amazonía*, 2018.

Tuomisto, H. et al. "Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests." *Science* 299.5604: 241-244, 2003.

Tcharntke, T. et al. Moderación del paisaje de patrones y procesos de biodiversidad: ocho hipótesis. *Revisiones biológicas*, v. 87, n. 3, pág. 661-685, 2012.

Tscharntke, T. et al. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological reviews*, 87(3), 661-685, 2012.

Van Buskirk, J. Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. *Ecology*, 86(7), 1936-1947, 2005.

Vasconcelos, T. S., et al. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 87, no 8, p. 699-707, 2009.

Vasconcelos, T. S. & Rossa-Feres, D. C. Habitat heterogeneity and use of physical and acoustic space in anuran communities in southeastern Brazil. *Phyllomedusa*, 7 (2): 127-142, 2008.

Vellend, M. Conceptual synthesis in community ecology. *Quarterly Review of Biology*, 85(2), 183–206, 2010. <https://doi.org/10.1086/652373>

Vielliard, J. ME. A diversidade de sinais e sistemas de comunicação sonora na fauna brasileira. *Seminário Música Ciência Tecnologia*, v. 1, n. 1, 2004.

Vilkmer, B. M. et al. Understanding innovation ecosystems: A biomimetic approach. *Revue internationale d'intelligence économique*, vol. 11, no 2, p. 11-29, 2019.

Weiler, A. et al. *Anfibios del Paraguay*. Universidad Nacional de Asunción; Universidad de Salamanca, 2013.

Wells K. D. *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago press, 2007.

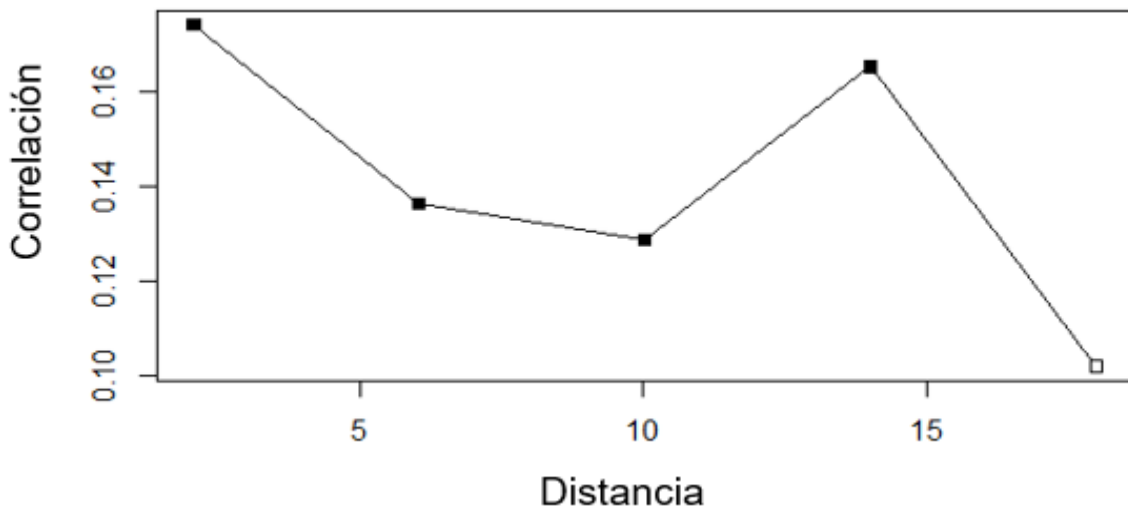
Zuur A. F. et al. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1:3-14, 2010.

ANEXOS

Anexo 1. Matriz de presencia/ausencia de especies registradas en la región de Fortín General Díaz, Chaco seco paraguayo.

| Locales | Estancia | B_raniceps | C_cranwelli | D_nanus | E_haroi | L_aepeyta | L_bufonius | L_chaquensis | L_fuscus | L_luctator | L_cf_macrosternum | L_podicipinus | P_sauvagii | P_albonotatus | P_biligonigerus | P_azureus | P_platensis | R_diptycha | R_major | S_acuminatus | S_nasicus | T_typhonius |
|---------|----------|------------|-------------|---------|---------|-----------|------------|--------------|----------|------------|-------------------|---------------|------------|---------------|-----------------|-----------|-------------|------------|---------|--------------|-----------|-------------|
| Lago1 | SanJorge | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Lago2 | SanJorge | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Lago3 | SanJorge | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Lago4 | SanJorge | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Lago5 | SanJorge | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Lago6 | SanJorge | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Lago7 | SanJorge | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Lago8 | SanJorge | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Lago9 | SanJorge | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Lago10 | SanJorge | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Lago11 | SanJorge | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Lago12 | SanJorge | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Lago13 | SanJorge | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Punto1 | SanRamon | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Punto2 | SanRamon | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Punto3 | SanRamon | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Punto4 | SanRamon | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| Punto5 | SanRamon | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Punto6 | SanRamon | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Punto7 | SanRamon | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| Punto8 | SanRamon | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Punto9 | SanRamon | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| Punto10 | SanRamon | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| Punto11 | SanRamon | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Punto12 | SanRamon | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Punto13 | SanRamon | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 |

Anexo 2. Gráfico de Correlograma, indicando la relación existente entre la distancia y la riqueza de especies. De esta forma se observa que a partir de los 14km aproximadamente la riqueza entre las especies pierde semejanza.



Anexo 3. Gráfico de ordenación (RDA), indicando la relación existente entre las especies y las diferentes variables (flechas negras). Observándose que las características ambientales más relevantes para este estudio son el tipo de vegetación de borde del cuerpo de agua y el uso de suelo.

