

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

Modelamiento de nicho ecológico de las ranas de cristal [Amphibia: Anura: Centrolenidae] del Ecuador a partir de registros de museología: predicción del área de ocupación y evaluación en relación con el Sistema Nacional de Áreas Protegidas del Ecuador.

MARÍA OLGA BORJA

Tesis de grado presentada como requisito para la obtención del título de Baccalaurus Scientiae en Ecología Aplicada

Quito, Mayo de 2009

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO
Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

HOJA DE APROBACIÓN DE TESIS

**Modelamiento de nicho ecológico de las ranas de cristal
[Amphibia: Anura: Centrolenidae] del Ecuador a partir de
registros de museología: predicción del área de ocupación y
evaluación en relación con el Sistema Nacional de Áreas
Protegidas del Ecuador.**

MARÍA OLGA BORJA

Stella de la Torre, Ph.D.

Directora de Tesis

Decana del Colegio de

Ciencias Biológicas y Ambientales

Quito, Mayo de 2009

© Derechos de autor

María Olga Borja

2009

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer por el apoyo brindado durante el siguiente estudio a: Stella De la Torre y Diego Cisneros-Heredia por sus valiosos comentarios y guías para el desarrollo del presente estudio, a Leo Zurita porque su ayuda fue esencial a lo largo de todo el proceso de trabajo, a Gunter Reck y Carlos Valle quienes me inspiraron a indagar estos temas, a David Romo quién además de ser amante de los anfibios posee un botiquín de conocimientos que salvó la presentación de este proyecto, a mis amigos y amigas y a mi familia.

RESUMEN

El nicho ecológico (fundamental) de 33 de las 48 especies de ranas de cristal [Amphibia: Anura: Centrolenidae] del Ecuador fue modelado. Registros de ocurrencia a partir de datos de colección de museos de historia natural fueron empleados. No se contó con datos de ausencia observada. Las variables ambientales provienen de bases de datos altitudinales y climáticos derivados de datos de estaciones meteorológicas tomados durante 50 años (1950-2000) e interpolados a una cuadrícula con resolución de 1km² para todo el Ecuador. Se emplearon inicialmente 20 capas SIG de variables bioclimáticas y en una segunda ocasión el subconjunto de variables que proveían mayor información al modelamiento de cada especie. El algoritmo empleado fue el de Máxima Entropía o Maxent, el cual identifica el patrón de características o condiciones idóneas para la ocurrencia de la especie y luego proyecta sus resultados a un espacio geográfico donde a cada celda del mapa le es asignado un valor de probabilidad (0-100%) de ocurrencia de la especie. Todos los análisis fueron llevados a cabo con una resolución espacial de 1km². Los resultados sugieren que el modelo es especialmente sensible a la correlación especial de los datos iniciales, con mejores resultados para especies de tierras altas, tendiendo a sobreestimar la distribución de especies de tierras bajas. Los resultados son un aporte preliminar al mapeo detallado de estas taxa. Se recomienda la realización de futuros estudios.

Palabras clave: nicho ecológico, área de ocupación, distribución, biogeografía, ranas de cristal, Ecuador.

ABSTRACT

The ecological niche (fundamental niche) was modeled for 33 of the 48 species of glass frogs [Amphibia: Anura: Centrolenidae] that occur in Ecuador. Species occurrence records from specimens deposited in collections of natural history museums were used. No observed absence records were available for building the models. Environmental variables were obtained from altitudinal and climatic data bases derived from weather station data sets obtained in a 50-year period (1950-2000) and interpolated to a 1km²-resolution grid for the entire Ecuadorian territory. Twenty GIS layers of bioclimatic variables were used initially in the modeling, in a second occasion only the subset of variables that contributed the most to each species' model was used. The modeling algorithm used was the Maximum Entropy algorithm or Maxent, which identifies the pattern of characteristics or conditions suitable for a species occurrence and then projects its results to a geographic space where each cell of the grid is assigned a value of suitability or probability (0-100% range) for the species to occur. All analyses were undertaken at a resolution of 1km². Results suggest that the model is specially sensitive to spatial correlation of raw data, and works better for species of higher altitude, over-estimating lower-altitude species' distribution. The results are a preliminary contribution to the detailed mapping of these taxa. Future studies are recommended.

Key words: Ecological niche, area of occupancy, distribution, biogeography, glass frogs, Ecuador.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	IV
RESUMEN	V
ABSTRACT	VI
TABLA DE CONTENIDOS	VII
LISTA DE TABLAS.....	IX
LISTA DE FIGURAS	XI
INTRODUCCIÓN.....	1
LAS RANAS DE CRISTAL	2
<i>Biodiversidad y endemismo de los centrolénidos en el Ecuador.....</i>	<i>3</i>
<i>Distribución de los centrolénidos en el Ecuador</i>	<i>4</i>
<i>Problemática general de la extinción de los centrolénidos.....</i>	<i>4</i>
EL ROL DEL MAPEO DE LA BIODIVERSIDAD PARA SU CONSERVACIÓN	6
MODELAMIENTO DEL NICHOS ECOLÓGICO	9
LAS ÁREAS PROTEGIDAS	12
<i>Protección de la Biodiversidad Global.....</i>	<i>12</i>
<i>Efectividad de las áreas protegidas</i>	<i>13</i>
<i>El Sistema Nacional de Áreas Protegidas.....</i>	<i>14</i>
<i>El futuro establecimiento de áreas protegidas</i>	<i>17</i>
OBJETIVOS DE INVESTIGACIÓN.....	18
<i>Objetivo Principal</i>	<i>18</i>
<i>Productos de investigación.....</i>	<i>18</i>
METODOLOGÍA.....	19
ÁREA DE ESTUDIO.....	19
SELECCIÓN DEL MODELO	19
SELECCIÓN DE LAS ESPECIES.....	21
<i>Datos de las especies.....</i>	<i>21</i>
<i>Geo-referenciación de registros de museología natural.....</i>	<i>21</i>
<i>Construcción de la muestra</i>	<i>23</i>
SELECCIÓN DE LAS VARIABLES	24
<i>La base de datos WorldClim.....</i>	<i>24</i>
<i>Análisis jackknife de contribución de las variables.....</i>	<i>26</i>
MAXENT: CONSTRUCCIÓN Y VALIDACIÓN DEL MODELO	27
ANÁLISIS GIS.....	30
<i>Resolución</i>	<i>31</i>
<i>Información de referencia espacial.....</i>	<i>31</i>
<i>Esfuerzo.....</i>	<i>32</i>
RESULTADOS.....	33
DATOS DE LAS ESPECIES	33
ANÁLISIS JACKKNIFE DE CONTRIBUCIÓN DE LAS VARIABLES	33
NICHOS ECOLÓGICOS MODELADOS	34
ZONAS DE MAYOR DIVERSIDAD	37
EXTENSIÓN Y REPRESENTATIVIDAD DEL SNAP	38
DATOS DE LAS ESPECIES.....	40
DATOS DE LAS VARIABLES AMBIENTALES	41

NICHOS ECOLÓGICOS MODELADOS	42
ÁREAS PRIORITARIAS PARA LAS RANAS DE CRISTAL.....	46
IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN.....	47
LITERATURA CITADA.....	51
TABLAS	59
FIGURAS.....	67
APÉNDICES.....	94
APÉNDICE I.....	94
APÉNDICE II.....	96

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Número de localidades geo-referenciadas para las 47 especies de ranas de cristal del Ecuador. La línea punteada separa aquellas especies para las cuales fue posible modelar su nicho, de aquellas que no cuentan con suficientes registros.

Tabla 2. Resultados de la prueba jackknife sobre la contribución de las variables. ○ = variable que aporta la mayor cantidad de información en aislamiento; ★ = variable cuya ausencia genera la mayor pérdida de información (i.e. contiene la mayor cantidad de información que no está presente en las demás variables).

Tabla 3. Umbrales establecidos para la validación del modelo. Promedio de valores del umbral (probabilidad; rango 0-1) de Especificidad y Sensibilidad Equivalentes para 33 especies de centrolénidos del Ecuador después de 10 réplicas de modelamiento de su nicho ecológico.

Tabla 4. Significancia de los modelos para 33 especies de centrolénidos del Ecuador. Los valores representan el porcentaje de valores-*p* obtenidos después de 10 réplicas (100%) de modelamiento. Valores representados en negro más oscuro denotan el rango de significancia donde se ubica la mayoría de valores.

Tabla 5. Matriz de representación en el SNAP del nicho ecológico de 19 especies de centrolénidos que ocurren en la porción occidental del Ecuador. 1 = potencial presencia. Números en gris denota menor probabilidad. Espectro = Número de especies que ocurren en las áreas protegidas. Rango = Número áreas protegidas donde una especie ocurre.

Tabla 6. Matriz de representación en el SNAP del nicho ecológico de 16 especies de centrolénidos que ocurren en la porción oriental del Ecuador.

1 = potencial presencia. Números en gris denota menor probabilidad. Espectro = Número de especies que ocurren en las áreas protegidas. Rango = Número áreas protegidas donde una especie ocurre.

Tabla 7. Rangos de potencial distribución pronosticados para 33 especies de centrolénidos del Ecuador. Área total (número de celdas y equivalencia en km²) de distribución potencial, área cubierta por el SNAP (número de celdas) y porcentaje protegido. Cada celda equivale a 0.86 km².

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ejemplo de mapa de puntos: Distribución de *Centrolene ilex* en Ecuador denotado por los círculos blancos. Tomado de Guayasamín *et al.* (2006b).

Figura 2. Diferentes enfoques para el mapeo de la biodiversidad: (A) representa los puntos de ocurrencia conocidos para una especie; (B) representa los polígonos de extensión de presencia posibles para A mediante el método del polígono convexo mínimo; (C) representa el *área de ocupación* que puede ser obtenida mediante modelamiento de distribución. Tomado de UICN (2001).

Figura 3. Área de estudio y localidades geo-referenciadas. Círculos rojos = especies que ocurren en la vertiente occidental de los Andes ecuatorianos; Círculos anaranjados = especies que ocurren en la vertiente oriental; Círculos verdes = especies que ocurren en ambas vertiente. Imagen obtenida mediante Google Earth™, proyección cilíndrica simple, datum WGS84.

Figura 4. Registros de Ocurrencia. Número de localidades empleadas para modelar el nicho ecológico de 33 especies de centrolénidos de Ecuador.

Figura 5. Resultados de la prueba jackknife a la contribución de las variables. Azul = variables que aporta la mayor cantidad de información en aislamiento; Rojo = variables cuya ausencia genera la mayor pérdida de información.

Figura 6. Nicho ecológico pronosticado para una especies de centrolénido del bosque montano occidental y oriental y matorral interandino o subpáramo del Ecuador: *Centrolene buckleyi*.

Figura 7. Nicho ecológico pronosticado para tres especies de centrolénidos de los bosques montanos altos orientales del Ecuador: *Centrolene bacatum*, *Nymphargus cariticommatus*, *N. posadae*.

Figura 8. Nicho ecológico pronosticado para cuatro especies de centrolénidos de los bosques montanos bajos y nublados orientales del Ecuador: *Nymphargus siren*, *Centrolene pipilatum*, *C. audax* y *C. mariaelenae*.

Figura 9. Nicho ecológico pronosticado para tres especies de centrolénidos de los bosques montanos bajos y piemontanos orientales del Ecuador: *Nymphargus cochranae*, *Cochranella flavopunctata* y *Hyalinobatrachium pellucidum*.

Figura 10. Nicho ecológico pronosticado para dos especies de centrolénidos de los bosques piemontanos y de tierras bajas orientales del Ecuador: *Cochranella midas* y *C. puyoensis*.

Figura 11. Nicho ecológico pronosticado para tres especies de centrolénidos de los bosques húmedos tropicales o de tierras bajas orientales del Ecuador: *Cochranella oyampiensis*, *C. resplendens* y *Hyalinobatrachium munozorum*.

Figura 12. Nicho ecológico pronosticado para tres especies de centrolénidos del bosque húmedo tropical occidental (región biogeográfica El Chocó) del Ecuador: *Centrolene litorale*, *Cochranella spinosa*, *Hyalinobatrachium aureoguttatum*.

Figura 13. Nicho ecológico pronosticado para cuatro especies de centrolénidos del bosque húmedo tropical y bosque piemontano occidental del Ecuador: *Centrolene callistommun* (CH, PO), *C. ilex* (PO), *Cochranella*

albomaculata (CH, PO) y *C. pulverata* (CH, PO). CH = Chocó; PO = Bosque Piemontano Occidental.

Figura 14. Nicho ecológico pronosticado para 5 especies de centrolénidos de las estribaciones occidentales del Ecuador: *Centrolene lynchi* (PO, MO), *C. peristictum* (PO, MO), *C. prosoblepon* (CH, PO, MO), *Hyalinobatrachium fleischmanni* (CH, PO, MO) y *Nymphargus griffithsi* (PO, MO). CH = Bosque Húmedo Tropical del Chocó; PO = Bosque Piemontano Occidental; MO = Bosque Montano Occidental.

Figura 15. Nicho ecológico pronosticado para cinco especies de centrolénidos del bosque montano occidental del Ecuador: *Centrolene geckoideum*, *C. grandisonae*, *C. heloderma*, *Cochranella mache* e *Hyalinobatrachium valerioi*.

Figura 16. Concentración de condiciones climáticas que caracterizan la ocurrencia de las especies de ranas de cristal del Ecuador. Mayor concentración podría resultar en mayor probabilidad de ocurrencia simpátrica de centrolénidos.

INTRODUCCIÓN

El Ecuador posee uno de los más extensos patrimonio naturales del mundo, por lo que ha sido catalogado como una de las naciones con mayor diversidad o “país megadiverso”. Los países megadiversos son un grupo formado por 17 naciones en cuyos territorios (que no ocupan más del 10% de la superficie terrestre global) albergan alrededor de 70% de la diversidad del mundo (Coloma y Ron 2001).

A pesar de que el territorio del Ecuador apenas representa 1.5% de la superficie total continental (260.000 km²) (Sierra *et al.* 1999), en él se han encontrado 513 especies de anfibios; es decir, 7.97% de la diversidad global de anfibios (cuantificada por el momento en 6433 especies) (Frost 2009).

Únicamente en Colombia y Brasil se han encontrado más especies de anfibios (Frost 2009), posesionando al Ecuador en el tercer puesto en cuanto a diversidad total de anfibios, cifra que al ser normalizada para la extensión del territorio de cada país ubica al Ecuador en el primer lugar, con la mayor abundancia de anfibios por unidad de área (Coloma 2009). Esta situación es similar para los demás grupos de vertebrados (Coloma y Ron 2001).

Los anfibios representan un excelente modelo para entender las implicaciones de las alteración de los hábitats, debido a su alta sensibilidad a cambios, muchos de los cuales son provocados por actividades humanas (Rueda-Almonacid *et al.* 2004). Su extraordinaria diversidad, alta abundancia de especies raras y/o endémicas y variedad de coadaptaciones producto de procesos de evolución, hacen de la biota neotropical altamente sensible al deterioro de los ecosistemas (Rueda-Almonacid *et al.* 2004).

Debido a la alta diversidad de anfibios en el reducido espacio del Ecuador y sus altos índices de endemismo (Coloma y Ron 2001), el potencial aporte de este país a la conservación de este taxón es enorme. Sin embargo Ecuador es, al mismo tiempo, un país que presenta grandes retos para los conservacionistas; por ejemplo, en Ecuador han sido identificados dos de los 34 *hot spots* de biodiversidad: Andes Tropicales y Tumbes-Chocó-Magdalena (Reck 2007). Contar con este galardón internacional significa contar con por lo menos 1500 especies de plantas vasculares endémicas (>0.5% del total mundial), pero a la vez enfrentar altos grados de riesgo al haber perdido 70% de las comunidades biológicas originales (Reck 2007).

LAS RANAS DE CRISTAL

La familia Centrolenidae es un clado monofilético de anuros arborícolas, comúnmente conocidos como ranas de cristal, que habita amplia y diversamente la región tropical de América (i.e. Neotrópico), (Cisneros-Heredia 2007a, Cisneros-Heredia y Yáñez-Muñoz 2007b) desde el sur de México hasta Panamá y en los Andes desde Venezuela hasta Bolivia, con especies en la cuenca del río Amazonas y Orinoco, en el escudo guayanés y los bosques del Atlántico al sureste de Brasil y noreste de Argentina (Cisneros-Heredia y McDiarmid 2007b, Frost 2009).

La familia Centrolenidae actualmente incluye **148** especies reconocidas (Amphibiaweb 2007, Frost 2009), clasificadas en cuatro géneros: *Centrolene*, *Cochranella*, *Hyalinobatrachium* y *Nymphargus* (Cisneros-Heredia y McDiarmid 2007b, Ruiz Carranza y Lynch 1991). Cisneros-Heredia y McDiarmid (2007b) recientemente realizaron una extensa revisión de la clasificación genérica e infragenérica de esta familia.

Escogí como especies de estudio a los miembros de la familia Centrolenidae por haber sido recientemente sujetos a revisiones taxonómicas por especialistas (ver Cisneros-Heredia y McDiarmid 2007b), y contar con un gran número de publicaciones de nuevos registros y descripción de nuevas especies (e.g., Bustamante *et al.* 2007, Cisneros-Heredia 2007a, Cisneros-Heredia y Guayasamín 2006, Cisneros-Heredia y McDiarmid 2005, Cisneros-Heredia y McDiarmid 2006a, Cisneros-Heredia y McDiarmid 2006b, Cisneros-Heredia y McDiarmid 2007a, Cisneros-Heredia y McDiarmid 2007b, Cisneros-Heredia y Meza-Ramos 2007, Cisneros-Heredia y Yáñez-Muñoz 2007a, Cisneros-Heredia y Yáñez-Muñoz 2007b, Guayasamín y Bonnacorso 2004, Guayasamín *et al.* 2006a, Guayasamín *et al.* 2006b, Guayasamín y Trueb 2007, Yáñez-Muñoz y Cisneros-Heredia 2008). Además, la familia muestra una distribución geográfica que sigue patrones ecológicos y ambientales que pueden identificarse con relativa facilidad.

Biodiversidad y endemismo de los centrolénidos en el Ecuador

La región de los Andes del Norte de Colombia y Ecuador presenta una altísima diversidad de especies de centrolénidos, número que ha venido incrementándose constantemente en años recientes dada la frecuente descripción de nuevas especies, tendencia que seguramente se mantendrá en el futuro cercano. De las 149 especies clasificadas dentro de la familia Centrolenidae, **48** especies (32.21%) ocurren en el Ecuador (Frost 2009, Coloma 2009) (Apéndice I). Catorce (29.16%) de las 48 especies del Ecuador son endémicas a este país (Apéndice I) y la mayoría son endémicas a la región.

Distribución de los centrolénidos en el Ecuador

En el Ecuador, la distribución de las especies de centrolénidos incluye la mayoría de formaciones vegetales, exceptuando manglar, sabana, bosque seco y páramo (definidos por Sierra 1999), con registros para todas las provincias continentales (i.e. no en la provincia insular de Galápagos), entre los 0 y 3300 metros de altitud, ocupando desde las tierras bajas del Pacífico, la Cordillera de la Costa, tierras altas y vertientes de los Andes hasta las tierras bajas de la Amazonía (Cisneros-Heredia y McDiarmid 2007b).

La familia en general presenta una distribución geográfica irregular. Para citar un ejemplo, 11 de las 18 especies que pertenecen al género *Centrolene* se encuentran en la vertiente occidental de los Andes ecuatorianos, 5 en la vertiente oriental y 2 en ambas vertientes (Cisneros-Heredia 2007a). Del mismo modo, 10 de las 11 especies de este género que se conoce habitan la Cordillera Occidental lo hacen en la porción norte de ésta (sobre 1°S de latitud), en un área no mayor a 5000 km² en las provincias de Pichincha y Cotopaxi, en los alrededores de los asentamientos de Tandayapa, Mindo, Chiriboga, Tandapi y Las Pampas (Cisneros-Heredia y Yáñez-Muñoz 2007b).

De las especies que ocurren en la vertiente oriental del Ecuador, un mayor número de especies ha sido registrado en la porción norte (27 especies) que en la porción sur (15). Doce especies son compartidas por ambas porciones (Cisneros-Heredia 2008).

Problemática general de la extinción de los centrolénidos

Las poblaciones de anfibios en general están declinando a nivel mundial (Pounds *et al.* 2006). Este grupo está extremadamente amenazado: de las

6,347 especies de anfibios conocidas mundialmente (Frost 2009), casi un tercio de ellas ha sido catalogada bajo alguna categoría de amenaza (Pounds *et al.* 2006, Ron *et al.* 2008). En el Neotrópico, aproximadamente 35% de las especies de anuros han sido clasificadas por la UICN como “en peligro crítico”, “en peligro”, o “vulnerable” (Frost *et al.* 2008). Si a esta cifra le son sumadas aquellas especies catalogadas dentro de la categoría “casi amenazada”, el porcentaje aumenta a 41%. En comparación a otros grupos taxonómicos, una mayor proporción de anfibios ocupan las más altas categorías de amenaza de la UICN (Pounds *et al.* 2006).

De las 149 especies de centrolénidos, 40.93% se encuentran catalogadas dentro de alguna categoría de amenaza de la UICN: 7 están críticamente amenazadas, 16 amenazadas, 31 son vulnerables, 7 están casi amenazadas y 33 son de preocupación menor (Frost *et al.* 2008). Para las 50 especies restantes no contamos con suficiente información para evaluar su estatus de conservación (Frost *et al.* 2008), pero de hacerlo, probablemente las cifras arriba expuestas aumentarían. Este es el caso de *Cochranella mache*, considerada por la UICN como deficiente de datos, evaluada recientemente por Cisneros-Heredia *et al.* (en prensa) como críticamente amenazada.

En el Ecuador, de las 48 especies de ranas de cristal del Ecuador, 47.91% han sido catalogadas por Ron *et al.* (2008) como amenazadas: 11 están críticamente amenazadas (*Centrolene balionotum*, *C. ballux*, *C. buckleyi*, *C. geckoideum*, *C. heloderma*, *C. lynchi*, *C. medemi*, *C. pipilatum*, *Hyalinobatrachium pellucidum*, *Nymphargus anomalus*, *N. megacheirus*), 1 amenazada, 2 son vulnerables, 1 está casi amenazada, 8 son de preocupación menor y para las 25 especies restantes no contamos con datos suficientes para su evaluación.

Múltiples causas se han atribuido a la reciente disminución de la abundancia de diferentes especies de anfibios o la aparente desaparición total de sus poblaciones, entre las cuales las principales son: la pérdida y deterioro de hábitat, fragmentación del hábitat, la introducción de especies exóticas, la contaminación química, la sobreexplotación comercial de estas especies y la aparición de enfermedades emergentes (Pounds *et al.* 2006, Rueda-Almonacid *et al.* 2004).

En los últimos años, muchos estudios se han centrado en la aparición y expansión de una infección causada por el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis*, conocida como chytridiomicosis. Actualmente es considerada la principal causa de la declinación de las poblaciones de anfibios en zonas con bajos niveles de alteración (Young *et al.* 2001, Pounds *et al.* 1999, Pounds *et al.* 2006).

Estos fenómenos tienen a un gran número de especies de anfibios del Ecuador no solo en distintos grados de amenaza, sino al borde de la extinción. Su desaparición implicaría la pérdida irreparable de millones de años de evolución y de riqueza biológica irremplazable. La necesidad de implementar estrategias de conservación efectivas para enfrentar la desaparición absoluta de estos organismos es evidente.

EL ROL DEL MAPEO DE LA BIODIVERSIDAD PARA SU CONSERVACIÓN

La conservación de la biodiversidad enfrenta dos retos en la actualidad, los cuales han sido llamados “los déficits de Linnaeus y Wallace” (Whittaker *et al.* 2005). El **déficit de Linnaeus** (en referencia a Carl Linnaeus quien estableció las bases de la taxonomía moderna en el siglo XXVIII) se refiere a la falta de conocimiento en cuando a la cantidad y tipo de especies que

existen en el planeta. Este déficit pone en evidencia lo altamente incompleto que es nuestro conocimiento de la biodiversidad existente, donde muchas especies faltan todavía por ser descritas y catalogadas. El **déficit de Wallace** (en referencia a Alfred Russel Wallace quien, además de contribuir al desarrollo inicial de la teoría de la evolución, fundó las bases de la biogeografía), se refiere al inadecuado y pobre conocimiento que tenemos de los patrones de distribución de las especies.

En este contexto, modelar (i.e. predecir) la distribución de las especies ofrece una herramienta poderosa que hace frente a ambos déficits pues permite profundizar nuestro conocimiento sobre los patrones actuales y potenciales de ocurrencia geográfica de las especies (i.e. déficit de Wallace), a la vez que puede servir como una herramienta orientadora al momento de diseñar estudios de catalogación de la biodiversidad específicamente a zonas donde el nicho fundamental de las especies haya sido identificado, haciendo frente al todavía pobre conocimiento que poseemos de la biodiversidad de nuestro planeta (i.e. déficit de Linnaeus).

Como es de esperarse, para proteger eficazmente una especie es preciso conocer qué hábitat ocupa y el conjunto de condiciones que permiten su supervivencia (i.e. su nicho ecológico) (Phillips *et al.* 2004). En la mayoría de los casos, contamos con escasa información respecto a la distribución de las especies en general, sus requerimientos ecológicos y demás aspectos de importancia, lo cual dificulta, por ejemplo, la evaluación de su estatus de conservación y la toma de previsiones que garanticen su supervivencia a largo plazo. Conocer la distribución geográfica de las especies establece las bases necesarias para realizar posteriores análisis (Anderson y Martínez-Meyer 2004).

En la mayoría de los casos contamos con mapas de puntos que representan gráficamente las localidades conocidas de ocurrencia de una especie trazadas en un mapa (Fig. 1). Este método representa muy conservadoramente los rangos geográficos de las especies.

En otros casos contamos con mapas de perfiles sombreados que representan la **extensión de presencia** de una especie (Fig. 2); es decir, áreas delimitadas por una línea imaginaria que ha sido trazada con el propósito de abarcar *grosso modo* todos los puntos de ocurrencia conocidos de una especie dada (UICN 2001). Frecuentemente el método empleado para delimitar el área de extensión de presencia es mediante un polígono convexo mínimo, o “el polígono de menor superficie que contenga todos los lugares de presencia, pero que ninguno de sus ángulos internos exceda los 180 grados” (UICN 2001). El área resultante tiende a sobreestimar la distribución de las especies (Anderson y Martínez-Meyer 2004), incluyendo áreas o hábitats no ocupados por la especie en consideración o inadecuados para su ocurrencia (UICN 2001), e ignora el hecho de que las especies muy probablemente no siguen el patrón de distribución uniforme denotado por el área trazada por el polígono.

En escasos casos contamos con evaluaciones más detalladas de la distribución de las especies, donde éstas no ocupen uniformemente el área encerrada por un polígono, sino únicamente aquellas localidades que presentan condiciones ambientales dentro del rango de factores abióticos que conforman el nicho ecológico de la especie y que, por lo tanto, tienen mayor probabilidad de representar las distribuciones reales. Esto puede ser logrado mediante el modelamiento del nicho ecológico de una especie.

El modelamiento del nicho ecológico de una especie puede resultar en cuantificaciones detalladas del **área de ocupación** de una especie, o área

dentro de la **extensión de presencia** mapeada que excluya localidades inadecuadas para su ocupación (Fig. 2) (UICN 2001).

MODELAMIENTO DEL NICHOS ECOLÓGICO

El modelamiento del nicho ecológico está basado en la aplicación de algoritmos estadísticos para inferir los requisitos ecológicos del nicho fundamental de una especie, a partir de sus puntos de ocurrencia y de sets de datos de variables ambientales espacialmente continuas, integrados y analizados mediante sistemas de información geográfica y métodos de modelamiento (Graham *et al.* 2004a, Ron 2005).

El modelamiento del nicho ecológico describe *aquello* que resulta “adecuado” para la ocupación de una especie en dimensiones ecológicas (i.e. nicho fundamental) al evaluar patrones (asociaciones de variables diferentes a lo que se esperaría por azar) entre las características ambientales de las localidades de ocurrencia de la especie dentro de un área de estudio determinada, para identificar el conjunto de condiciones que caracterizan los requerimientos ecológicos de la especie (Anderson y Martínez-Meyer 2004). Estos resultados son proyectados en dimensiones espaciales, produciendo áreas geográficas de presencia “predicha” o “proyectada” para cada especie (Phillips *et al.* 2006), o áreas de ocupación.

Según Anderson y Martínez-Meyer (2004), las regiones trazadas a partir del modelamiento de distribución representan una notable mejoría al momento de conocer la distribución de una o varias especies en comparación a los métodos convencionales, con claras implicaciones la momento de planificar estrategias de conservación.

Por esta razón, este método se está constituyendo en una herramienta cada vez más importante para que biólogos de la conservación provean de estimaciones a gran escala del área ocupada por especies, cuyas aplicaciones son útiles para el campo de la conservación, macroecología, planificación de áreas protegidas, ecología, evolución, epidemiología, manejo de especies invasivas y muchos otros campos (e.g. Anderson y Martínez-Meyer 2004, Corsi *et al.* 1999, DeMatteo y Loiselle 2008, Feria *et al.* 2002, Ficetola *et al.* 2007, Graham *et al.* 2004b, Peterson 2003, Peterson *et al.* 2002, Peterson y Shaw 2003, Phillips *et al.* 2006, Phillips *et al.* 2004, Scott *et al.* 2002, Welk *et al.* 2002, Yom-Tov y Kadmon 1998).

Como fue diferenciado por Hutchinson (1957), el nicho fundamental de una especie es una construcción teórica, conformada por “el conjunto de todas las condiciones que permiten su supervivencia a largo plazo”; es decir, que permiten que ésta mantenga poblaciones viables.

El **nicho ocupado o efectivo** (realized niche en inglés) es el subconjunto de condiciones que conforman el nicho fundamental, que la especie realmente ocupa” y que por tanto puede ser observado en el campo. El nicho ocupado puede ser de menor tamaño que su nicho fundamental, debido a influencias humanas, interacciones bióticas como competencia interespecífica y depredación, o por barreras geográficas que limitan la dispersión y colonización. Todos estos factores pueden impedir a una especie ocupar la totalidad de condiciones en las que potencialmente podría habitar (Phillips *et al.* 2006).

El algoritmo que facilita el modelamiento de la distribución de las especies basado en su nicho ecológico genera aproximaciones al **nicho fundamental** de una especie para el conjunto de dimensiones abióticas del área de estudio considerada (Phillips *et al.* 2006) a partir de las condiciones ambientales de

las localidades de su nicho ocupado; es decir, donde los individuos han sido colectados. Áreas de mayor extensión tienden a comprender más fracciones del nicho fundamental de una especie, que pequeñas áreas geográficas.

La información que sirve de materia prima para modelar la distribución de especies idealmente debería provenir de investigaciones diseñadas específicamente con este objetivo, incluyendo datos tanto de presencia, como de ausencia y abundancia (Elith y Leathwick 2007). Es por este motivo que los métodos para modelar el nicho ecológico desarrollados inicialmente precisaban de datos de ausencia además de presencia (Phillips *et al.* 2006); por ejemplo aquellos empleados en Elith 2002, Guisan y Zimmerman 2000 y Scott *et al.* 2002.

Sin embargo, para la mayoría de las especies conocidas no contamos sino únicamente con registros presencia (Funk *et al.* 1999, Ponder *et al.* 2001, Elith y Leathwick 2007) que indican la ocurrencia de una especie en una localidad dada y son, por lo tanto, registros de su nicho ocupado. En la mayoría de los casos, incluso los datos de presencia son escasos, por lo que algún método de extrapolación es claramente necesario para estimar la distribución de las especies (Anderson y Martínez-Meyer 2004).

De existir, los datos de ausencia son escasos o de orígenes dudosos, mientras que los datos de presencia son ampliamente disponibles principalmente a partir del trabajo que han venido realizando herbarios y museos de historia natural (Phillips *et al.* 2006) razón por la cual estas instituciones constituyen actualmente la fuente primaria de documentación al momento de conocer el rango de distribución de las especies (Ponder *et al.* 2001, Anderson y Martínez-Meyer 2004).

Este es el caso, particularmente, en áreas tropicales -como en el Ecuador-, donde el modelamiento de la distribución geográfica de la biodiversidad puede tener profundas implicaciones para el campo de la conservación (Anderson *et al.* 2002, Ponder *et al.* 2001, Phillips *et al.* 2006), de tal modo que técnicas de modelamiento que requieren únicamente de datos de presencia son extremadamente valiosos.

LAS ÁREAS PROTEGIDAS

Protección de la Biodiversidad Global

Las áreas protegidas constituyen el mecanismo más importante de conservación *in-situ* de la diversidad biológica (Rueda-Almonacid *et al.* 2004).

La creación de áreas protegidas fue inicialmente motivada por el propósito de proteger y salvaguardar muestras sobresalientes de lugares naturales de alto valor escénico. Este concepto evolucionó y en 1992 la Comisión Mundial de Áreas Protegidas (WCPA) de la Unión Internacional de la Naturaleza las definió como “una superficie de tierra y/o mar especialmente consagrada a la protección y el mantenimiento de la diversidad biológica, así como de los recursos naturales y los recursos culturales asociados, y manejada a través de medios jurídicos u otros medios eficaces”.

Como describe Reck (2007) “son una forma esencial e irremplazable para proteger ecosistemas, biodiversidad y servicios ambientales” y se han convertido en un conjunto de muestras remanentes de los ecosistemas que algún día fueron abundantes, cuyas comunidades biológicas hoy se encuentran peligrosamente amenazadas.

Efectividad de las áreas protegidas

Análisis realizados a escalas regionales muestran que la cobertura de la biodiversidad global por los sistemas actuales de áreas protegidas es inadecuada (Andelman y Willig 2003, Rodrigues *et al.* 2004). En el Ecuador, carecemos de estudios detallados sobre el grado al cual la biodiversidad de nuestro país se encuentra representada en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas o SNAP.

Para que el nivel de protección de un sistema de áreas protegidas sea óptimo, es necesario que éste sea representativo de la biodiversidad en cada uno de los niveles de agregación: de genes a ecosistemas, incluyendo especies, poblaciones y comunidades (Sierra *et al.* 1999). De este modo, su eficiencia o efectividad es la medida en la cual éstas tienen la capacidad para proteger *todas* las especies y ecosistemas existentes en una región o país (Flatther *et al.* 1997, Sierra *et al.* 1999).

Sin embargo, los sistemas de áreas protegidas actuales distan mucho de alcanzar este ideal teórico. Esto se debe principalmente a que en la mayoría de los casos, la localización, extensión y configuración administrativa de las reservas del mundo, han sido determinadas de manera oportunista. Estos sistemas presentan un sesgo de protección hacia ecosistemas particulares, derivado del hecho de que su creación ha carecido de planificación y ha venido influenciada (completa o parcialmente) por el bajo valor económico de las tierras que incluyen o motivados por presión política, y no por su valor biológico o cultural (Sierra *et al.* 1999), frecuentemente dejando otros ecosistemas y comunidades biológicas inadecuadamente protegidos (Rodrigues *et al.* 2004).

En limitados casos han sido considerados elementos clave para la supervivencia a largo plazo de las especies; menos aún sus características particulares de historia natural, especialidad de hábitat, o su importancia comunitaria (dependencia trófica entre especies).

Varios estudios (e.g. Pressey *et al.* 1994, Pressey *et al.* 1997, Pressey y Logan 1994, Pressey y Tully 1994) se han centrado en analizar cuán eficientes son los sistemas de áreas protegidas creados oportunísticamente y sus resultados sugieren menor eficiencia que aquellos sistemáticamente diseñados en función a criterios biológicos, llegando a necesitar hasta el doble de superficie para cumplir con niveles equivalentes de protección que aquellos de un sistema planificado (Sierra 1999). Asimismo, consideraciones sobre el riesgo de extinción, además de los rasgos de la historia natural de las especies, influyen de sobremanera en la efectividad de protección de un sistema de áreas protegidas (Pressey y Tully 1994).

Un sistema de áreas protegidas que incluya un diseño ecorregional y que a su vez incluya esfuerzos de conservación regionales puede ser más eficiente que un sistema basado en oportunidades políticas o económicas.

El Sistema Nacional de Áreas Protegidas

El establecimiento de la primera área protegida en el Ecuador ocurrió en 1934, cuando se decretó al Archipiélago de Galápagos como reserva. Así inició un proceso de creación de territorios protegidos que, mediante la Ley 818 de Protección de la Fauna Silvestre y Recursos Ictiológicos, instituyó la Reserva Nacional Cotacachi-Cayapas y Cayambe-Coca. Posteriormente, en 1971 se creó la Ley 1306 de Parques Nacionales y Reservas que formaliza la creación de unidades de conservación por acuerdo ministerial (Ministerio del

Ambiente, 2005). Sin embargo, no fue sino hasta 1976 cuando se empezó a hablar de un Sistema Nacional de Áreas Protegidas.

La primera estrategia para la conservación de áreas silvestres sobresalientes del Ecuador (Putney 1976) estableció un sistema mínimo de nueve áreas protegidas y planificó su ampliación a un sistema de 39 unidades de conservación, a la vez que definió cuatro categorías de manejo: Parque Nacional, Reserva Ecológica, Reserva de Producción de Fauna y Área de Recreación.

En su segunda fase, la estrategia actualizada (Cifuentes *et al.* 1989) describe la necesidad de mantener por lo menos 24 áreas, o 32 óptimamente, y profundiza respecto a los mecanismos de gestión, objetivos nacionales de conservación, además de definir 5 categorías adicionales a las ya descritas en 1976, 3 de las cuales no existían en la Ley Forestal: Reserva Ecológica Marina, Monumento Natural, Territorio Indígena y Reserva de Biosfera (Ministerio del Ambiente, 2005).

El plan estratégico elaborado por el Ministerio del Ambiente en 1999 (Valarezo *et al.* 1999) continúa con la proposición de ampliar el SNAP para incluir las áreas del patrimonio del Estado, áreas provinciales, áreas municipales, áreas comunitarias y áreas privadas, aunque con un enfoque más integral que se enmarca dentro de los compromisos nacionales adquiridos por la firma en 1992 del Convenio sobre la Diversidad Biológica.

El actual Patrimonio de Áreas Naturales del Estado (PANE) del Ecuador está compuesto por 40 áreas protegidas de dominio público, clasificadas en 9 categorías: Parque Nacional, Reserva Biológica, Reserva Biológica Marina, Reserva Ecológica, Reserva Geobotánica, Reserva Faunística, Reserva de Producción de Fauna, Refugio de Vida Silvestre, Área Nacional de

Recreación y un Parque Binacional. El PANE, junto con áreas protegidas privadas reconocidas dentro de la categoría de “Bosque o Vegetación Protectora” conforman el Sistema Nacional de Áreas Protegidas del Ecuador (Reck, 2007).

El PANE cubre una superficie aproximada de 4'822.186 hectáreas de superficie terrestre (18.8% de la superficie terrestre nacional) y 14'110.000 hectáreas de superficie marina (Ministerio del Ambiente 2009). Sin embargo, este sistema no debería ser evaluado en función de su extensión, sino en función del número de especies y poblaciones cuya supervivencia se ve facilitada por su protección, la diversidad de hábitats albergados, la representatividad de hábitats críticos, especies endémicas y amenazadas, el grado de conectividad, los procesos evolutivos que no han sido interrumpidos y la protección de elementos de carácter cultural o escénico.

Sierra (1999) analizó qué formaciones vegetales del Ecuador se hallan representadas en el PANE, pero difícilmente podremos concluir de modo similar respecto a otros niveles de agregación (específicamente especies), a menos que dediquemos inmensas cantidades de los ya escasos recursos para catalogar el patrimonio biológico de cada área protegida. Sin embargo, la totalidad de la biodiversidad que se ve beneficiada directamente por el encontrarse dentro del Sistema Nacional de Áreas Protegidas dista mucho de ser catalogada a cabalidad; pocas son las áreas protegidas que en la actualidad cuentan con inventarios relativamente completos y, hasta hace poco, pocas eran las áreas protegidas que tenían planes actualizados de manejo.

El futuro establecimiento de áreas protegidas

Dado que el costo de proteger la totalidad de la riqueza biológica desborda ampliamente la capacidad económica de cualquier país y las redes de áreas protegidas establecidas oportunistamente son ineficientes, es necesario seleccionar áreas que se distingan por su concentración excepcional de especies, más aún cuando éstas son únicas o están amenazadas en algún grado, con el propósito de aglutinar la mayor cantidad de especies posibles dentro de dicha entidad de conservación *in-situ* (Rueda-Almonacid *et al.* 2004).

En este sentido, las especies endémicas, biota de distribución restringida o no representada en el actual sistema de áreas protegidas, requieren la urgente toma de medidas de protección, dada su mayor vulnerabilidad.

OBJETIVOS DE INVESTIGACIÓN

Objetivo Principal

El presente estudio busca aplicar un nuevo método que apoya a la catalogación de la biodiversidad a partir de datos provenientes de colecciones de museos, con resultados de naturaleza predictiva.

Productos de investigación

Cinco objetivos fueron determinados para la realización del presente estudio: (1) la generación de mapas detallados sobre el nicho fundamental de las diferentes especies de ranas de cristal del Ecuador según sus requerimientos ambientales, (2) la identificación del grupo de variables que más influye sobre la macrodistribución de las ranas de cristal, (3) la identificación de áreas de alta concentración de especies y por tanto (4) la identificación de sitios con alta probabilidad de ocurrencia de ranas de cristal hacia donde direccionar futuros estudios de catalogación de este grupo, y (5) la evaluación de la efectividad del Sistema Nacional de Áreas Protegidas para proteger a las ranas de cristal con base en la distribución potencial modelada de las especies.

METODOLOGÍA

ÁREA DE ESTUDIO

El dominio espacial del presente estudio conforma un rectángulo donde los límites aproximados en grados decimales (DDD) son:

Coordenada Limitante Oeste:	-81.5000
Coordenada Limitante Este:	-59.0000
Coordenada Limitante Norte:	8.0000
Coordenada Limitante Sur:	-13.5000

Esta área (Fig. 3) fue delimitada tomando en cuenta que el área geográfica de la cual se obtienen las muestras iniciales a partir de las cuales se construye el modelo de nicho ecológico no debe ser demasiado pequeña, sino que debe tener un tamaño lo suficientemente grande para asegurar la existencia de variación espacial en cuanto a la composición de comunidades biológicas y configuraciones climáticas a partir de las cuales el algoritmo de Maxent caracterice el nicho fundamental de las especies (Phillips *et al.* 2006).

SELECCIÓN DEL MODELO

Dada la amplia disponibilidad de registros de ocurrencia de los Centrolenidos en el Ecuador y la reciente publicación de nuevos registros y descripción de nuevas especies seleccioné el método que emplea el algoritmo de máxima entropía **Maxent** (versión 3.2.1) descrito por Phillips *et al.* (2004) para realizar el presente estudio.

Maxent es uno de los pocos métodos de modelamiento del nicho ecológico disponibles actualmente que no precisan de datos de ausencia, sino únicamente de presencia, aplicable a muestras pequeñas (a partir de 5 registros de ocurrencia).

Como describió Phillips *et al.* (2004), proveemos a Maxent de un espacio X que representa una región geográfica finita (área de estudio) con un número dado de celdas que conforman una cuadrícula (en este caso con una resolución de $\approx 1 \text{ km}^2$); proveemos además de un set de puntos en X : $x_1, x_2, x_3, \dots, x_m$, cada uno de los cuales representa una localidad geo-referenciada donde cada especie ha sido colectada, observada o registrada. Adicionalmente, proveemos al modelo de un set de variables ambientales obtenidas empíricamente para el espacio X (i.e. valores abióticos reales e interpolados en la base de datos WorldClim) (Hijmans *et al.* 2005), específica a cada especie.

MaxEnt identifica el patrón de características o condiciones idóneas para la ocurrencia de la especie (y que por tanto conforman su *nicho ecológico fundamental*) inferidas a partir del rango de valores que conforma la muestra inicial de localidades para cada especie (Phillips *et al.* 2004, Anderson y Martínez-Meyer 2004), identifica cuáles celdas del espacio X (i.e. área de estudio) satisfacen las condiciones que conforman el nicho fundamental de la especie y luego proyecta (i.e. predice) cuán idónea o probable es cada celda para ser ocupada por la especie en función de variables ambientales empleadas. Maxent asigna una probabilidad no negativa (en la escala de 0.0 – 1.0) a cada píxel del área de estudio

Los resultados son luego proyectados a un espacio geográfico para generar un mapa del área de ocupación (probable) de cada especie modelada. El mapa resultante describe dónde ocurren las condiciones apropiadas para la

supervivencia de cada especie y son, por lo tanto, altamente importantes para su conservación.

SELECCIÓN DE LAS ESPECIES

Datos de las especies

Los datos a partir de los cuales Maxent construye el nicho ecológico de una especie están conformados por *registros de ocurrencia*; es decir, localidades del *nicho ocupado* de las especies.

El nicho ecológico pronosticado (i.e. modelado por Maxent) se acercará más al *nicho fundamental* de la especie conforme la muestra inicial abarque la mayor gama posible de la totalidad de dimensiones ambientales que lo conforman. En otras palabras, la validez del modelo depende de la calidad de los datos a partir del cual el modelo es generado.

Por este motivo se realizó una extensa revisión bibliográfica con el propósito de compilar cuantos registros de ocurrencia fuesen posibles para un área geográfica suficientemente extensa como para asegurar diversidad de comunidades biológicas y configuraciones climáticas.

Geo-referenciación de registros de museología natural

Los *registros de ocurrencia* provienen de datos de colección; es decir, localidades registradas al momento de coleccionar los especímenes almacenados en colecciones de museos de historia natural (Apéndice 2).

La mayoría de especímenes albergados en colecciones de historia natural cuyas localidades fueron empleadas para este estudio han sido examinados directamente y confirmados por Diego F. Cisneros-Heredia, quien lleva varios años de profunda investigación de este taxón (ha examinado alrededor de 1600 especímenes de centrolénidos). Contar con la revisión de un especialista provee al presente estudio de un alto grado de confiabilidad de las localidades geo-referenciadas.

Con el propósito de asignar coordenadas geográficas (i.e. geo-referenciar) estas localidades, fue necesario ubicar el punto que más asemejaba a la descripción provista por el colector. La información provista por las descripciones varió mucho de un espécimen a otro: todas eran descripciones textuales que carecían de coordenadas geográficas y en su mayoría a una cierta distancia del referente geográfico más cercano al punto de colección (asentamiento humanos cercanos, ríos, cruces de rutas, etc.). No todos los registros contaban con datos de altitud. Registros dudosos fueron excluidos del estudio.

Decidí incorporar, además de las localidades en Ecuador, otras en Perú y Colombia (Ardila-Robayo *et al.* 2007), especialmente para aquellas especies que no contaban con suficientes datos y para fortalecer el modelo para las demás especies. El esfuerzo de muestreo, sin embargo fue bastante ligero para Perú y Colombia en comparación a la extensa búsqueda de registros para el Ecuador.

Las localidades de cada especie fueron geo-referenciadas con la ayuda del servicio para el mapeo GoogleEarth™ (versión 5.0). Google Earth™ utiliza la proyección cilíndrica simple, y datum WGS84.

Para ubicar las referencias geográficas se empleó:

- Base de datos online en GoogleEarth™ (2009)
- Datos cartográficos del Instituto Geográfico Militar (2008) de poblados (capital provincial, cabecera cantonal, cabecera parroquial, recintos, caseríos), vías y ríos (principales y secundarios), de libre acceso disponibles en <http://www.geoportaligm.gov.ec/index2.html>.
- La base de datos de nombres geográficos (Geographic Names Data Base), que contiene los nombres oficiales geográficos aprobados por la Junta de Nombres Geográficos de los Estados Unidos, mantenida por la National Geospatial-Intelligence Agency (NASA), adaptada para su uso en GoogleEarth™ por Mulligan (2006), de libre acceso en www.nga.mil.

La *unidad mínima de muestreo* del presente estudio fue de 1km². En situaciones en las que múltiples registros eran reportados para un área menor a este tamaño de celda, éstos fueron reducidos a un solo registro por celda.

Las tablas con los sitios de colección (i.e. nicho ocupado) de las 47 especies de centrolénidos expresados como longitud y latitud (i.e. geo-referenciados), fueron transformados a un formato compatible con Maxent (comma separated values). La Tabla 1 resume el número de localidades geo-referenciales para cada especie a lo largo de este estudio.

Construcción de la muestra

Existen 48 especies de ranas de cristal en el Ecuador (Apéndice 1); sin embargo, el número de especies para las cuales fue posible modelar su nicho ecológico se vio limitado al número de especies para las cuales 5 o más registros geográficos fueron compilados y geo-referenciados. Esto se debió a que el algoritmo al partir del cual el Maxent genera los mapas de proyección

del nicho ecológico precisa de por lo menos 5 localidades por especie (Hernandez *et al.* 2006).

Después de una extensa revisión bibliográfica, 33 de las 47 especies contaban con suficientes localidades registradas para modelar su nicho ecológico (Tabla 1). De este modo, el tamaño de la muestra (n) para el presente estudio fue de 33 especies.

SELECCIÓN DE LAS VARIABLES

Maxent somete a las localidades de colección geo-referenciadas a una caracterización ambiental para así poder estimar la configuración ambiental que describe el nicho ecológico fundamental de una especie (Phillips *et al.* 2004).

A pesar de que nos es posible considerar apenas una porción de la totalidad de dimensiones que conforman el nicho ecológico de una especie, las coberturas digitales disponibles actualmente de datos climáticos proveen de información ambiental para las principales variables que influyen sobre la macrodistribución de las especies (Anderson y Martínez-Meyer 2004).

La base de datos WorldClim

WorldClim es una base de datos que contiene datos climáticos globales que pueden ser empleados para el mapeo o modelamiento espacial en sistemas de información geográfica (<http://biogeo.berkeley.edu/gis/data.html>; Hijmans *et al.* 2005). WorldClim puede ser descargado libremente del Internet en forma de capas cuadrículadas de información (i.e. *layers*) con 1km² de resolución espacial donde cada celda equivale a 30 arcossegundos, comúnmente referida

como *resolución de 1km²*, equivalente a 0.86 km² en el Ecuador y menos en el resto del mundo (Hijmans *et al.* 2005).

WorldClim fue desarrollado por Robert J. Hijmans, Susan Cameron, y Juan Parra, en el Museo de Zoología Vertebrada (Museum of Vertebrate Zoology), de la Universidad de California, Berkeley, en colaboración con Peter Jones y Andrew Jarvis (CIAT), y Karen Richardson (Rainforest CRC). Este paquete puede ser encontrado en <http://www.worldclim.org/> y es de libre acceso para usos académicos y sin fines comerciales. La versión empleada en el presente estudio es la 1.4.

WorldClim compila datos altitudinales y climáticos interpolados para todo el Ecuador, obtenidos por estaciones meteorológicas a lo largo de 50 años (1950 – 2000) (Hijmans *et al.* 2005)

Además de altitud, WorldClim incluye información derivada de valores mensuales de precipitación y temperatura, con el propósito de generar variables más significativas biológicamente. Las 19 variables bioclimáticas de WorldClim son variables continuas y representan tendencias anuales (e.g., temperatura anual promedio, precipitación anual) y de estacionalidad (e.g., rango anual de temperatura y precipitación) y factores ambientales extremos o limitantes (e.g., temperatura del mes más frío y del mes más cálido, precipitación durante los meses más secos y más húmedos). Éstas son:

- BIO1 = Temperatura anual promedio
- BIO2 = Rango de temperatura diurno promedio
- BIO3 = Isotermalidad
- BIO4 = Estacionalidad de la temperatura
- BIO5 = Temperatura máxima del mes más cálido
- BIO6 = Temperatura mínima del mes más frío

- BIO7 = Rango anual de temperatura
- BIO8 = Temperatura promedio del cuatrimestre más húmedo
- BIO9 = Temperatura promedio del cuatrimestre más seco
- BIO10 = Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido
- BIO11 = Temperatura promedio del cuatrimestre más frío
- BIO12 = Precipitación anual
- BIO13 = Precipitación del mes más húmedo
- BIO14 = Precipitación del mes más seco
- BIO15 = Estacionalidad de la precipitación
- BIO16 = Precipitación del cuatrimestre más húmedo
- BIO17 = Precipitación del cuatrimestre más seco
- BIO18 = Precipitación del cuatrimestre más cálido
- BIO19 = Precipitación del cuatrimestre más frío

Las capas de datos fueron procesadas para ser convertidas a un formato ascii, compatible con Maxent.

Análisis jacknife de contribución de las variables

Si bien los nichos ecológicos de las especies son construcciones dinámicas multidimensionales, existe un subconjunto de variables que influye en mayor medida que otras sobre la distribución de las especies. Este subconjunto a su vez varía de una especie a otra.

Del mismo modo ocurre en el mundo teórico: al momento de ejecutar el algoritmo de Maxent, un subconjunto de variables aporta con mayor información a la construcción del modelo, mientras que otras agregan “ruido” (*noise*) al modelo. La prueba jacknife para la importancia de las variables incluida en el paquete Maxent provee estimaciones heurísticas sobre la contribución relativa de cada variable al modelo (Yost *et al.* 2008).

Este procedimiento busca disminuir la repetición innecesaria de datos, eliminar datos que agregan “ruido” al modelo y, adicionalmente, identificar la variable que aporta la mayor cantidad de información útil para la construcción del modelo de nicho ecológico cuando es empleada en aislamiento y la variable cuya ausencia genera la mayor pérdida de información para la modelación y que, por lo tanto, provee la mayor cantidad de información que no está presente en las demás variables.

La prueba fue replicada 3 veces para cada especie, a partir de lo cual se seleccionó el conjunto de variables que más contribuyeron al modelo de cada especie (Tabla 2). Debido a que las ranas de cristal presentan una clara partición del espacio a lo largo del *continuum* actitudinal (Cisneros-Heredia y McDiarmid 2006a), la capa altitud siempre fue utilizada para el modelamiento de sus respectivos nichos fundamentales, incluso en casos donde la prueba jackknife no la identificaba como una de las variables que más información aportaban al modelo.

MAXENT: CONSTRUCCIÓN Y VALIDACIÓN DEL MODELO

Cómo escoger los parámetros de regularización para modelar el nicho de las especies es un tema de continua investigación (ver Dudík *et al.* 2004). Siguiendo las recomendaciones de Diego Cisneros-Heredia (*com. pers.*) mantuve en Maxent los valores predeterminados para el umbral de convergencia (10^{-5}), número máximo de iteraciones (500), número máximo de puntos preparatorios (10,000) y la opción que permite al modelo escoger el “feature type”. El valor de regularización fue elevado de 1.0 a 1.3 con el propósito de reducir efectos relacionados a la existencia de autocorrelación espacial (Phillips 2007). El formato de representación de las probabilidades

para todos los modelos fue logístico y los archivos fueron guardados como grids.

Para evaluar el modelo obtenido, es necesario contar con puntos de prueba que verifiquen los resultados generados a partir de los datos de calibración. Varios autores recomiendan la colección de datos independientes (localidades de ocurrencia) para la evaluación del modelo, ya sea de nuevos sitios de colección (e.g. Fleishman *et al.* 2002), de otras regiones (e.g. Beerling *et al.* 1995, Peterson 2003), datos a diferentes resoluciones (e.g., Araújo *et al.* 2005b, Pearson *et al.* 2004), de diferentes periodos (e.g., Araújo *et al.* 2005a), o datos de estudios conducidos por otros investigadores (Elith *et al.* 2006).

El presente estudio no contó con datos de ocurrencia obtenidos independientemente para evaluar el modelo, por lo que la muestra fue dividida en 10 particiones distintas siguiendo el precedente de Phillips *et al.* (2006) y Pearson *et al.* (2002). Cada partición contenía 75% de las localidades de ocurrencia separadas al azar para servir como puntos de calibración (training points) y el 25% restante como puntos de prueba o evaluación (test points).

Debido a la alta cantidad de elementos estocásticos en el algoritmo, Maxent no genera una única solución para cada especie modelada. Por este motivo, es necesario correr múltiples veces el modelo para generar variabilidad de resultados independientes entre sí. Se obtuvieron 10 réplicas del modelo de cada especie (33 especies x 10 réplicas = 330 estimaciones). Este procedimiento eleva la probabilidad de generar resultados estadísticamente representativos y reduce en cierto grado la auto-correlación entre los puntos.

La evaluación de la precisión de la respuesta predictiva de un modelo es comúnmente llamado *validación* (Pearson 2007). Para evaluar el desempeño del modelo, se verificó si éste respondió diferente de cómo se esperaría que responda por azar; es decir, de no existir un patrón ecológico o ambiental que explique la distribución de las ranas de cristal, se esperaría que la respuesta del modelo no sea muy diferente de aquella que se obtendría por azar.

Reportamos los valores obtenidos en la prueba de probabilidad binomial de una cola aplicada para determinar en qué grado los puntos de prueba coinciden con las regiones de presencia pronosticada generados a partir de los puntos de calibración, y concluir si esto ocurrió en proporciones diferentes a las esperadas por azar, dada la proporción de píxeles del área de estudio a los que el modelo asignó valores de presencia (Anderson *et al.* 2002).

Los mapas producidos por cada réplica del modelo fueron promediados para obtener un solo mapa por especie, y analizados para el umbral donde la especificidad y sensibilidad son equivalentes (Equal training sensitivity and specificity) siguiendo el método establecido en Cisneros-Heredia (2008) quien concluyó que los mapas binarios (presente – ausente) obtenidos con este umbral son más consistentes con las distribuciones reales de las especies en comparación a los mapas obtenidos con el umbral de equilibrio.

El umbral de especificidad y sensibilidad equivalente utilizado fue obtenido promediando los valores logísticos de los umbrales de cada réplica (10) del modelo para cada especie y son, por lo tanto, específicos a cada especie (Tabla 3). Este método evita tener que escoger un umbral arbitrario donde analizar la significancia estadística (*p*-value) de la respuesta del modelo, método que sería subjetivo y carecería de razonamiento ecológico (Liu *et al.* 2005). Áreas con probabilidades menores al promedio del umbral fueron

excluidas del mapa final con el objetivo de eliminar áreas con baja probabilidad de que la especie esté presente.

ANÁLISIS GIS

Toda información espacial empleada (variables ambientales en formato ascii, registros de colección geo-referenciados, los mapas grids generados por Maxent, la base cartográfica del Sistema de Áreas Protegidas del Ecuador) pertenece a la misma región geográfica del área de estudio y fue analizada mediante el uso del programa de computadora para análisis espacial ArcView® (versión 3.2) y ArcGis® 9.2 (ESRI, Inc, 2005).

Con la ayuda de Spatial Analyst de ArcView® (versión 3.2) se sumaron los mapas obtenidos y se dividieron para el número total de mapas, generando un mapa con los valores promedio de cada réplica (10). Con el Grid Conversion Tool de ArcGis® 9.2 (ESRI, Inc, 2005) los mapas fueron cortados para el territorio nacional del Ecuador.

La suma de los mapas de todas las especies dio como resultado un mapa compuesto que identifica las zonas con mayor concentración de las condiciones que permiten la ocurrencia de ranas de cristal, a partir del cual hemos concluido respecto a potenciales niveles de diversidad de las ranas de cristal y zonas con alta probabilidad de encontrar nuevas especies en el Ecuador.

Mediante la intersección de los mapas resultantes del nicho ecológico modelado para cada especie y un mapa digital del Sistema de Áreas Protegidas del Ecuador (SNAP), se obtuvo la *distribución protegida* del nicho ecológico de cada especie (nicho ocupado o potencialmente colonizable), con

el propósito de evaluar el grado de protección o representatividad proveído por el actual SNAP a este nivel de agregación. Aquellas especies cuyo nicho modelado coincide con los territorios que conforman el SNAP son resumidas en matrices de presencia o ausencia (denominados 1 o 0 correspondientemente), donde se compara el nicho de la especie (fila) por el área protegida (columna) e identifica el potencial *espectro de protección* o número de especies que potencialmente pueden ocurrir en las áreas protegidas y el potencial *rango de protección* o el número áreas protegidas donde una especie puede potencialmente ocurrir.

Cada mapa del nicho fundamental de cada especie contiene además una foto de la especie cuando ésta era disponible, un mapa de la distribución protegida de la especie y la más reciente catalogación de la especie dentro de las categorías de amenaza de la UICN realizada por Ron *et al.* (2008). La Lista Roja de los Anfibios del Ecuador puede ser accedida en: <http://http://www.puce.edu.ec/zoologia/sron/roja/>.

Resolución

El área de estudio fue dividida en una cuadrícula, donde cada celda equivale a 30 arcossegundos, comúnmente referida como *resolución de 1km²*, equivalente a 0.86 km² en el Ecuador (Hijmans *et al.* 2005). En este caso específico, la resolución espacial fue determinada por la resolución de la cuadrícula de los datos climáticos (WorldClim 2006).

Información de referencia espacial

Los parámetros de proyección empleados fueron:

Unidad angular: Grados decimales (DDD)

Proyección: No proyectado (ESRI Geográfica)

Datum: WGS 1984

Esferoide: WGS 1984

Eje semimayor: 6378137.00

Eje semimenor: 6356752.31

Achatamiento inverso: 298.25

Meridiano principal: Greenwich (0.000000)

Esfuerzo

Independientemente del tiempo invertido para la revisión de la bibliografía disponible, la geo-referenciación de las localidades de ocurrencia tomó alrededor de 160 horas. El modelamiento en sí de los diferentes nichos fundamentales de las 33 especies de centrolénidos fue realizado simultáneamente en 7 procesadores durante 2 jornadas de 8 horas (equivalente a 112 horas-computador).

RESULTADOS

DATOS DE LAS ESPECIES

La cantidad de localidades registradas para los centrolénidos es, en general, limitada. En total, 630 localidades fueron geo-referenciadas para las 48 especies de centrolénidos que ocurren en el Ecuador. Sólo en casos excepcionales las especies estudiadas contaron con más de 30 registros (*Cochranella midas*, *Centrolene prosoblepon*, *Centrolene buckleyi* y *Cochranella flavopunctata*) y en la mayoría de los casos las especies no sobrepasaron los 10 registros (Fig. 4). De las 48 especies de centrolénidos, 33 especies sobrepasaron el número mínimo de localidades necesarias (≥ 5 registros) para el modelamiento de su nicho ecológico (Tabla 1).

ANÁLISIS JACKKNIFE DE CONTRIBUCIÓN DE LAS VARIABLES

Los análisis jackknife a la contribución de las 20 variables bioclimáticas identificaron subconjuntos de variables a partir de los cuales se modeló el nicho fundamental de cada especie (Tabla 2). Se emplearon subconjuntos de 7 a 15 variables específicos a cada especie. Para todas las especies, por lo menos una de las capas ambientales *Altitud*, *Estacionalidad de la temperatura*, *Rango anual de temperatura*, *Estacionalidad de la precipitación* y *Precipitación del cuatrimestre más cálido*, aportaban al modelo la mayor ganancia de información cuando eran empleadas en aislamiento y/o su ausencia representaba la mayor pérdida de información (Fig. 5).

Para las especies que ocurren en la vertiente occidental del Ecuador, *Altitud* y *Estacionalidad de la precipitación* fueron las capas de información que más aportaron a la construcción de los modelos de las especies; mientras que para las especies que ocurren en la vertiente oriental del Ecuador fueron *Estacionalidad de la temperatura*, *Rango anual de temperatura*, y *Precipitación del cuatrimestre más cálido* (Tabla 2).

Para dos especies de centrolénidos de los bosques piemontanos y de tierras bajas orientales del Ecuador, *Cochranella midas* y *C. puyoensis*, las capas de *Precipitación del cuatrimestre más seco* y *Altitud* proveen la mayor ganancia al modelo cuando son empleadas en aislamiento y tienen la mayor cantidad de información útil.

Para *Hyalinobatrachium fleischmanni* y *Cochranella spinosa*, las capas más útiles fueron *Rango diurno promedio* y *Precipitación del cuatrimestre más cálido*.

NICHOS ECOLÓGICOS MODELADOS

En la mayoría de los casos, los modelos para 33 especies de centrolénidos del Ecuador produjeron predicciones mejores que aquellas esperadas si solo influyese el azar. Los umbrales de Especificidad y Sensibilidad Equivalentes después de 10 réplicas para cada especie tienen valores dentro del rango 0.046 – 0.911 (Tabla 3). Las pruebas binomiales para este umbral son altamente significativas ($p < 0.001$) en 100% de las réplicas para 16 de las 33 especies: *Centrolene audax*, *C. buckleyi*, *C. grandisonae*, *C. heloderma*, *C. mariaelenae*, *C. prosoblepon*, *Cochranella flavopunctata*, *C. midas*, *C. oyampiensis*, *C. pulverata*, *C. puyoensis*, *Hyalinobatrachium fleischmanni*, *H. pellucidum*, *Nymphargus griffithsi* y *N. siren*, altamente significativos ($p \leq$

0.01) para *Centrolene lynchi* y *C. callistommum*, y significativos ($p \leq 0.05$) para *Cochranella albomaculata*, *C. spinosa*, *Centrolene ilex*, *C. peristictum*, *Hyalinobatrachium aureoguttatum* (Tabla 4).

Para las demás especies, el porcentaje de réplicas que obtuvieron resultados significativos ($p \leq 0.05$) varió: 80% de las réplicas para *Centrolene bacatum* y *Nymphargus posadae*, 70% de las réplicas para *C. geckoideum* y *C. litorale*, y 60% de las réplicas para *C. pipilatum*.

Cincuenta por ciento o más de las réplicas no fueron significativas para *Cochranella resplendens*, *C. mache* y *Hyalinobatrachium valerioi* y ninguna de las réplicas fue significativa para 2 especies: *Hyalinobatrachium munozorum* y *Nymphargus cariticommatus* (Tabla 4).

Las representaciones espaciales (i.e. gráficas) del nicho ecológico fundamental modelado para cada una de las 33 especies de centrolénidos que ocurren en el Ecuador han sido organizadas del siguiente modo: *Centrolene buckleyi*, especie que ocupa ambas vertientes (oriental y occidental) de la cordillera de los Andes ecuatorianos: Fig. 6; 15 especies que ocupan la vertiente oriental: Fig. 7 a la Fig. 11; y 17 especies que ocurren en la vertiente occidental del Ecuador: Fig. 12 a la Fig. 15. Estos gráficos muestran la probabilidad (0 – 100%) de cada celda del área de estudio de ser ocupados por la especie modelada.

En todos los casos, los ecosistemas que se conoce no han sido ocupados por las ranas de cristal fueron exitosamente excluidos por Maxent, como por ejemplo páramos, bosques secos de la costa (excepto para *Hyalinobatrachium valerioi*, Fig. 15) y valles interandinos (excepto para *Centrolene buckleyi* que es la única especie que se conoce ocurre en este ecosistema, Fig. 6)

El modelo correctamente excluyó a las especies de los bosques montanos altos orientales del Ecuador (*Centrolene bacatum*, *Nymphargus cariticommatus* y *N. posadae*) de ocurrir en la porción occidental de la cordillera de los Andes ecuatorianos (Fig. 7). Sin embargo, este no fue el caso en los modelos de las especies de ecosistemas ubicados a menor altitud de la vertiente oriental, donde se obtuvo una mayor frecuencia de errores de comisión (tasa de resultados falsos positivos o presencia pronosticada en lugares de ausencia registrada) en los modelos obtenidos.

Este es el caso de las especies de ecosistemas montanos de la vertiente oriental en los cuales el modelo identificó celdas en la porción norte de la vertiente occidental (Bosque del Chocó) como idóneas para la ocupación de las especies: *Centrolene mariaelenae* (Fig. 8), *Nymphargus cochranae*, *Cochranella flavopunctata*, *Hyalinobatrachium pellucidum* (Fig. 9), *Cochranella midas* y *C. puyoensis* (Fig. 10) y *Cochranella oyampiensis* (Fig. 11). Esto probablemente se deba a la similitud de condiciones climáticas, a pesar de que ninguna de las especies que ocurren en la vertiente oriental, (excepto por *Centrolene buckleyi*) han sido registradas en la porción occidental.

Para las especies de la vertiente occidental, el modelo correctamente excluyó de la vertiente oriental a dos de las tres especies de bosque húmedo tropical occidental (*Centrolene litorale* y *Cochranella spinosa*) pero no lo hizo en el caso de *Hyalinobatrachium aureoguttatum* (Fig. 12) donde el modelo proyectó su presencia en la porción oriental del país.

El modelo correctamente excluyó de la vertiente oriental al resto de especies de los bosques húmedos tropicales, piemontanos y montanos occidentales (Fig. 13: *Centrolene callistomun*, *C. ilex*, *Cochranella albomaculata* y *C. pulverata*; Fig. 14: *C. lynchi*, *C. peristictum*, *C. prosoblepon* e

Hyalinobatrachium fleischmanni), exceptuando el caso de *Nymphargus griffithsi* (Fig. 14).

Del mismo modo, el modelo obtuvo resultados de presencia en la vertiente oriental de especies que solo se conocen de la porción occidental ocurrió para los nichos modelados de *Centrolene grandisonae* y *Hyalinobatrachium valerioi* (Fig. 15).

La porción norte del nicho ecológico modelado para las especies de centrolénidos que ocurren en los bosques húmedos tropicales occidentales o Bosques del Chocó (*Centrolene litorale*, *Cochranella spinosa*, *Centrolene callistommun*, *Cochranella albomaculata* y *C. pulverata*, Fig. 12) es consistente con las distribuciones registradas para estas especies; no tanto así las porciones sur de los nichos modelados, para las cuales no se cuentan con registros para ninguna especie, excepto en el caso de *Cochranella spinosa*. Este grupo de especies ha sido correctamente modelado para la vertiente occidental del Ecuador, excepto en el caso de la sobre-estimada *Hyalinobatrachium aureoguttatum*.

ZONAS DE MAYOR DIVERSIDAD

La suma de la proyección espacial del nicho ecológico para las 33 especies de ranas de cristal dio como resultado la identificación de áreas de concentración de las condiciones que caracterizan su nicho fundamental y, por lo tanto, tienen mayor probabilidad de ocurrencia simpátrica de especies (Fig. 16). Un claro centro de concentración de las condiciones climáticas óptimas para su ocurrencia se ubica en los Bosques del Chocó al norte de Ecuador y porción sur de Colombia. En el flanco opuesto de la cordillera (vertiente oriental), la concentración de nichos presenta un patrón de extensión continua

relativamente ininterrumpida entre 3°N de latitud hasta casi 2°S de latitud. La porción sur de la cordillera oriental presenta otro centro de concentración de condiciones a la altura de los 4°S, lo que corresponde a la cordillera del Cutucú.

En comparación a la relativa uniformidad de concentración de condiciones ambientales que caracterizan los nichos fundamentales de las ranas de cristal a lo largo de la vertiente oriental de la cordillera de los Andes ecuatorianos, el flanco occidental de la cordillera presenta una clara disrupción de las condiciones ambientales que inicia al sur de los bosques del Chocó ecuatorianos, hasta aproximadamente 1°N de latitud donde se encuentra otro centro de concentración de condiciones ambientales propicias para la ocurrencia de las ranas de cristal, que se mantiene hasta 2°S de latitud.

EXTENSIÓN Y REPRESENTATIVIDAD DEL SNAP

La intersección de los mapas generados para cada especie y un mapa digital del Sistema Nacional de Áreas Protegidas dio como resultado un análisis preliminar de la capacidad del SNAP para proteger los nichos (ocupados o potencialmente colonizables) de las ranas de cristal del Ecuador (i.e. su potencial representatividad). Los resultados han sido sintetizados en una matriz de presencia o ausencia para los nichos de 19 especies que ocurren en la porción occidental del Ecuador (Tabla 5) y 16 especies de la vertiente oriental (Tabla 6).

El área total estimada del nicho ecológico de cada especie tiene en promedio 6355.79 celdas y varía entre 1567 – 489629 celdas (Tabla 7). La resolución de las celdas varía dependiendo de la ubicación geográfica del área de estudio y equivale a 0.86 km² en el Ecuador; es decir, que el área del nicho ecológico

modelado promedio es de 54657.98 km² y varía dentro del rango 1347.62 km² (*Centrolene heloderma*) y 421080.94 km² (*Centrolene bacatum*). En promedio, el porcentaje de la extensión total de los nichos ecológicos cubiertos por el SNAP es 15.89%, y varía entre 1.53% (*Centrolene heloderma*) y 60.60% % (*Centrolene pipilatum*)

Centrolene heloderma, especie que ha sido recientemente catalogada como *Críticamente amenazada* por Ron *et al.* (2008), es la especie con menor área de nicho ecológico modelado, y a su vez la especie con menor porcentaje de su nicho ecológico representado en el SNAP (1.53%) (Tabla 7, Fig. 15). Más alarmante aún en el hecho de que este porcentaje equivale a apenas 20.64 km².

Centrolene pipilatum es otra especie cuyo rango de área de ocupación es pequeño: 1567 celdas; es decir, 2743.40 km². Sin embargo, según el modelo, 60.60% de las celdas identificadas como parte de su nicho ecológico se encuentran protegidas dentro del territorio el SNAP (Tabla 7, Fig. 8). Quizá por lo limitado que es su área de ocupación, esta especie también ha sido cataloga como *Críticamente amenazada* por Ron *et al.* (2008).

Para otras especies *críticamente amenazadas* (Ron *et al.* 2008) los porcentajes de su nicho ecológico protegido son: 16.00% para *Hyalinobatrachium pellucidum* (porcentaje que probablemente es menor debido a la sobreestimación de su nicho ecológico), 12.98% para *Centrolene lynchi*, 14.39% para *Centrolene geckoideum* y 23.22% para *Centrolene buckleyi* (Tabla 7). Para *Centrolene audax*, una especie catalogada como *Amenazada*, 30.76% de su nicho ecológico está potencialmente protegido en el SNAP.

La cuantificación del área (km²) de nicho ecológico de cada especie existente potencialmente cubierta por el SNAP se encuentra resumida en la Tabla 7.

DISCUSIÓN

DATOS DE LAS ESPECIES

Un reto para el presente estudio fue el tamaño de la muestra. Muestras pequeñas pueden resultar en una disminución del potencial predictivo de cualquier estudio. Sin embargo, pocos son los casos donde una especie ha sido extensa y profundamente registrada a lo largo de su área de vida, por lo que es necesario empezar a implementar métodos que permitan extrapolaciones de los rangos de distribución de las especies con mayor relevancia ecológica y biogeográfica que los tradicionales mapas de zonas sombreadas. Quizá por este motivo, el desarrollo de modelos de nicho ecológico ha tendido últimamente al perfeccionamiento de algoritmos que no precisen de datos de ausencia y cuyo poder predictivo sea bastante alto, inclusive para muestras tan pequeñas como 5 registros (Pearson *et al* 2007). Este es el caso del modelo aplicado en el presente estudio: Maxent.

Al momento de geo-referenciar las localidades, dirigí la mayor atención a los detalles y cuidadosamente asigné las coordenadas geográficas a los registros de ocurrencia empleando una amplia variedad de recursos. Sin embargo, el bajo nivel de detalles provisto por los colectores dificultó muchas veces la localización de los registros, lo cual probablemente contribuye a menores niveles de significancia de los resultados obtenidos.

Es importante resaltar la utilidad de datos que provienen de colecciones de museos de historia natural no solo para la catalogación de la biodiversidad de una región, sino también su aplicabilidad para el desarrollo de estudios con claras implicaciones para la conservación de dicha biodiversidad.

DATOS DE LAS VARIABLES AMBIENTALES

Los resultados de este estudio deben ser interpretados como estimaciones generales de las áreas potencialmente ocupadas por las ranas de cristal, principalmente debido al grueso nivel de resolución de las variables ambientales.

Uno de los productos de la prueba jackknife para la contribución de las variables es que identifica (para cada especie), la variable que aporta la mayor cantidad de información cuando es empleada en aislamiento y aquella variable cuya ausencia genera la mayor pérdida de información (i.e. que contienen la mayor cantidad de información que no está presente en las demás variables).

Es interesante el hecho de que podemos agrupar a las especies por las variables que más aportaron a la construcción de su modelo, y eso parecería seguir un patrón aparentemente relacionado a la vertiente (occidental u oriental) de la cordillera donde las especies ocurren. *Altitud* y *Estacionalidad de la precipitación* son las variables que generaron la mayor ganancia al modelo de las especies que ocurren en la vertiente occidental del Ecuador, y *Estacionalidad de la temperatura*, *Rango anual de temperatura*, y *Precipitación del cuatrimestre más cálido* para las especies que ocurren en la vertiente oriental.

Inclusive podemos agrupar las especies en relación a las variables que aportaron más a la construcción de su respectivo modelo según la zona de vida que ocupan. Por ejemplo, para las seis especies de bosques montanos y piemontanos de la vertiente occidental del Ecuador: *Centrolene geckoideum*, *C. grandisonae*, *C. heloderma*, *C. peristictum*, *C. lynchi* y *Nymphargus*

griffithsi, la capa ambiental *Estacionalidad de la temperatura* fue la variable que más aportó en la construcción de sus respectivos modelos.

Es decir, que las seis especies de los bosques montanos y piemontanos occidentales comparten como variable limitante la estacionalidad de la temperatura. Este patrón podría ser explicado por fenómenos compartidos de especiación o de adaptación a este ecosistema particular. Concluir al respecto precisará de futuros estudios específicamente diseñados con este objetivo en mente.

Del mismo modo, el grupo a cuyo modelo la capa *Altitud y Estacionalidad de la precipitación* aportaron la mayor cantidad de información para la construcción de sus respectivos modelos está conformado por cinco especies que ocurren en los bosques montanos y piemontanos de la vertiente oriental: *Centrolene audax*, *C. mariaelena*, *Cochranella flavopunctata*, *Hyalinobatrachium pellucidum* y *Nymphargus siren*.

Otro grupo aparentemente relacionado es aquel para el cual la capa de *Rango anual de temperatura* aportó la mayor ganancia y la capa *Precipitación del cuatrimestre más cálido* la mayor pérdida en su ausencia, conformado por *Centrolene callistommum*, *C. pulverata*, *C. ilex*, *C. litorale* y *Cochranella albomaculata*. Todas estas especies ocupan los bosques húmedos tropicales y piemontanos del occidente del Ecuador.

NICHOS ECOLÓGICOS MODELADOS

Hay múltiples procesos ecológicos y evolutivos que influyen sobre la distribución y abundancia de las especies. Las especies interactúan con su hábitat conforme intentan obtener suficientes recursos para mantenerse en un

estado de homeostasis que les permita desarrollarse y, en última instancia, dejar descendencia. Por ejemplo, las ranas de cristal, al igual que otras especies de anfibios, probablemente explotan microhábitats comportamentalmente para no perder agua, mantener una temperatura óptima, capturar presas, poner huevos y, en definitiva, hacer frente a condiciones ambientales que de otro modo pondrían la persistencia de este sistema (el organismo o la población) en riesgo (Kearney y Porter 2009).

En aquellos sitios donde dichas interacciones permiten completar el ciclo de vida de una especie, de tal modo que la tasa de nacimientos compensa aquella de muertes y de depredación, las poblaciones se mantienen y el hábitat es considerado como idóneo para su ocurrencia; es decir, que ese lugar provee las condiciones ambientales que conforman el nicho fundamental de un especie y, por tanto, permiten el establecimiento de poblaciones viables.

En este contexto, cabe recalcar que las distribuciones modeladas por este estudio no son más que representaciones espaciales de este conjunto de condiciones ambientales que permitirían el establecimiento de poblaciones de las 33 especies estudiadas.

A pesar de que podemos concluir respecto al *nicho fundamental* (Hutchinson 1957) de estas especies, las áreas identificadas como idóneas son muy probablemente una sobre-estimación del área efectivamente ocupada por las especies. Entre los factores que impiden a estas especies ocupar la totalidad del área modelada podemos nombrar: impedimentos históricos a la colonización de nichos disponibles por barreras biogeográficas, limitaciones fisiológicas a la reproducción efectiva de las especies, y retrocesos en aquellas áreas que sí habían sido colonizadas debido a cambios en la cobertura vegetal relacionados a procesos humanos de deforestación (Soberón y Peterson 2005, Pearson *et al.* 2007).

En este contexto, Maxent no consideró la existencia de una importante barrera biogeográfica que ha limitado la dispersión histórica de centrolénidos entre las dos vertientes del país. Esto es especialmente evidente para especies de tierras bajas como por ejemplo *Cochranella midas*, *C. oyampiensis*, *C. puyoensis*, *C. resplendens*, *Hyalinobatrachium munozorum* y *H. aureoguttatum*. Para estas especies, una alta fracción del área identificada como ecológicamente idónea para su ocupación no ha sido colonizada en la realidad. Ya se ha reportado anteriormente (Phillips y Dudík 2008) que los modelos de nicho ecológico disponibles en la actualidad tienen problemas al momento de predecir los rangos de especies ampliamente distribuidas. Este es el caso de algunas de las especies de tierras bajas, las cuales han sido ampliamente registradas en la porción amazónica del continente. Este fenómeno ya había sido observado por Cisneros-Heredia (2008).

A pesar de esto y de las tres potenciales fuentes de error mencionadas anteriormente (tamaño de muestra limitado, información de colección no detallada y baja resolución de las capas ambientales), la validación de los resultados del modelamiento del nicho ecológico mostraron que las estimaciones fueron mejores (en la mayoría de los casos) que aquellas explicadas por el azar, lo cual tiene claras implicaciones al momento de conocer su distribución y diseñar futuras investigaciones que comprendan estos grupos de organismos como sujetos de estudios. De hecho, los modelos creados por este estudio son aproximaciones más detalladas que los polígonos que podrían ser generados a partir de exactamente los mismo datos, los cuales incluirían grandes porciones de territorio uniformemente ocupados y podrían ignorar áreas para las cuales no poseemos registros aún.

Los modelos para los cuales los niveles de significancia no fueron estadísticamente significativos parcial o totalmente (*Cochranella resplendens*,

C. mache, *Hyalinobatrachium valerioi*, *H. munozorum* y *Nymphargus cariticommatus*) pueden deberse al pequeño tamaño de la muestra a partir de la cual se generó el modelo o a altos grados de correlación espacial entre los datos debido a que en la mayoría de los casos los registros provienen de los mismos sitios de colección separados por apenas unos pocos kilómetros, probablemente obtenidos a borde del camino, colectados durante una misma salida de campo.

Como sería de esperarse, la sobre-predicción de la distribución de una especie está caracterizada por una alta tasa de errores de comisión (falsos positivos), razón por la que estos resultados deben ser considerados únicamente como estimaciones preliminares y su posterior uso deberá venir acompañado de una detallada exclusión de aquellos lugares para los cuales se tiene certeza que la especie no ocurre, por ejemplo en áreas donde la deforestación y destrucción de hábitat impiden por completo su supervivencia. En definitiva, espero que estudios futuros puedan concluir sobre la distribución efectiva de las ranas de cristal del Ecuador a partir de los modelos aquí presentados.

En general, los resultados del presente estudio de modelamiento del nicho ecológico fundamental de las ranas de mistral son consistentes con las distribuciones conocidas de las especies y proveen una alternativa más detallada que los polígonos generados por el Global Amphibian Assesment (UICN *et al.* 2008) y por lo tanto probablemente más cercana a la realidad biogeográfica de cada especie. A pesar de las fallas discutidas, los nichos modelados nos permiten identificar patrones de ocupación espacial de alta utilidad comparativa.

ÁREAS PRIORITARIAS PARA LAS RANAS DE CRISTAL

La identificación de regiones de alta ocurrencia de las condiciones ambientales que conforman el nicho fundamental de las ranas de cristal mediante la suma de los nichos modelados tiene grandes implicaciones al momento de identificar áreas importantes para la conservación y estudio de esta familia de anuros. Estas regiones prioritarias se extienden a manera de corredores a lo largo de ambas vertientes de los Andes ecuatorianos.

Esta representación espacial de concentraciones altas de las condiciones ambientales idóneas para la ocurrencia de las ranas de cristal permitió identificar la interrupción del corredor de la vertiente occidental, al sur de los bosques tropicales de El Chocó. Es probable que esta discontinuidad de factores abióticos esté relacionada con la existencia, por ahora hipotética, de una bioregión endémica al Ecuador (Cisneros-Heredia 2006, Cisneros-Heredia 2007b) que difiere por su alta estacionalidad de la bioregión de El Chocó y de la bioregión Tumbesina al sur.

La potencial identificación de unidades ecológicas climáticamente distintas (o similares) es un producto adicional del modelamiento de nicho ecológico, de gran utilidad al momento de estudiar procesos de especiación mediados por factores climáticos o entender la ocurrencia de especies consideradas “restringidas” a áreas geográficas pequeñas, o “raras”. Para este caso específico, es necesario profundizar el estudio de las comunidades ecológicas de la costa central del Ecuador a fin de confirmar o negar la hipótesis sobre la existencia de una bioregión endémica a esta región.

IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

Los resultados preliminares respecto al grado de representación del SNAP de los nichos ecológicos de las ranas de cristal del Ecuador parecerían cubrir en la mayoría de casos una porción bastante significativa de la extensión total del su nicho fundamental (alrededor de 15% en la mayoría de casos). Sin embargo, debemos recordar que estos valores son preliminares pues de los mapas resultantes no han sido excluidas áreas donde la deforestación, por ejemplo, ha entrado en conflicto con la ocurrencia de las especies, ni celdas con valores de presencia en regiones de registrada ausencia, u otros errores relacionadas a la suposición poco realista de que la especie ocupa la totalidad del nicho modelado. Es decir, las estimaciones de las áreas de los nichos ecológicos protegidos presentadas en este estudio son mayores a las áreas reales.

El mapa de concentración de especies (Fig. 16) muestra que El Chocó, región compartida con Colombia, es uno de los centros de mayor ocurrencia potencial de ranas de cristal. De hecho, muchas de las especies que no son endémicas al Ecuador lo son para esta ecorregión. Afortunadamente, esta región ha sido afectada por la deforestación en menor grado que otras regiones, sin embargo casi no cuenta con áreas protegidas (Garcés- Guerrero y De la Zerder-Lerner 1994, IAvH y Etter- R. 1998).

Otra ecorregión identificada como crítica para la conservación de las especies de ranas de cristal debido a sus altos índices de concentración de condiciones propicias para la ocurrencia de especies son las estribaciones de las cordilleras andinas. Esto coincide con lo descrito por Rueda-Almonacid *et al.* (2004), quien además enfatiza en la contraposición existente entre sus altos índices de

diversidad con la casi total ausencia de áreas protegidas estatales en estos ecosistemas.

Una región que carece casi totalmente de áreas protegidas que protejan la extensión total de los nichos potenciales de los centrolénidos es la zona central y sur de la Costa ecuatoriana. Esta área es una de las regiones que más ha sufrido transformaciones de origen humano (Sierra 1999), por lo que las zonas propicias para el establecimiento de nuevas áreas protegidas son limitadas.

La zona norte de la Costa, debido a mayor pluviosidad, no ha sido desarrollada para la agricultura tan extensivamente como el resto de las planicies de la costa ecuatoriana (Sierra 1999), aunque recientemente ha evidenciado la acelerada entrada de monocultivos comerciales de Eucalipto (*Eucalyptus* spp.) y Palma Africana (*Elaeis guineensis*). El establecimiento de un sistema más representativo de áreas protegidas en el Ecuador deberá incluir las estribaciones de la cordillera y la creación (potencialmente binacional) de un área protegida en la zona de El Chocó.

El Ecuador es uno de los países con mayores índices de diversidad y endemismo de anfibios (Coloma y Ron 2001). He ahí la importancia de representar en su sistema de áreas protegidas una muestra que garantice la existencia a largo plazo de esta altísima riqueza. Sin embargo, no existe un solo caso donde se haya planificado un sistema de áreas protegidas que considere sobretodo criterios de diversidad, menos aún los requerimientos espaciales de los anfibios.

A pesar de haber sido diseñado oportunísticamente, el sistema de áreas protegidas existente brinda un servicio invaluable al resguardar hábitats que ya son ocupados por las ranas de cristal o pueden potencialmente ser

ocupados, de usos potencialmente más destructivos y de este modo evitar en un cierto grado la pérdida de biodiversidad. Sin embargo, el sistema todavía es incompleto.

A pesar de todo, frente a la situación de limitada información, los resultados de naturaleza predictiva del modelamiento del nicho representan un avance en cuanto al conocimiento general para cualquier taxón. A partir de los resultados obtenidos es posible direccionar esfuerzos de estudio que no solo hagan frente a los déficits de información actuales (déficits de Linnaeus y Wallace) que muchas veces impiden la correcta catalogación de las especies en una determinada categoría de amenaza, sino también un mejor encaminamiento de estudios y estrategias de conservación, al generar información más detallada que aquella obtenida mediante un inventario rápido de campo y que comparativamente consume menos de los ya escasos recursos con los que cuenta el campo de la conservación de la biodiversidad.

RECOMENDACIONES

Mi recomendación principal es fomentar el uso de los extensos datos de ocurrencia albergados en las colecciones de museología natural de la región a partir de los cuales se puede generar información que sea útil para diseñar nuevas investigaciones que no repliquen esfuerzos y medidas de conservación que sean más eficaces y representativas de la biodiversidad. Es necesario el trabajo conjunto de las instituciones de investigación para unificar y hacer libremente accesibles sus bases de datos, a fin de facilitar la aplicación de novedosos métodos como el empleado en este estudio.

Es necesario también incrementar la investigación que identifique el conjunto de parámetros de regularización al que mejor respondan las especies de los Trópicos, con énfasis en las especies de tierras bajas, para las cuales las respuestas de los modelos todavía no son muy robustas al momento de identificar asociaciones entre las variables climáticas que expliquen la distribución de las especies.

Finalmente, me gustaría promover la incursión de quienes estén interesados en métodos similares, pero sobretodo avanzar hacia la búsqueda de respuestas causales entre la distribución y abundancia de las especies y los factores abióticos limitantes a los que hacen frente, para lo cual será importante incluir variables fisiológicas, comportamentales, morfológicas y todas aquellas que sean significativas evolutivamente y que probablemente limiten o faciliten la viabilidad de sus poblaciones.

LITERATURA CITADA

AmphibiaWeb. 2007. Information on amphibian biology and conservation. [Aplicación de Web]. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Disponible en <http://amphibiaweb.org/> [Consulta: 29 Sep 2007].

Andelman, S. J. y Willig, M. R. 2003 Present patterns and future prospects for biodiversity in the Western Hemisphere. *Ecol. Lett.* 6, 818–824.

Anderson, R. P., y Martínez-Meyer, E. 2004. Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation*; 116: 167–179.

Anderson, R. P., M. Gomez-Laverde, A. T. Peterson. 2002. Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: insights from predictive models. *Global Ecol. Biogeogr.* 11: 131-141.

Araújo, M.B., R.G. Pearson, W. Thuiller, y M. Erhard. 2005a. Validation of species-climate envelope models under climate change. *Global Change Biology* 11, 1504-1513.

Araújo, M.B., W. Thuiller, P.H. Williams, y I. Reginster. 2005b. Downscaling European species atlas distributions to a finer resolution: Implications for conservation planning. *Global Ecology and Biogeography* 14, 17-30.

Ardila-Robayo M. C., P.M. Ruiz-Carranza y J.J. Mueses-Cisneros. 2007. Anfíbios. Pp 135-147 en: Andrade-C. M. G., & J. D. Lynch. Eds. Los tipos nomenclaturales depositados en la colección zoológica del Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, Colombia.

Beerling, D.J., B. Huntley, y J.P. Bailey. 1995. Climate and the distribution of *Fallopia japonica*: Use of an introduced species to test the predictive capacity of response surfaces. *Journal of Vegetation Science* 6, 269-282.

Bustamante, M. R., D. F. Cisneros-Heredia, M. H. Yáñez-Muñoz, H. M. Ortega-Andrade, y J. M. Guayasamín. 2007. Amphibia, Centrolenidae, *Cochranella pulverata*, *Hyalinobatrachium aureoguttatum*: Distribution extension, Ecuador. *Check List*; 3(3): 271–276.

Cifuentes, M., Ponce, A., Albán, F., Mena, P., Mosquera, G., Rodríguez, J., Silva, D., Suárez, L., Tobar, A., y Torres, J. 1989. Estrategia para el Sistema Nacional de Áreas Protegidas del Ecuador, Fase II. Ministerio de Agricultura y Ganadería, Dirección Nacional Forestal, Fundación Natura. Quito

Cisneros-Heredia D. F. 2006. Distribution and ecology of the Western Ecuador frog *Leptodactylus labrosus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae),” *Zool. Res.*, 27(3), 225 – 234.

Cisneros-Heredia, D. F. 2007a. A new species of glassfrog of the genus *Centrolene* from the foothills of Cordillera Oriental of Ecuador. *Herpetozoa*; 20(1/2): 27-34.

Cisneros-Heredia D. F. 2007b. Distribution and natural history of the Ecuadorian snake *Dipsas andiana* (Boulenger, 1896) (Colubridae: Dipsadinae) with considerations on its conservation status. *Russian Journal of Herpetology* Vol. 14(3): 199 – 202

Cisneros-Heredia, D. F. 2008. Habitat loss and climate change impacts on Neotropical anurans: implications for in-situ conservation. M.Sc. Dissertation. King's College London. University of London.

Cisneros-Heredia, D. F., J. Delia, M. H. Yáñez-Muñoz y H. M. Ortega-Andrade, (en prensa) Ecuadorian endemic glassfrog *Cochranella mache* is Critically Endangered due to habitat loss. *Oryx*.

Cisneros-Heredia, D. F. y J. M. Guayasamín. 2006. Amphibia, Anura, Centrolenidae, *Centrolene mariaelenae*: Distribution extension, Ecuador. *Check List*; 2(3): 93–95.

Cisneros-Heredia, D. F. y R. W. McDiarmid. 2005. Amphibia, Centrolenidae, *Centrolene peristictum*, *Centrolene prosoblepon*, *Cochranella cochranae*, *Cochranella midas*, *Cochranella resplendens*, *Cochranella spinosa*, *Hyalinobatrachium munozorum*: Range extensions and new provincial records. *Check List*: 1(1): 18–22.

Cisneros-Heredia, D. F. y R. W. McDiarmid. 2006a. A new species of the genus *Centrolene* (Amphibia: Anura: Centrolenidae) from Ecuador with comments on the taxonomy and biogeography of glassfrogs. *Zootaxa*; 1244: 1–32.

Cisneros-Heredia, D. F. y R. W. McDiarmid. 2006b. Review of the taxonomy and conservation status of the Ecuadorian glassfrog *Centrolenella puyoensis* Flores y McDiarmid (Amphibia: Anura: Centrolenidae). *Zootaxa*; 1361: 21–31.

Cisneros-Heredia, D. F. y R. W. McDiarmid. 2007a. Primer registro de *Hyalinobatrachium ruedai* (Amphibia: Centrolenidae) en Ecuador, con notas sobre otras especies congénicas. *Herpetotrópicos*; 3(1): 21–28.

Cisneros-Heredia, D. F. y R. W. McDiarmid. 2007b. Revision of the characters of Centrolenidae (Amphibia: Anura: Athesphatanura), with comments on its taxonomy and the description of new taxa of glassfrogs. *Zootaxa*; 1572: 1-82.

Cisneros-Heredia, D. F. y P. Meza-Ramos. 2007. An enigmatic new species of glassfrog (Amphibia: Anura: Centrolenidae) from the Amazonian Andean slopes of Ecuador. *Zootaxa*; 1485: 33–41.

Cisneros-Heredia, D. F. y M. H. Yáñez-Muñoz. 2007a. Amphibia, Anura, Centrolenidae, *Centrolene balionotum*, *Centrolene geckoideum*, *Cochranella*

cariticommata: Distribution extension, new provincial records, Ecuador. Check List; 3(1): 39–42.

Cisneros-Heredia, D. F. y M. H. Yáñez-Muñoz. 2007b. A new species of glassfrog (Centrolenidae) from the southern andean foothills on the West Ecuadorian region. South American Journal of Herpetology; 2(1): 1-10.

Corsi, F., E. Dupré, L. Boitani. 1999. A large-scale model of wolf distribution I Italy for conservation planning. Conserv. Biol. 13: 150-159.

Coloma, L. A (ed). 2009. Anfibios de Ecuador. [En línea]. Ver. 2.0 (29 Octubre 2005). Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador. <<http://www.puce.edu.ec/zoologia/vertebrados/amfibiawebec/anfibiosecuador/index.html>>[Consulta: 09 Mar 2009].

Coloma L. A. y S. R. Ron. 2001. Ecuador Megadiverso. Serie de Divulgación I. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito. 138 pp.

DeMatteo, K. E. y B. A. Loiselle. 2008. New data on the status and distribution of the bush dog (*Speothos venaticus*): Evaluating its quality of protection and directing research efforts. Biological Conservation 141: 2494-2505.

Dudík, M., S. J. Phillips y R. E. Schapire. 2004. Performance guarantees for regularized maximum entropy density estimations. En: Proceedings of the 17th Annual Conference on Computational Learning Theory, ACM Press, New York, pp. 655-662.

Elith, J. 2002. Quantitative methods for modelling species habitat: comparative performance and an application to Australian plants. En: Ferson, S. y M. Burgman. (Eds.), Quantitative Methods for Conservation Biology. Springer-Verlag, New York, 39-58.

Elith, J., C. Graham, y NCEAS species distribution modeling group 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. Ecography 29, 129-151.

Elith, J. y J. Leathwick. 2007. Predicting species distributions from museum and herbarium records using multiresponse models fitted with multivariate adaptive regression splines, Diversity and Distributions;13: 265–275.

ESRI, Inc., 2005. ESRI ArcGIS® 9.2. Redlands, California.

Feria, A.T.P., Peterson, A.T., 2002. Prediction of bird community composition based on point-occurrence data and inferential algorithms: a valuable tool in biodiversity assessments. Diversity and Distributions 8, 49–56.

Ficetola, G. F., W. Thuiller y C. Miaud. 2007. Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species - the American bullfrog. Diversity and Distributions. 13: 476–485.

Flather, C., K. Wilson, D. Dean y W. MacComb. 1997. Identifying gaps in conservation networks: Of indicators and uncertainty in geographic-based analyses. Ecological Applications 7(2): 531-542.

Fleishman, E., R. Mac Nally, y J.P. Fay. 2002. Validation tests of predictive models of butterfly occurrence based on environmental variables. *Conservation Biology*, 17, 806-817.

Frost, D. R. 2009. Amphibian Species of the World: an Online Reference. [en línea]. Version 5.3 (12 de Febrero de 2009). Base de Datos electrónica disponible en <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/> American Museum of Natural History, New York, USA. >[Consulta: 24 de marzo de 2008].

Frost, D. R., T. Grant, J. Faivovich, R. H. Bain, A. Haas, C. F. B. Haddad, R. O. De Sá, A. Channing, M. Wilkinson, S. C. Donnellan, C. J. Raxworthy, J. A. Campbell, B. L. Blotto, P. Moler, R. C. Drewes, R. A. Nussbaum, J. D. Lynch, D. M. Green y W. C. Wheeler. 2008. The Amphibian Tree of Life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 297.

Funk, V. A., M. F. Zermoglio y N. Nasir. 1999. Testing the use of specimen collection data and GIS in biodiversity exploration and conservation decision making in Guyana. *Biodiversity and Conservation*; 8: 727–751.

Garcés-Guerrero, D.M., S. De la Zerder-Lerner. 1994. Gran Libro de los Parques Nacionales de Colombia. Intermedio Editores y Círculo de Lectores, Bogotá.

Graham, C. H., S. Ferrier, F. Huettman, C. Moritz, y A. T. Peterson. 2004a. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(9), 497–503.

Graham, C.H., R. R. Santiago, J. C. Santos, C. J. Schneider y C. Moritz. 2004b. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in Dendrobatid frogs. *Evolution* 58, 1781–1793.

Guisan, A. Y Zimmerman, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135: 147-186.

Guayasamín, J. M., y E. Bonnacorso. 2004. A new species of glass frog (Centrolenidae: Cochranella) from the lowlands of northwestern Ecuador, with comments on the *Cochranella granulosa* group.

Guayasamín, J. M., M. R. Bustamante, D. Almeida- Reinoso y W. C. Funk. 2006a. Glass frogs (Centrolenidae) of Yanayacu Biological Station, Ecuador, with the description of a new species and comments on Centrolenid systematics. *Zoological Journal of the Linnaean Society*; 147: 489–513.

Guayasamín, J. M., D. F. Cisneros-Heredia, M. H. Yáñez-Muñoz y M. Bustamante. 2006b. *Amphibia, Centrolenidae, Centrolene ilex, Centrolene litorale, Centrolene medemi, Cochranella albomaculata, Cochranella ametarsia*: Range extensions and new country records. *Check List*; 2(1): 24–26.

Guayasamín, J. M. y L. Trueb. 2007. A new species of glass frog (Anura: Centrolenidae) from the lowlands of northwestern Ecuador, with comments on centrolenid osteology. *Zootaxa*; 1447: 27-45.

Hernandez, P. A., Graham, C. H., Master, L. L. y Albert, D. L. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29, 773–785.

Hijmans R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very High Resolution Interpolated Climate Surfaces for Land Areas. *Int. J. Climatol*; 25: 1965-1978.

Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. En: *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415-427.

IAvH y A. Etter-R. 1998. Mapa General de Ecosistemas de Colombia, Escala 1:20 000.000. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.

Instituto Geográfico Militar. 2008. Base Nacional, escala 1:1'000.000. [en línea] Instituto Geográfico Militar. Quito, Ecuador. <<http://www.geoportaligm.gov.ec/index2.html>> [Consulta: 14 marzo 2009].

Kearney, M. y W. Porter. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* 12: 1–17.

Liu, C., P.M. Berry, T.P. Dawson y R.G. Pearson. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28, 385-393

Ministerio del Ambiente. 2005. Plan de Manejo y Gestión Participativa de la Reserva Ecológica Mache Chindul 2005-2010. Quito, Ecuador.

Ministerio del Ambiente. 2009. Áreas Protegidas. [en línea]. Subsecretaría de Patrimonio Natural del Ministerio del Ambiente del Ecuador. Quito, Ecuador. <<http://www.ambiente.gov.ec>> [Consulta: 14 abril 2009].

Mulligan, M. 2006. US NGIA GeoNet Names Server (GNS) Google Earth Interface. King's College London. [En línea] Disponible en: <http://www.ambiotek.com/places> [Consultado: Febrero 2009].

Pearson, R.G. 2007. Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners. Synthesis. American Museum of Natural History.

Pearson, R.G., T.P. Dawson, P.M. Berry, and P.A. Harrison. 2002. Species: A spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling* 154, 289-300.

Pearson R. G., C. J. Raxworthy, M. Nakamura y A. T. Peterson. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography (J. Biogeogr.)* (2007) 34, 102–117.

Pearson, R.G., T.P. Dawson, y C. Liu. 2004. Modelling species distributions in Britain: A hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography* 27, 285-298.

Peterson, A.T., 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review Biology* 78: 419-433.

Peterson A. T., L. G. Ball y K. P. Cohoon. 2002. Predicting distributions of Mexican birds using ecological niche modelling methods. *Ibis*; 144: E27–E32.

Peterson, A. T., J. Shaw. 2003. *Lutzomyia* vectors for cutaneous leishmaniasis in southern Brazil: ecological niche models, predicted geographic distribution, and climate change effects. *Int. J. Parasitol* 33: 919-931.

Phillips, S. J. 2007. Regularization multiplier. Maxent Google Group [En línea]. Disponible en: <<http://groups.google.com/group/Maxent/msg/79c6d43a3b908c15>> [Consulta: 10 abril 2009].

Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Shapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231–259

Phillips, S. J. y Dudík, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161–175.

Phillips, S.J., M. Dudik, y R.E. Schapire. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. (ed. C.E. Brodley), *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*, Banff, Alberta, Canada, 2004. pp. 83– 90.

Ponder, W. F., G. A. Carter, P. Flemons y R. R. Chapman. 2001. Evaluation of museum collection data for use in biodiversity assessment. *Conservation Biology* 15: 648–657.

Pounds J. A., M. R. Bustamante, L. A. Coloma, J. A. Consuegra, M. P. L. Fogden, P. N. Foster, E. La Marca, K. L. Masters, A. Merino-Viteri, R. Puschendorf, S. R. Ron, G. A. Sánchez-Azofeifa, C. J. Still y B. E. Young. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439, 161-167.

Pounds, J. A., M. P. Fogden y J. H. Campbell. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398: 611 – 615.

Pressey, R. L., I. R. Johnson y P. D. Wilson. 1994. Shades of irreplaceability: Towards a measure of the contribution of sites to a reservation goal. *Biodiversity Conservation* 3: 242-262.

Pressey, R. L. y V. Logan. 1994. Level of biogeographical subdivision and its effects on assessment of reserve coverage: a review of regional studies. *Conservation Biology* 8(4): 1037-1046.

Pressey, R. L., H. P. Possingham y J. R. Day. 1997. Effectiveness of alternative heuristic algorithms for identifying indicative minimum requirements for conservation reserves. *Biological Conservation* 80: 207-219.

Pressey, R. L. y S. Tully. 1994. The cost of ad hoc reservation: a case study in western New South Wales. *Australian Journal of Ecology* 19: 375-384.

Putney, A. 1976. Propuesta preliminar de una estrategia para la conservación de áreas silvestres sobresalientes del Ecuador. FAO/PNUMA Working Documents No. 17.

Reck, G. Áreas Protegidas del Ecuador. 2007. En: ECOLAP y MAE. 2007. Guía del Patrimonio de Áreas Naturales Protegidas del Ecuador. ECOFUND, FAN, DarwinNet, IGM. Quito, Ecuador.

Rodrigues, A. S. L., S. J. Andelman, M. I. Bakarr, L. Boitani, T. M. Brooks, R. M. Cowling, L. D. C. Fishpool, G. A. B. Da Fonseca, K. J. Gaston, M. Hoffmann, J. S. Long, P. A. Marquet, J. D. Pilgrim, R. L. Pressey, J. Schipper, W. Sechrest, S. N. Stuart, L. G. Underhill, R. W. Waller, M. E. J. Watts y X. Yan. 2004. Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity, *Nature* 428: 640 - 643

Ron, S. R. 2005. Predicting the distribution of the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in the New World. *Biotropica*, 37(2), 209–221.

Ron, S. R., J. M. Guayasamín, L. A. Coloma, y P. Menéndez-Guerrero. 2008. Lista Roja de los Anfibios de Ecuador. [En línea]. Ver. 1.0 (2 de mayo 2008). Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador. <<http://www.puce.edu.ec/zoologia/sron/roja/>>[Consulta: 14 abril 2009].

Rueda-Almonacid, J. V., J. D. Lynch y A. Amézquita (Eds.). 2004. Libro rojo de anfibios de Colombia. Serie Libro Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Conservación Internacional Colombia, Instituto de Ciencias Naturales – Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente,. Bogotá, Colombia. 384 pp.

Ruiz-Carranza, P. M. y Lynch, J. D. 1991. Ranas Centrolenidae de Colombia I. Propuesta de una nueva clasificación genérica. *Lozania*, Bogotá; 57: 1–30.

Scott, J. M., P. J. Heglund, M. L. Morrison, J. B. Haufler, M. G. Raphael, W. A. Wall, F. B. Samson (eds). 2002. Predicting Species Occurrence: Issues of Accuracy and Scale. Island Press, Washington, DC.

Sierra, R. 1999. Propuesta Preliminar de un Sistema de Clasificación de Vegetación para el Ecuador Continental. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF EcoCiencia. Quito. 194 pp.

Soberón, J. y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10.

UICN. 2001. Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN. UICN, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido. ii + 33 pp.

UICN, Conservación Internacional, y NatureServe. 2008. Global Amphibian Assessment, an Analysis of Amphibians on the 2008 IUCN Red List. [En línea]. Disponible en <<http://www.iucnredlist.org/amphibians>>[Consulta: Abril 2009].

Valarezo, V., J. Gómez y Y. Céleri. 1999. Plan Estratégico del Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas del Ecuador. Ministerio del Ambiente y Proyecto INEFAN/GEF. Quito, Ecuador.

Welk, E., K. Schubert, M. H. Hoffmann. 2002. Present and potential distribution of invasive mustard (*Alliaria petiolata*) in North America. *Divers. Distributions*. 8: 219-233.

Whittaker, R.J., M.B. Araújo, P. Jepson, R.J. Ladle, J.E.M. Watson, and K.J. Willis. 2005. Conservation biogeography: Assessment and prospect. *Diversity and Distributions* 11, 3-23.

WorldClim. 2006. [En Línea]. Base de datos climáticos. Versión 1.4. Disponible en <http://www.worldclim.org/> [Modificado: 19 Ene 2006] [Consulta: 18 Mar 2009].

Yáñez-Muñoz, M.H. y Cisneros-Heredia, D.F. 2008. Amphibia, Anura, Centrolenidae: *Cochranella orejuela*, first country records from Ecuador. *CheckList*; 4(1): 50–54.

Yom-Tov, Y. y R. Kadmin. 1998. Analysis of the distribution of insectivorous bats in Israel. *Divers. Distributions*. 4: 63-70.

Young, B. E., K. R. Lips, J. K. Reaser, R. Ibáñez, A. W. Salas, J. R. Cedeño, L. A. Coloma, S. Ron, E. La Marca, J. R. Meyer, A. Muñoz, F. Bolaños, G. Chaves y D. Romo. 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Cons. Biol.* 15(5) 1213 – 1223.

Yost, A. C., S. L. Petersen, M. Gregg y R. Miller. 2008. Predictive modeling and mapping sage Grosse (*Centrocercus urophasianus*) nesting habitat using Maximum Entropy and a long-term data set from Southern Oregon. *Ecological Informatics* 3: 375–386.

TABLAS

Tabla 1. Número de localidades geo-referenciadas para las 47 especies de ranas de cristal del Ecuador. La línea punteada separa aquellas especies para las cuales fue posible modelar su nicho, de aquellas que no cuentan con suficientes registros.

Especie	Localidades geo-referenciadas
<i>Cochranella midas</i>	80
<i>Centrolene prosoblepon</i>	49
<i>Centrolene buckleyi</i>	42
<i>Cochranella flavopunctata</i>	32
<i>Nymphargus cochranae</i>	29
<i>Centrolene audax</i>	26
<i>Centrolene grandisonae</i>	26
<i>Cochranella oyampiensis</i>	25
<i>Nymphargus griffithsi</i>	25
<i>Nymphargus siren</i>	25
<i>Hyalinobatrachium pellucidum</i>	22
<i>Cochranella puyoensis</i>	21
<i>Centrolene mariaelenae</i>	20
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i>	19
<i>Hyalinobatrachium aureoguttatum</i>	14
<i>Centrolene ilex</i>	14
<i>Nymphargus posadae</i>	10
<i>Cochranella spinosa</i>	10
<i>Cochranella pulverata</i>	10
<i>Centrolene callistommum</i>	9
<i>Centrolene lynchi</i>	9
<i>Cochranella albomaculata</i>	9
<i>Cochranella resplendens</i>	9
<i>Hyalinobatrachium munozorum</i>	9
<i>Centrolene peristictum</i>	8
<i>Centrolene geckoideum</i>	7
<i>Hyalinobatrachium valerioi</i>	6
<i>Cochranella mache</i>	6
<i>Centrolene litorale</i>	6
<i>Nymphargus cariticommatus</i>	5

<i>Centrolene pipilatum</i>	5
<i>Centrolene bacatum</i>	5
<i>Centrolene heloderma</i>	5
<hr/>	
<i>Nymphargus megacheirus</i>	4
<i>Centrolene medemi</i>	4
<i>Centrolene balionotum</i>	4
<i>Centrolene ballux</i>	4
<i>Cochranella mcdiarmidi</i>	4
<i>Cochranella ameliae</i>	3
<i>Nymphargus wileyi</i>	3
<i>Hyalinobatrachium ruedai</i>	2
<i>Nymphargus anomalus</i>	1
<i>Nymphargus buenaventura</i>	1
<i>Centrolene durrellorum</i>	1
<i>Centrolene condor</i>	1
<i>Nymphargus laurae</i>	1
<i>Cochranella orejuela</i>	0
<hr/>	
Total	630

Tabla 2. Resultados de la prueba jackknife sobre la contribución de las variables. ○ = variable que aporta la mayor cantidad de información en aislamiento; ★ = variable cuya ausencia genera la mayor pérdida de información (i.e. contiene la mayor cantidad de información que no está presente en las demás variables).

	Altitud	BIO1	BIO2	BIO3	BIO4	BIO5	BIO6	BIO7	BIO8	BIO9	BIO10	BIO11	BIO12	BIO13	BIO14	BIO15	BIO16	BIO17	BIO18	BIO19	
Vertiente Occidental	<i>bacatum</i>	x	x	x	x		x		x		○	x				★					
	<i>cochranae</i>	x	x	x			○	x	x	x	x	x			x	★					
	<i>pipilatum</i>	x	x	x	○	x	x		x		x					★				x	
	<i>munozorum</i>	x			x								x		x	⊕		x	x		
	<i>posadae</i>	x	x	x	x		x		x		x	x				⊕					
	<i>resplendens</i>	x			x				x					x		x	⊕		x	x	
	<i>audax</i>	○	x		x	x	x	x		x	x	x	x	x		x	★		x		x
	<i>flavopunctata</i>	○	x			x	x			x	x	x	x			x	★		x		
	<i>mariaelenae</i>	○	x					x		x	x	x	x			x	★				
	<i>pellucidum</i>	○	x				x			x	x	x	x			x	★		x		
	<i>siren</i>	○	x	x	x		x	x		x	x	x	x			x	★				x
	<i>cariticommatus</i>	○	x		★		x			x		x			x		x	x		x	x
	<i>oyampiensis</i>	★					x	x		x		x	x		x	x	○		x	x	
	<i>midas</i>	★				x	x		x	x		x		x		x	x		○	x	
	<i>puyoensis</i>	★	x		x	x	x			x		x	x	x		x	x		○	x	
<i>buckleyi</i>	★	x	x			x	x		○	x	x	x				x					
Vertiente Oriental	<i>geckoideum</i>	x	x			⊕	x		x	x	x	x								x	
	<i>grandisonae</i>	x	x			⊕	x	x	x	x	x	x							x	x	x
	<i>griffithsi</i>	x	x		x	⊕	x	x	x	x	x	x								x	
	<i>heloderma</i>	x	x	x		⊕		x	x	x	x									x	x
	<i>lynchi</i>	x	x			⊕	x		x		x									x	x
	<i>peristictum</i>	x	x			⊕	x		x	x	x				x					x	x
	<i>mache</i>	x		x			x		○					x			x		★	x	
	<i>albomaculata</i>	x		x					○					x	x			x		★	x
	<i>callistommum</i>	x		x	x	x			○							x	x			★	
	<i>ilex</i>	x		x	x	x			○							x				★	x
	<i>litorale</i>	x		x				x	○									x		★	x
	<i>pulverata</i>	x		x				x	○											★	x
	<i>prosoblepon</i>	x	x	x			x		x		x	x	x				x		x	⊕	
	<i>valeroi</i>	x		x					x		x				x		x	x	x	⊕	x
	<i>fleischemanni</i>	x	x	○	x		x	x	x		x	x				x				★	x
<i>spinosa</i>	x		○					x						x			x		★	x	
<i>aureoguttatum</i>	★	x			x								x	x	x		x	x	○	x	

Tabla 3. Umbrales establecidos para la validación del modelo. Promedio de valores del umbral (probabilidad; rango 0-1) de Especificidad y Sensibilidad Equivalentes para 33 especies de centrolénidos del Ecuador después de 10 réplicas de modelamiento de su nicho ecológico.

Especie	Umbral	Valor Max.	Valor Min.
<i>albomaculata</i>	0.5980	0.647	0.560
<i>audax</i>	0.2718	0.477	0.128
<i>aureoguttatum</i>	0.2191	0.283	0.151
<i>bacatum</i>	0.4840	0.569	0.446
<i>buckleyi</i>	0.3020	0.366	0.203
<i>callistommum</i>	0.6841	0.800	0.627
<i>cariticommatus</i>	0.4220	0.617	0.387
<i>cochranae</i>	0.1676	0.486	0.053
<i>flavopunctata</i>	0.3319	0.548	0.153
<i>fleischemanni</i>	0.1770	0.402	0.080
<i>geckoideum</i>	0.2014	0.282	0.104
<i>grandisonae</i>	0.1397	0.212	0.066
<i>griffithsi</i>	0.1763	0.501	0.050
<i>heloderma</i>	0.8322	0.911	0.786
<i>ilex</i>	0.3146	0.726	0.146
<i>litorale</i>	0.5999	0.669	0.549
<i>lynchi</i>	0.2171	0.663	0.100
<i>mache</i>	0.5922	0.662	0.498
<i>mariaelenae</i>	0.4001	0.475	0.317
<i>midas</i>	0.1048	0.182	0.076
<i>munozorum</i>	0.5086	0.588	0.461
<i>oyampiensis</i>	0.1176	0.146	0.046
<i>pellucidum</i>	0.3763	0.583	0.294
<i>peristictum</i>	0.3850	0.521	0.257
<i>pipilatum</i>	0.7565	0.775	0.713
<i>posadae</i>	0.2385	0.265	0.191
<i>prosoblepon</i>	0.1258	0.157	0.087
<i>pulverata</i>	0.5651	0.612	0.531
<i>puyoensis</i>	0.4002	0.475	0.359
<i>resplendens</i>	0.4399	0.466	0.416
<i>siren</i>	0.2945	0.487	0.171
<i>spinosa</i>	0.3875	0.500	0.320
<i>valeroi</i>	0.3884	0.441	0.320
Promedio	0.3703	-	-
Valor Máximo	-	0.911	-
Valor Mínimo	-	-	0.046

Tabla 4. Significancia de los modelos para 33 especies de centrolénidos del Ecuador. Los valores representan el porcentaje de p -values obtenidos después de 10 réplicas (100%) de modelamiento. Valores representados en negro más oscuro denotan el rango de significancia donde se ubica la mayoría de valores.

Especie	$p \leq 0.001$	$p \leq 0.01$	$p \leq 0.05$	$p > 0.05$
<i>audax</i>	100	-	-	-
<i>buckleyi</i>	100	-	-	-
<i>cochranae</i>	100	-	-	-
<i>flavopunctata</i>	100	-	-	-
<i>fleischmanni</i>	100	-	-	-
<i>grandisonae</i>	100	-	-	-
<i>griffithsi</i>	100	-	-	-
<i>heloderma</i>	100	-	-	-
<i>mariaelenae</i>	100	-	-	-
<i>midas</i>	100	-	-	-
<i>oyampiensis</i>	100	-	-	-
<i>pellucidum</i>	100	-	-	-
<i>prosolepon</i>	100	-	-	-
<i>pulverata</i>	100	-	-	-
<i>puyoensis</i>	100	-	-	-
<i>siren</i>	100	-	-	-
<i>callistommum</i>	90	10	-	-
<i>lynchi</i>	20	80	-	-
<i>albomaculata</i>	90	-	10	-
<i>ilex</i>	90	-	10	-
<i>aureoguttatum</i>	70	-	30	-
<i>peristictum</i>	60	10	30	-
<i>spinosa</i>	50	-	50	-
<i>bacatum</i>	-	-	80	20
<i>posadae</i>	-	30	50	20
<i>geckoideum</i>	-	-	70	30
<i>litorale</i>	-	40	30	30
<i>pipilatam</i>	10	50	-	40
<i>resplendens</i>	-	-	50	50
<i>mache</i>	-	40	-	60
<i>valeroi</i>	-	20	-	80
<i>cariticommatus</i>	-	-	-	100
<i>munozorum</i>	-	-	-	100

Tabla 5. Matriz de representación en el SNAP del nicho ecológico de 19 especies de centrolénidos que ocurren en la porción occidental del Ecuador. 1 = potencial presencia. Números en gris denota menor probabilidad. Espectro = Número de especies que ocurren en las áreas protegidas. Rango = Número áreas protegidas donde una especie ocurre.

	R.E.Manglares Cayapas Mata.	R.E.Cotacachi Cayapas	R.E.Mache Chindul	R.V.S. E. Manglar Río Muisne	R.V.S.Isla Corazón y Frag	A.N.R.Parque Lago	P.N.Machalilla	R.P.F.Manglares El Salado	R.E.Manglares Churute	R.V.S.Isla Santa Clara	R.E.Arenillas	R.E.El Ángel	R.G.Pululahua	R.V.S.Pasochoa	A.N.R.El Boliche	P.N.Cotopaxi	R.E.Los Ilinizas	Rango
<i>buckleyi</i>		1										1	1	1			1	5
<i>munozorum</i>		1										1						1
<i>litorale</i>	1	1	1														1	3
<i>spinosa</i>	1	1	1	1				1									1	4
<i>aureoguttatum</i>	1	1	1														1	3
<i>callistommum</i>	1	1																2
<i>ilex</i>	1	1	1	1													1	5
<i>albomaculata</i>	1		1	1													1	4
<i>pulverata</i>	1	1	1	1													1	5
<i>lynchi</i>	1	1										1	1	1	1	1	1	8
<i>peristictum</i>		1											1	1			1	4
<i>prosolepon</i>	1	1	1	1				1									1	6
<i>fleischemanni</i>	1	1	1	1				1									1	6
<i>griffithsi</i>		1											1	1			1	4
<i>geckoideum</i>		1										1	1	1	1	1	1	7
<i>grandisonae</i>		1											1	1			1	4
<i>heloderma</i>		1											1				1	3
<i>mache</i>			1															1
<i>valeroi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1			1		1	1	1	1	13
Espectro	11	16	10	7	1	1	1	1	3	0	0	4	7	7	3	2	13	

Tabla 6. Matriz de representación en el SNAP del nicho ecológico de 16 especies de centrolénidos que ocurren en la porción oriental del Ecuador.

1 = potencial presencia. Números en gris denota menor probabilidad. Espectro = Número de especies que ocurren en las áreas protegidas. Rango = Número áreas protegidas donde una especie ocurre.

	P. N. Llanganates	P. N. Sangay	P. N. Cajas	P. N. Podocarpus	R. E. Cofan Bermejo	R. E. Cayambe Coca	R. E. Antisana	P. N. Sumaco Napo Galeras	R. B. Limoncocha	R. P. F. Cuyabeno	P. N. Yasuni	P. B. El Cóndor	Rango
<i>buckleyi</i>	1	1		1	1	1	1	1					7
<i>bacatum</i>	1	1	1		1	1	1	1					7
<i>cariticommatum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12
<i>posadae</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	11
<i>siren</i>	1	1		1	1	1	1	1				1	8
<i>pipilatum</i>					1	1	1	1					4
<i>audax</i>	1	1		1	1	1	1	1					7
<i>mariaelenae</i>	1	1		1	1	1	1	1				1	8
<i>flavopunctata</i>	1	1		1	1	1	1	1				1	8
<i>cochranae</i>	1	1		1	1	1	1	1				1	8
<i>pellucidum</i>	1	1		1	1	1	1	1				1	8
<i>midas</i>	1	1			1	1	1	1	1	1	1		9
<i>puyoensis</i>	1	1			1	1	1	1		1	1		8
<i>oyampiensis</i>					1	1		1	1	1	1		6
<i>resplendens</i>	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	11
<i>munozorum</i>	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	11
Espectro	14	14	3	11	16	16	15	16	6	6	7	9	

Tabla 7. Rangos de potencial distribución pronosticados para 33 especies de centrolénidos del Ecuador. Área total (número de celdas y equivalencia en km²) de distribución potencial, área cubierta por el SNAP (número de celdas) y porcentaje protegido. Cada celda equivale a 0.86 km².

ESPECIE	ÁREA (CELDAS)	ÁREA EN KM ²	ÁREA PROTEGIDA	% PROTEGIDO
<i>heloderma</i>	1567.00	1347.62	24.00	1.53
<i>pipilatum</i>	3190.00	2743.40	1933.00	60.60
<i>callistommum</i>	4789.00	4118.54	695.00	14.51
<i>peristictum</i>	18111.00	15575.46	2516.00	13.89
<i>siren</i>	18288.00	15727.68	6938.00	37.94
<i>audax</i>	20537.00	17661.82	6317.00	30.76
<i>mariaelenae</i>	23642.00	20332.12	5207.00	22.02
<i>pellucidum</i>	24059.00	20690.74	3849.00	16.00
<i>grandisonae</i>	30034.00	25829.24	4337.00	14.44
<i>flavopunctata</i>	30403.00	26146.58	3571.00	11.75
<i>prosolepon</i>	32094.00	27600.84	3368.00	10.49
<i>litorale</i>	35669.00	30675.34	2092.00	5.87
<i>griffithsi</i>	35742.00	30738.12	5729.00	16.03
<i>mache</i>	35924.00	30894.64	2293.00	6.38
<i>lynchi</i>	36987.00	31808.82	4802.00	12.98
<i>geckoideum</i>	37633.00	32364.38	5416.00	14.39
<i>albomaculata</i>	38490.00	33101.40	2559.00	6.65
<i>cochranae</i>	38841.00	33403.26	7885.00	20.30
<i>pulverata</i>	40531.00	34856.66	2092.00	5.16
<i>ilex</i>	44966.00	38670.76	3876.00	8.62
<i>puyoensis</i>	49611.00	42665.46	3423.00	6.90
<i>spinosa</i>	51077.00	43926.22	2883.00	5.64
<i>fleischmanni</i>	51410.00	44212.60	4268.00	8.30
<i>buckleyi</i>	51788.00	44537.68	12025.00	23.22
<i>aureoguttatum</i>	78235.00	67282.10	8344.00	10.67
<i>oyampiensis</i>	78594.00	67590.84	18931.00	24.09
<i>midas</i>	97562.00	83903.32	18519.00	18.98
<i>valeroi</i>	101949.00	87676.14	9022.00	8.85
<i>resplendens</i>	106445.00	91542.70	18807.00	17.67
<i>posadae</i>	116225.00	99953.50	22402.00	19.27
<i>munozorum</i>	130789.00	112478.54	29188.00	22.32
<i>cariticommatus</i>	142530.00	122575.80	35471.00	24.89
<i>bacatum</i>	489629.00	421080.94	15361.00	3.14
Promedio	63555.79	54657.98	8307.36	15.89
Valor Máximo	489629.00	421080.94	35471.00	60.60
Valor Mínimo	1567.00	1347.62	24.00	1.53

FIGURAS

Figura 1. Ejemplo de mapa de puntos: Distribución de *Centrolene ilex* en Ecuador denotado por los círculos blancos. Tomado de Guayasamín *et al.* (2006b).

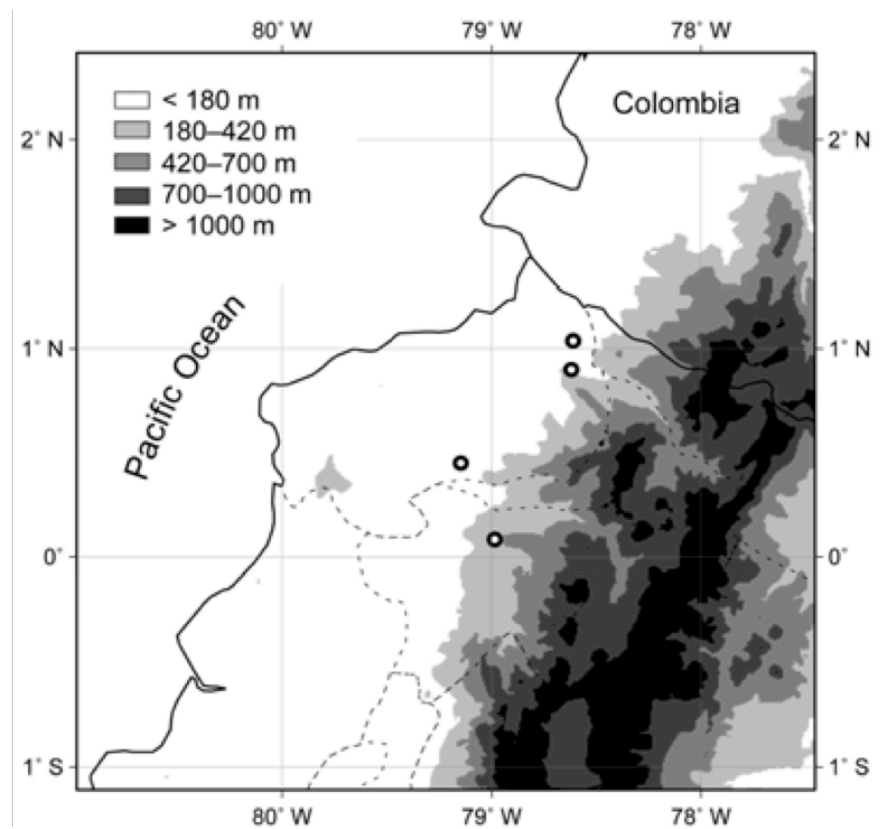


Figura 2. Diferentes enfoques para el mapeo de la biodiversidad: (A) representa los puntos de ocurrencia conocidos para una especie; (B) representa los polígonos de extensión de presencia posibles para A mediante el método del polígono convexo mínimo; (C) representa el *área de ocupación* que puede ser obtenida mediante modelamiento de distribución. Tomado de UICN (2001).

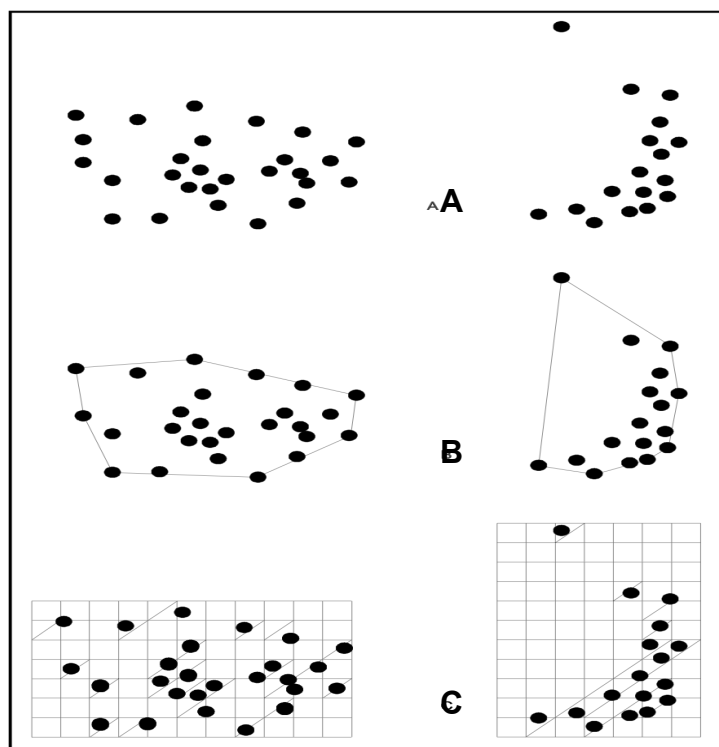


Figura 3. Área de estudio y localidades geo-referenciadas. Círculos rojos = especies que ocurren en la vertiente occidental de los Andes ecuatorianos; Círculos anaranjados = especies que ocurren en la vertiente oriental; Círculos verdes = especies que ocurren en ambas vertiente. Imagen obtenida mediante Google Earth™, proyección cilíndrica simple, datum WGS84.

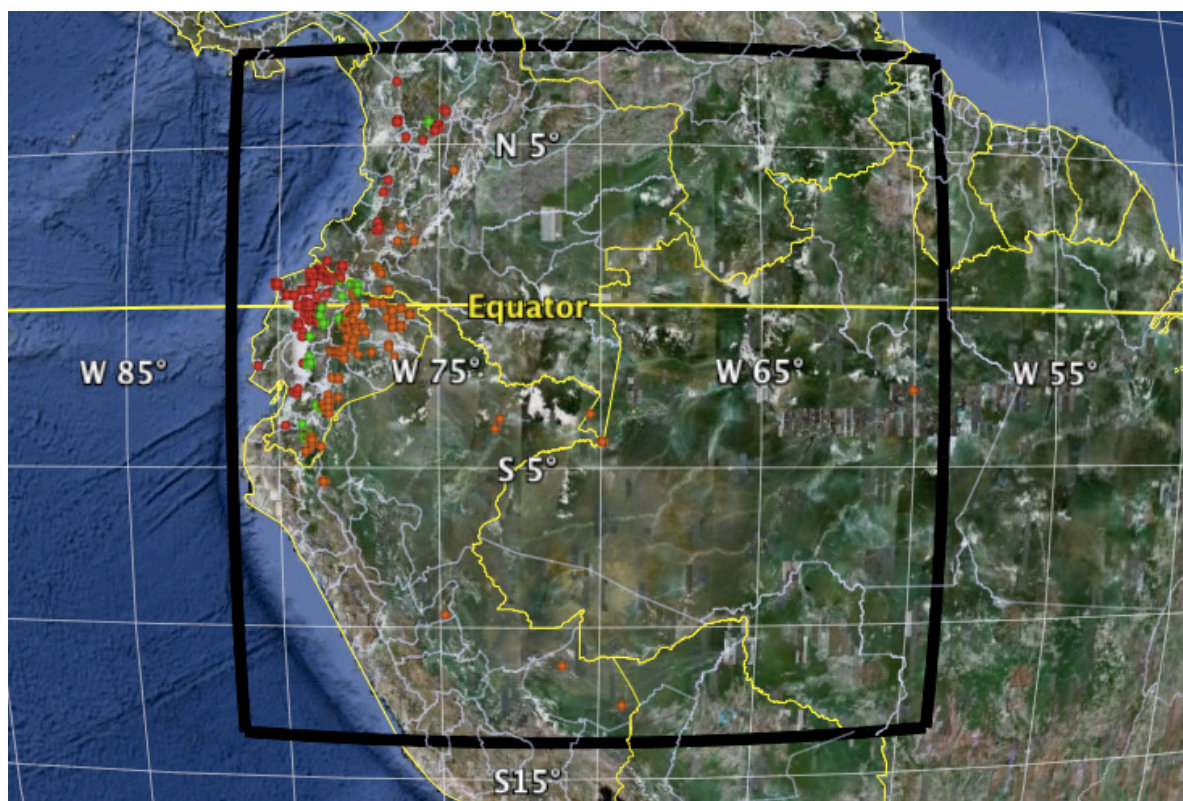


Figura 4. Registros de Ocurrencia. Número de localidades empleadas para modelar el nicho ecológico de 33 especies de centrolénidos de Ecuador.

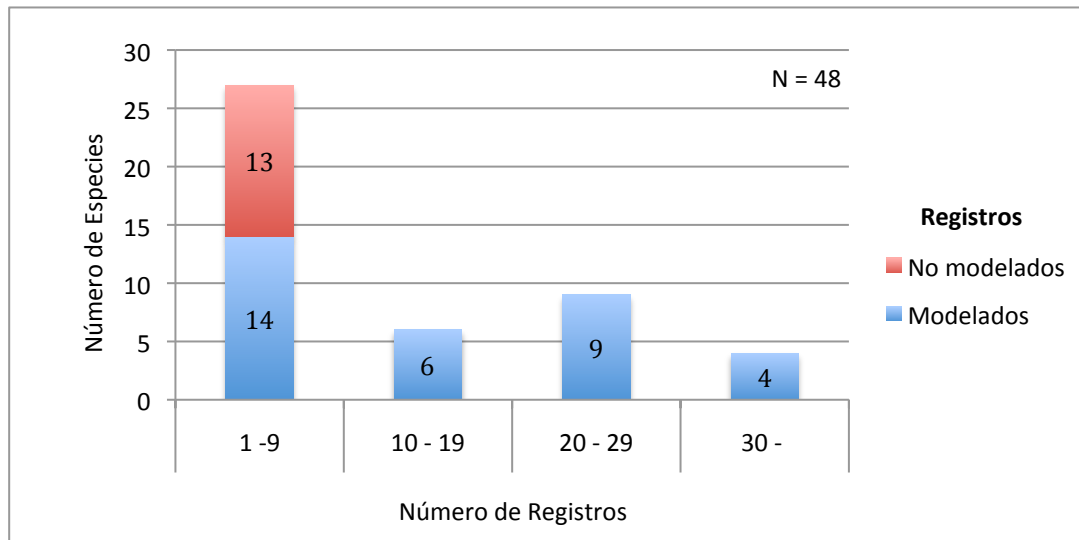
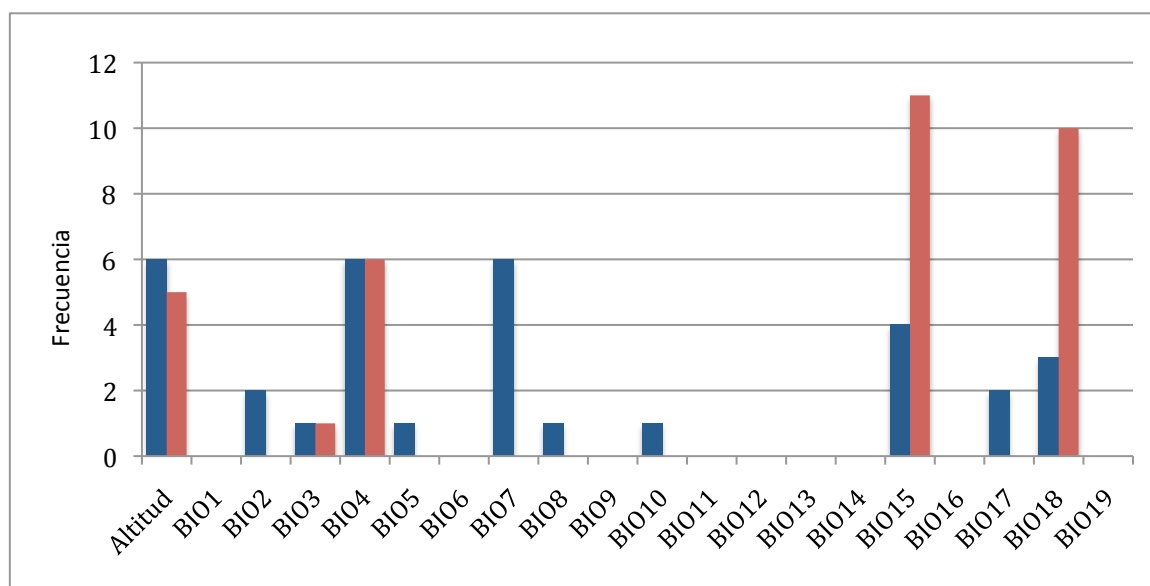


Figura 5. Resultados de la prueba jacknife a la contribución de las variables. Azul = variables que aporta la mayor cantidad de información en aislamiento; Rojo = variables cuya ausencia genera la mayor pérdida de información.



- BIO1 = Temperatura anual promedio
- BIO2 = Rango de temperatura diurno promedio
- BIO3 = Isotermalidad
- BIO4 = Estacionalidad de la temperatura
- BIO5 = Temperatura máxima del mes más cálido
- BIO6 = Temperatura mínima del mes más frío
- BIO7 = Rango anual de temperatura
- BIO8 = Temperatura promedio del cuatrimestre más húmedo
- BIO9 = Temperatura promedio del cuatrimestre más seco
- BIO10 = Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido
- BIO11 = Temperatura promedio del cuatrimestre más frío
- BIO12 = Precipitación anual
- BIO13 = Precipitación del mes más húmedo
- BIO14 = Precipitación del mes más seco
- BIO15 = Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación)
- BIO16 = Precipitación del cuatrimestre más húmedo
- BIO17 = Precipitación del cuatrimestre más seco
- BIO18 = Precipitación del cuatrimestre más cálido
- BIO19 = Precipitación del cuatrimestre más frío

Figura 6. Nicho ecológico pronosticado para una especie de centrolénido del bosque montano occidental y oriental y matorral interandino o subpáramo del Ecuador: *Centrolene buckleyi*.

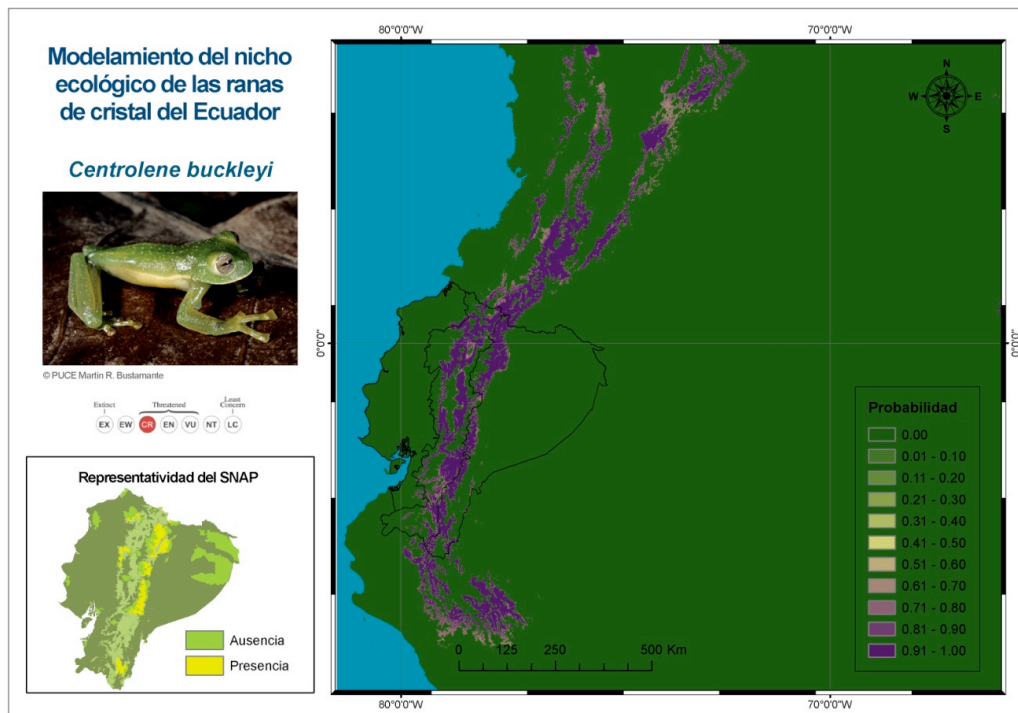
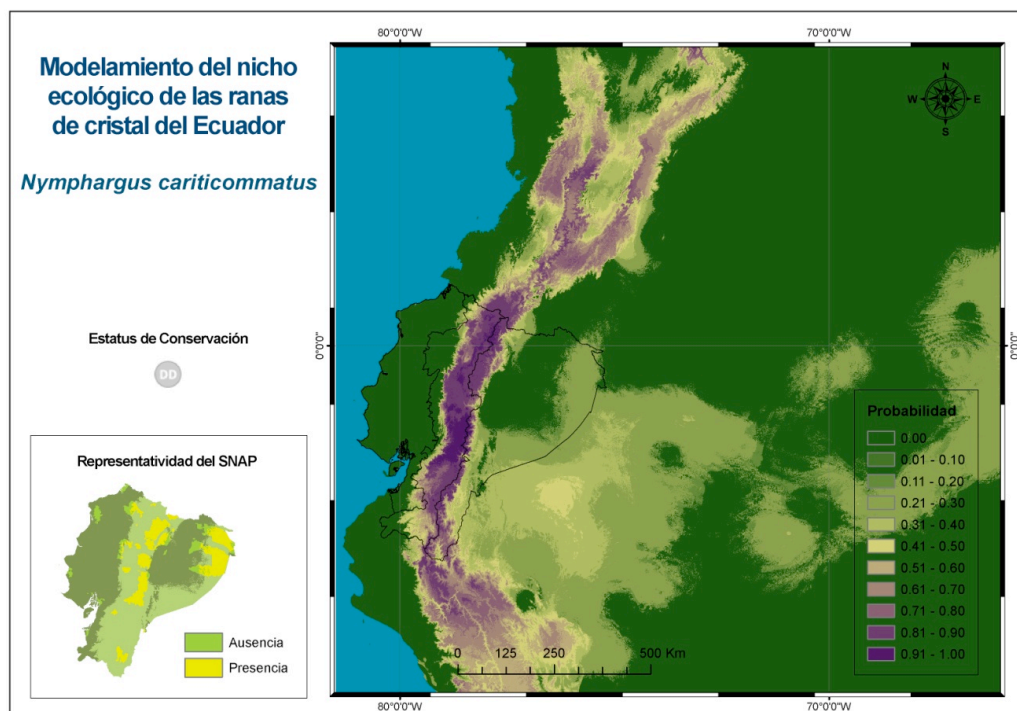
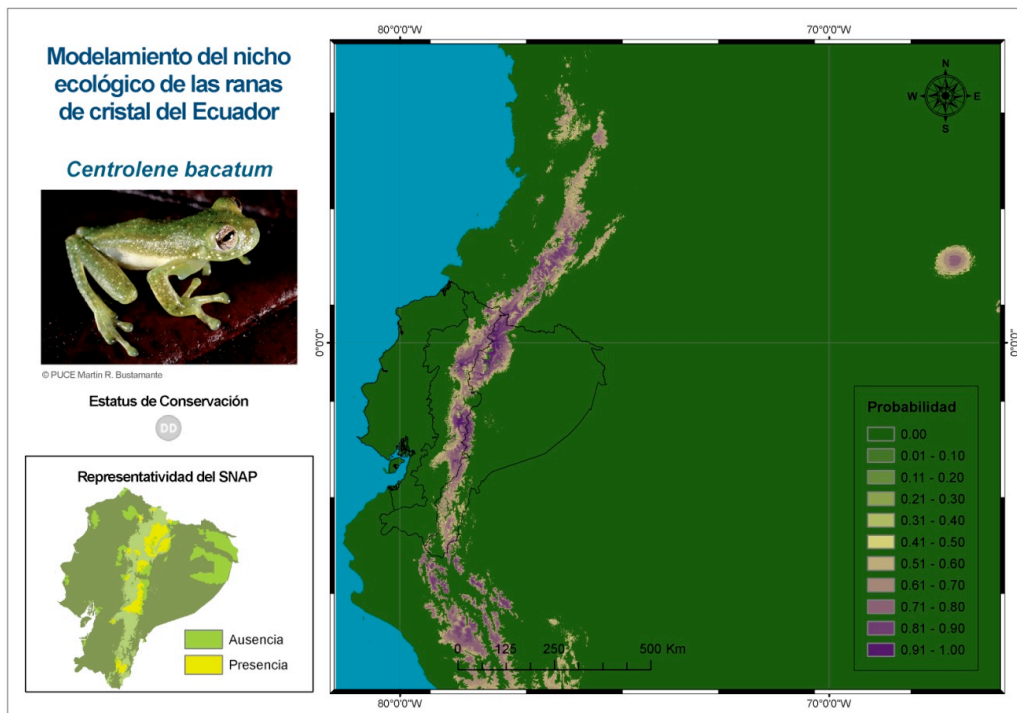


Figura 7. Nicho ecológico pronosticado para tres especies de centrolénidos de los bosques montanos altos orientales del Ecuador: *Centrolene bacatum*, *Nymphargus cariticommatus*, *N. posadae*.



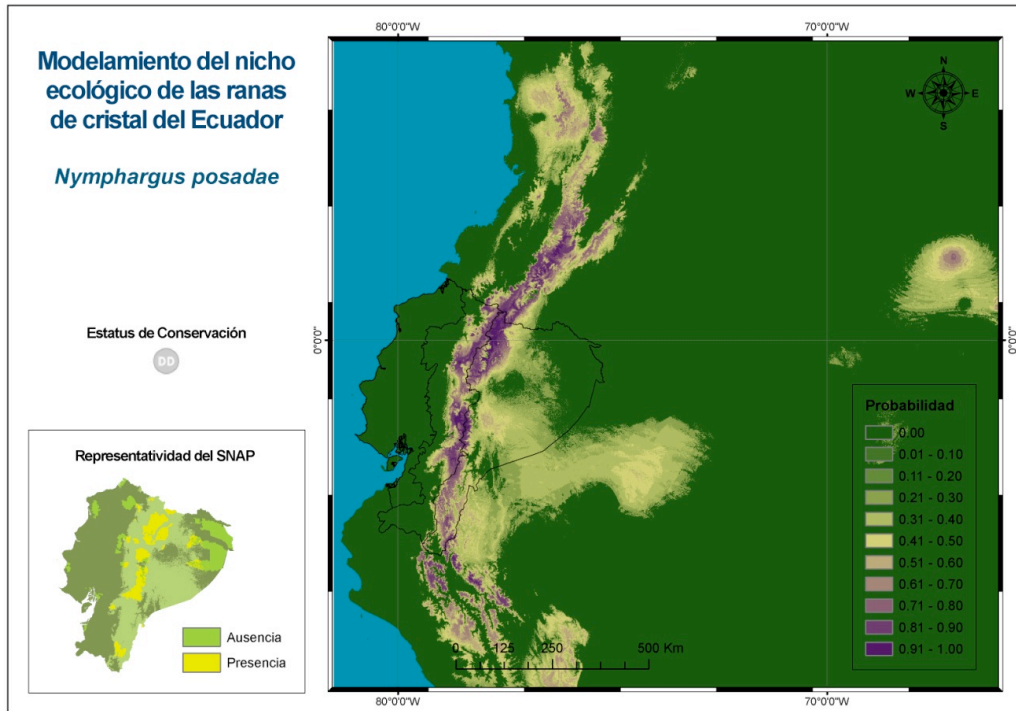
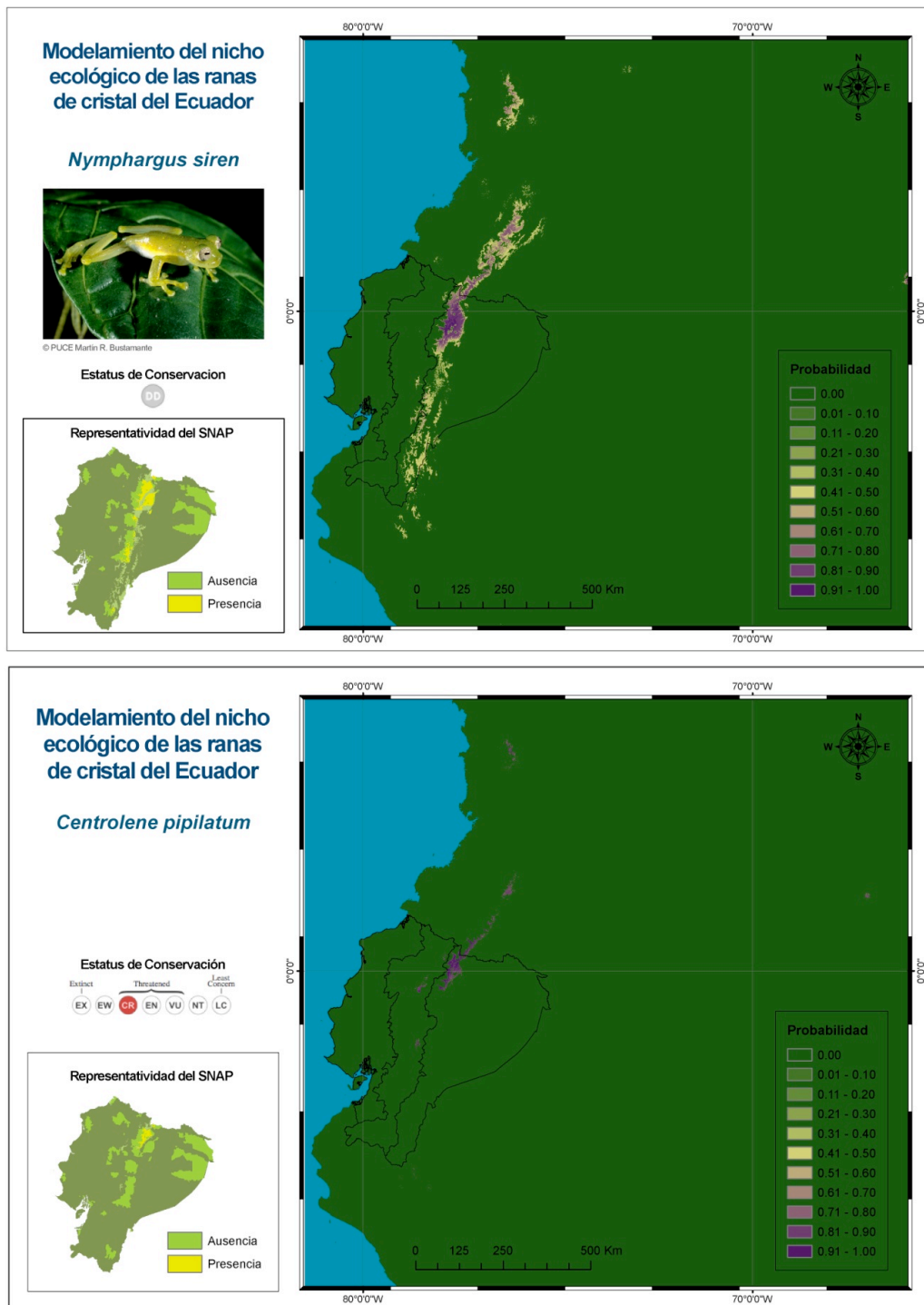


Figura 8. Nicho ecológico pronosticado para cuatro especies de centrolénidos de los bosques montanos bajos y nublados orientales del Ecuador: *Nymphargus siren*, *Centrolene pipilatum*, *C. audax* y *C. mariaelena*.



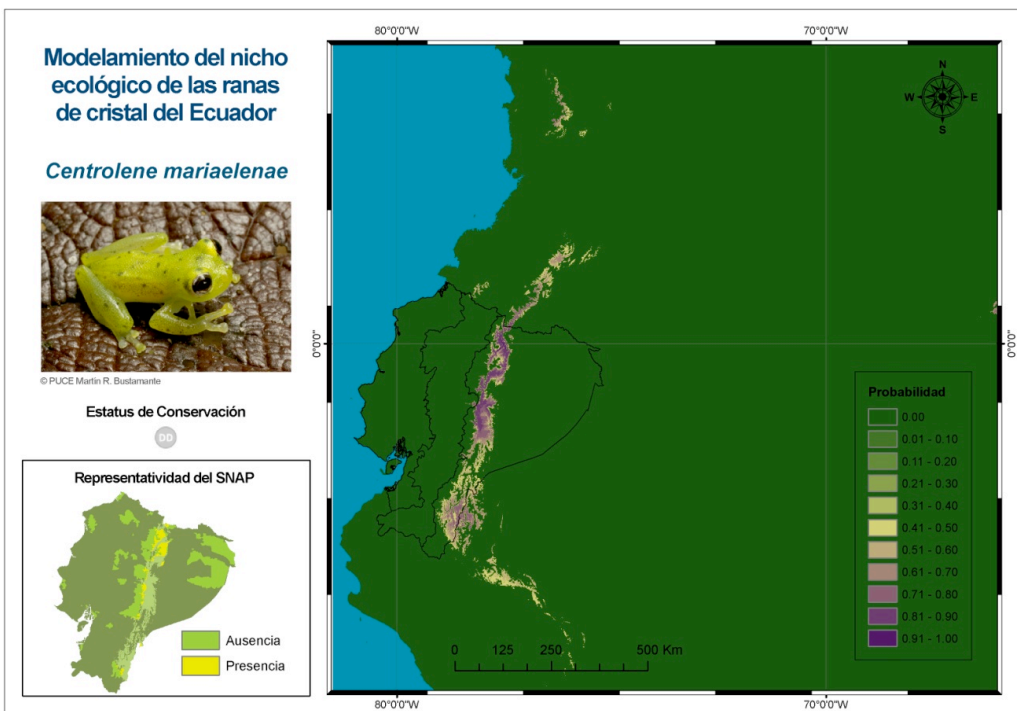
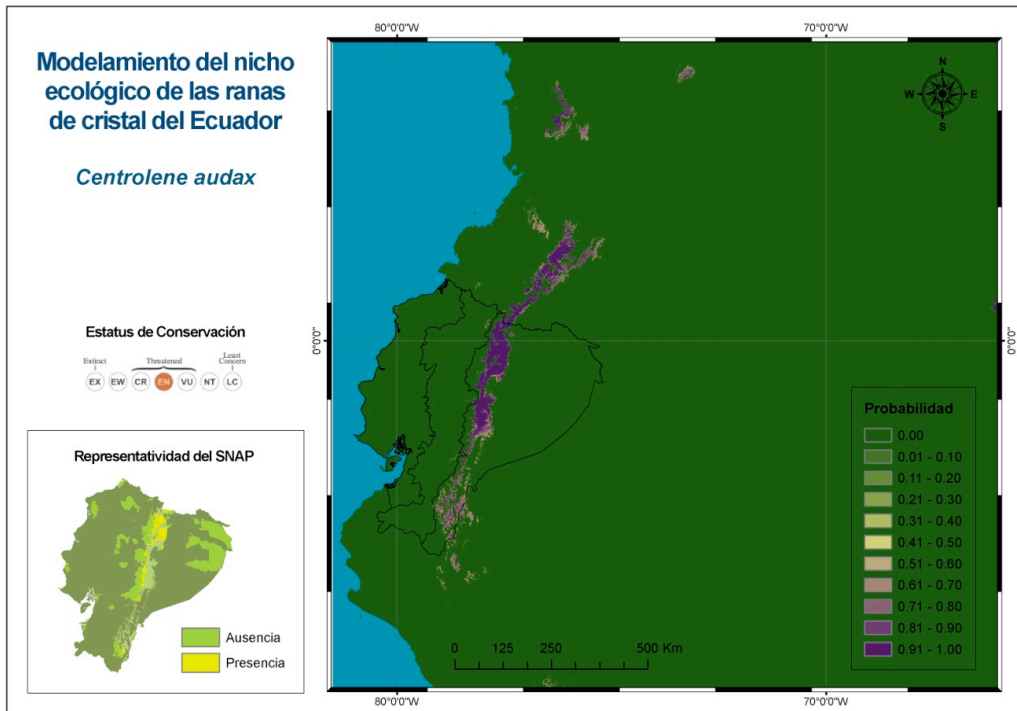
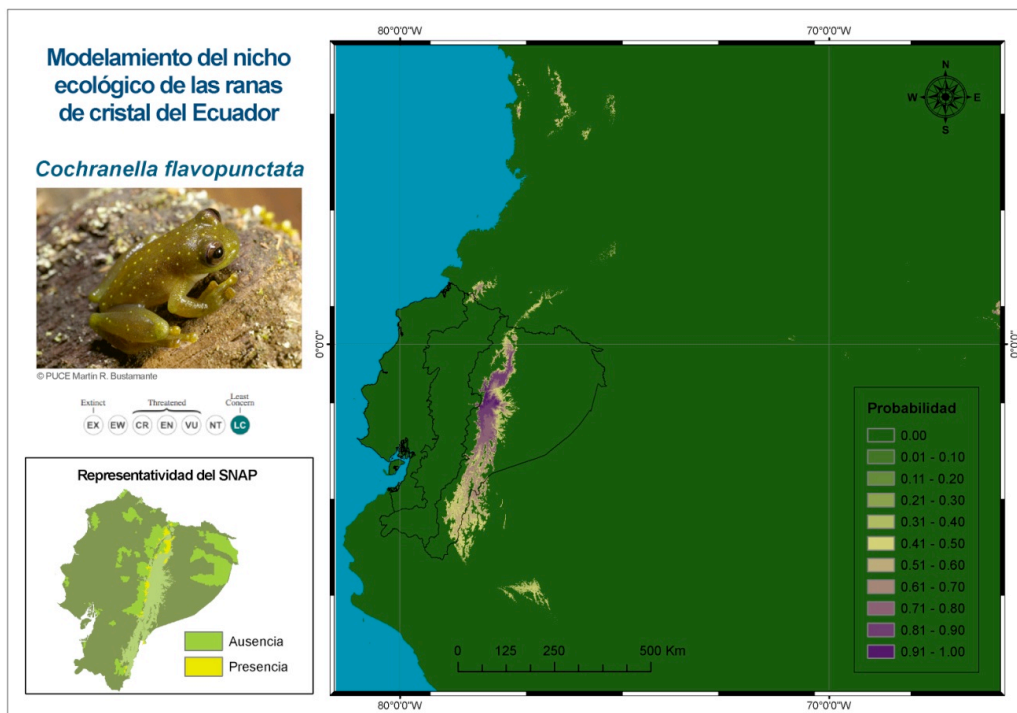


Figura 9. Nicho ecológico pronosticado para tres especies de centrolénidos de los bosques montanos bajos y piemontanos orientales del Ecuador: *Nymphargus cochranae*, *Cochranella flavopunctata* y *Hyalinobatrachium pellucidum*.



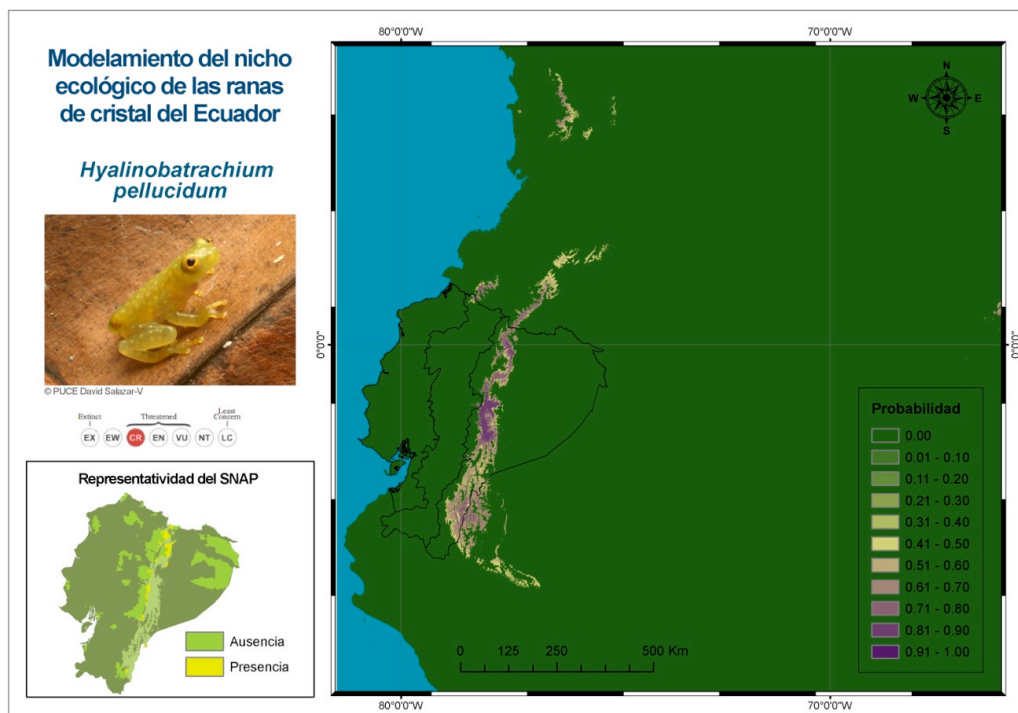
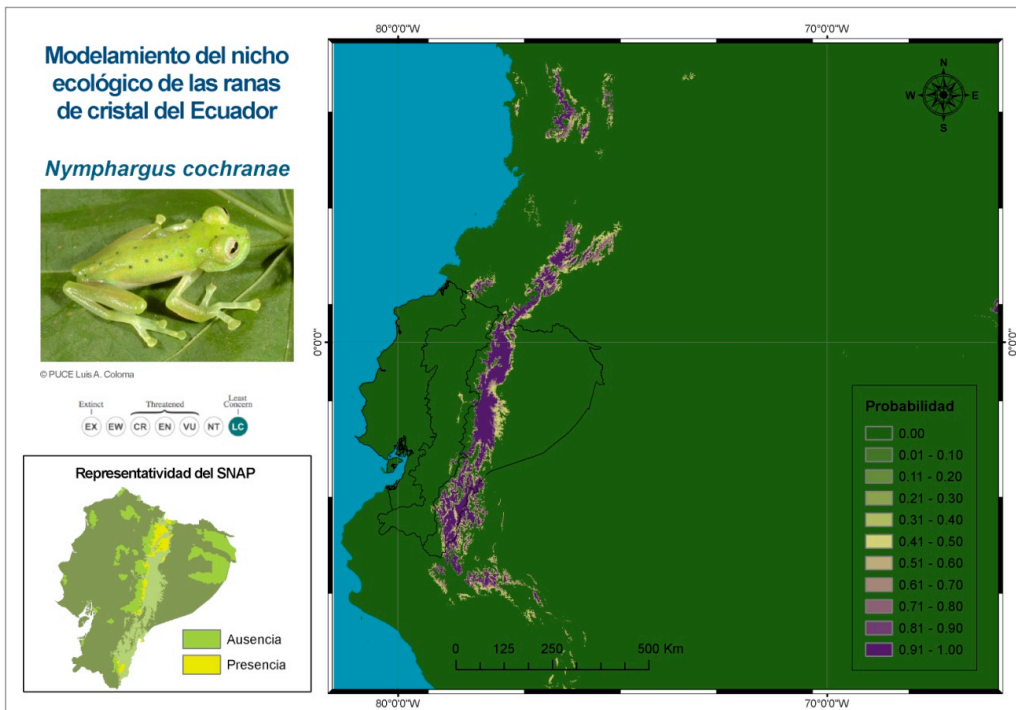


Figura 10. Nicho ecológico pronosticado para dos especies de centrolénidos de los bosques piemontanos y de tierras bajas orientales del Ecuador: *Cochranella midas* y *C. puyoensis*.

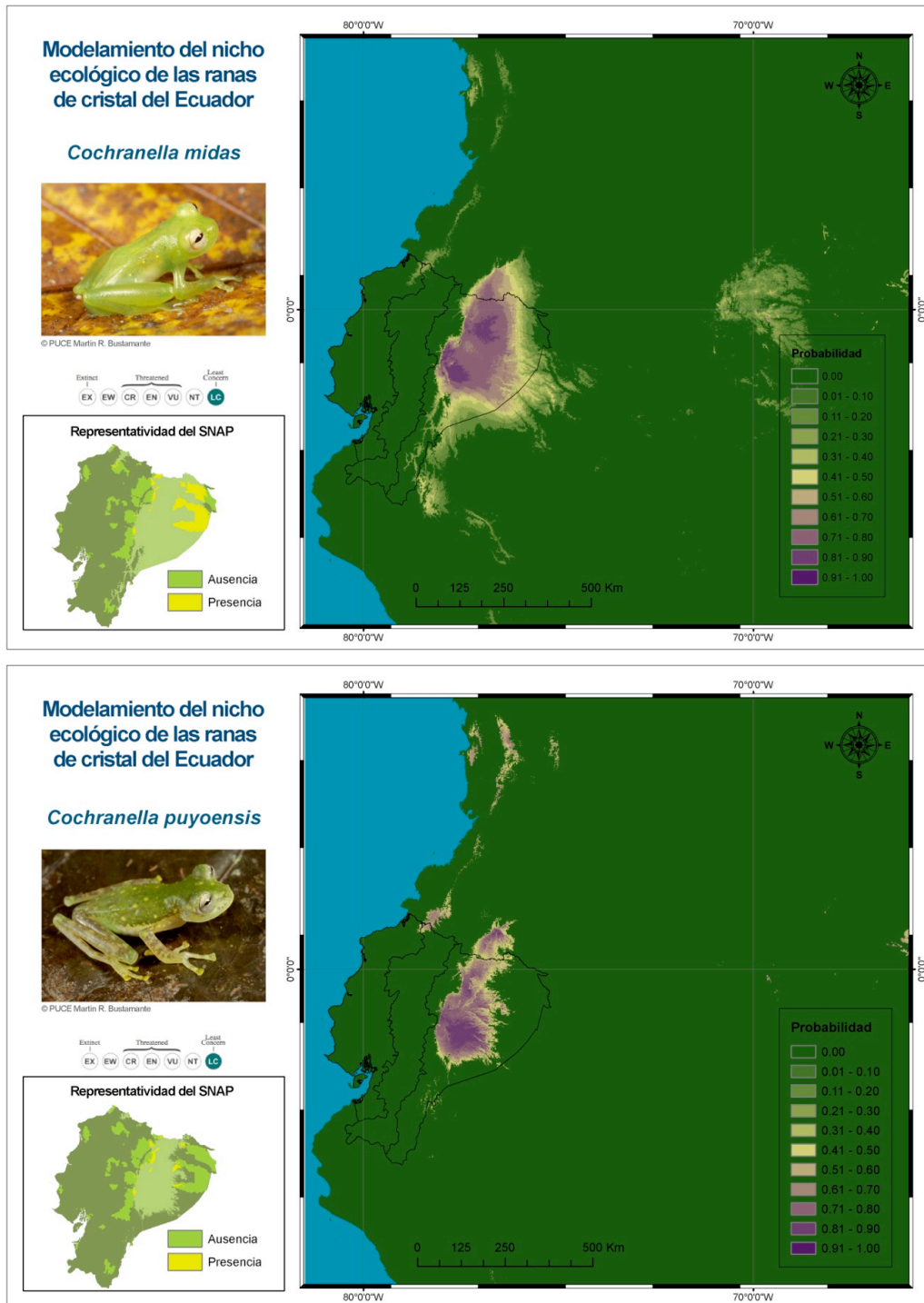
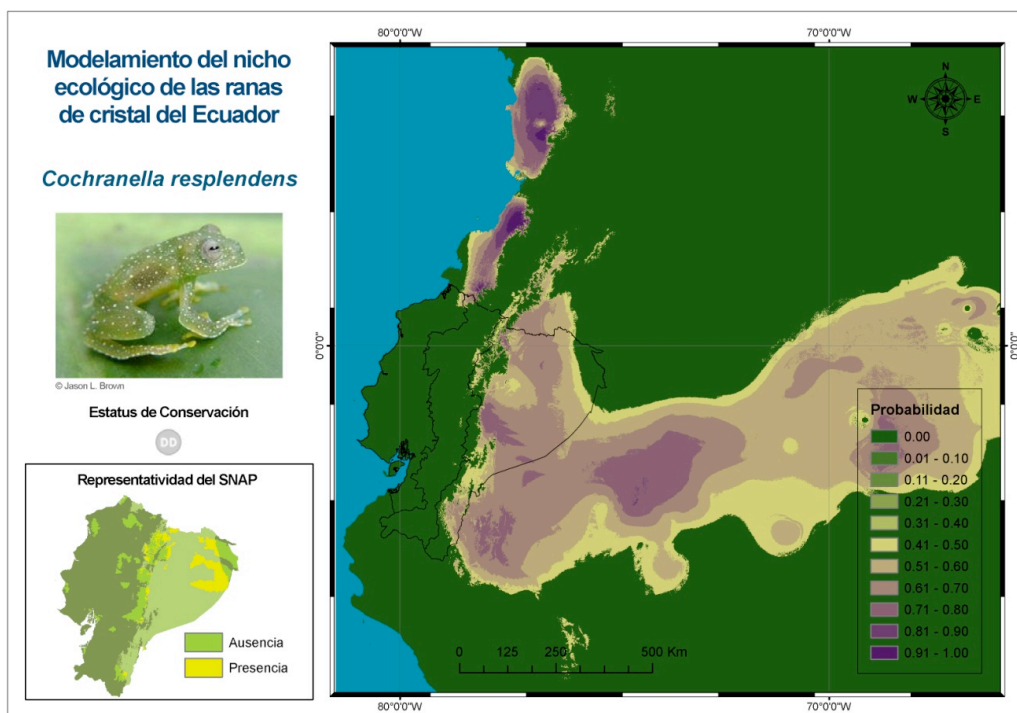
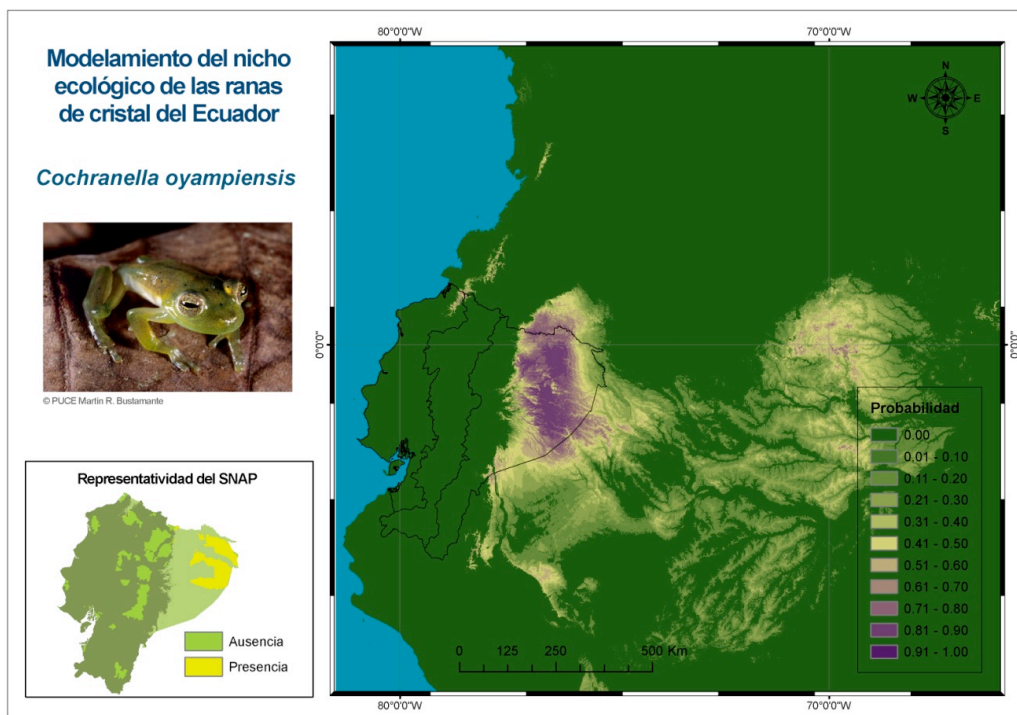


Figura 11. Nicho ecológico pronosticado para tres especies de centrolénidos de los bosques húmedos tropicales o de tierras bajas orientales del Ecuador: *Cochranella oyampiensis*, *C. resplendens* y *Hyalinobatrachium munozorum*.



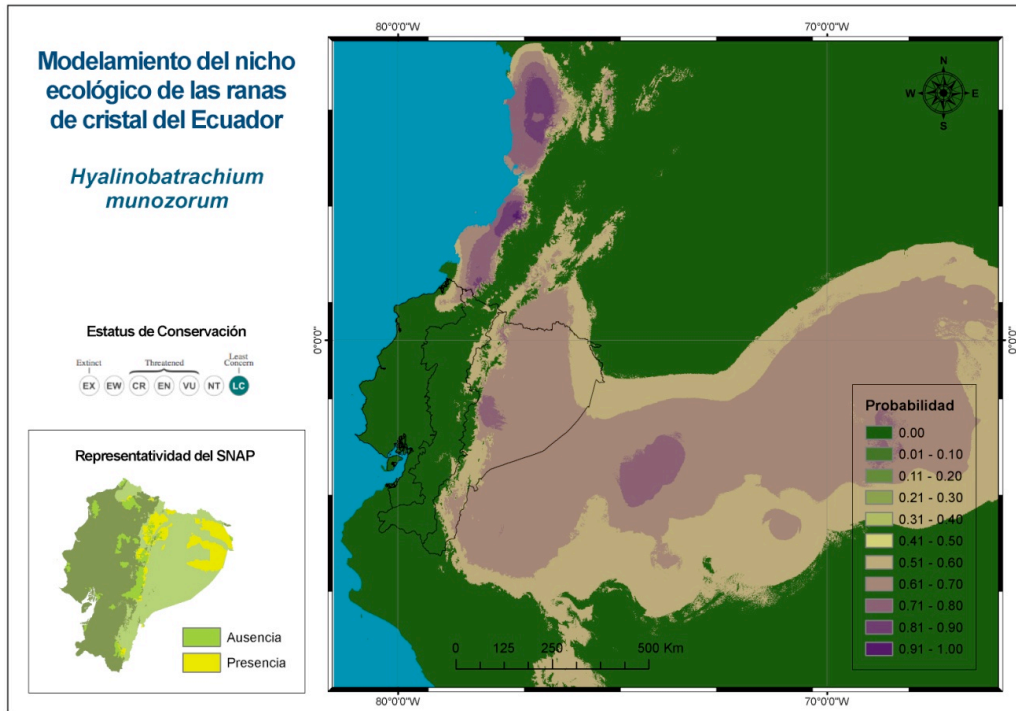
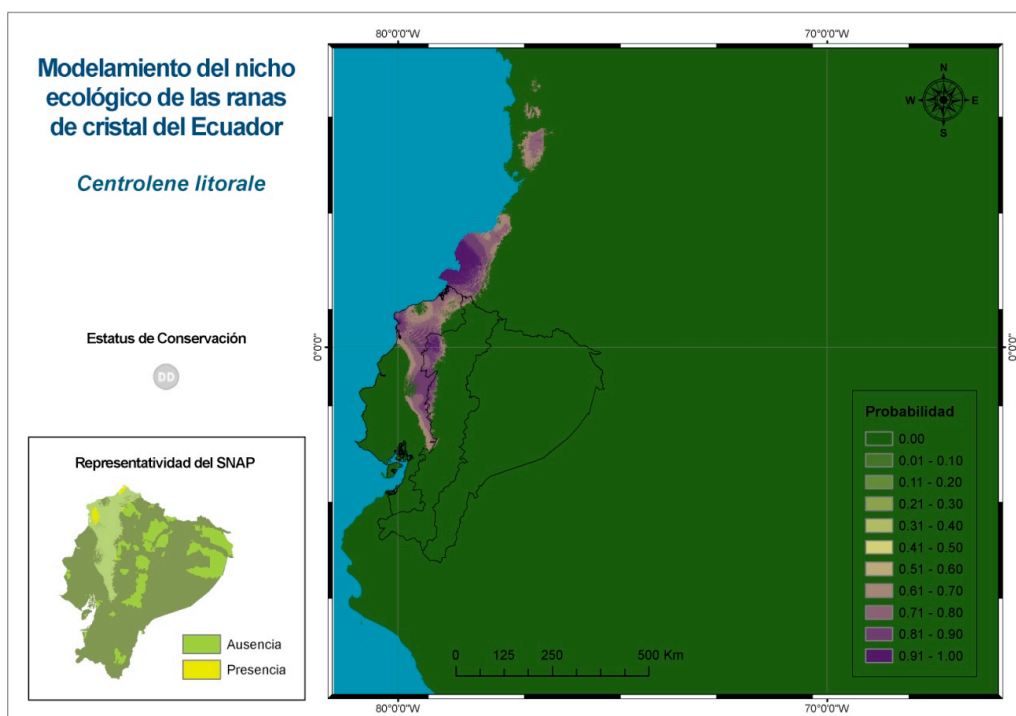


Figura 12. Nicho ecológico pronosticado para tres especies de centrolénidos del bosque húmedo tropical occidental (región biogeográfica El Chocó) del Ecuador: *Centrolene litorale*, *Cochranella spinosa*, *Hyalinobatrachium aureoguttatum*.



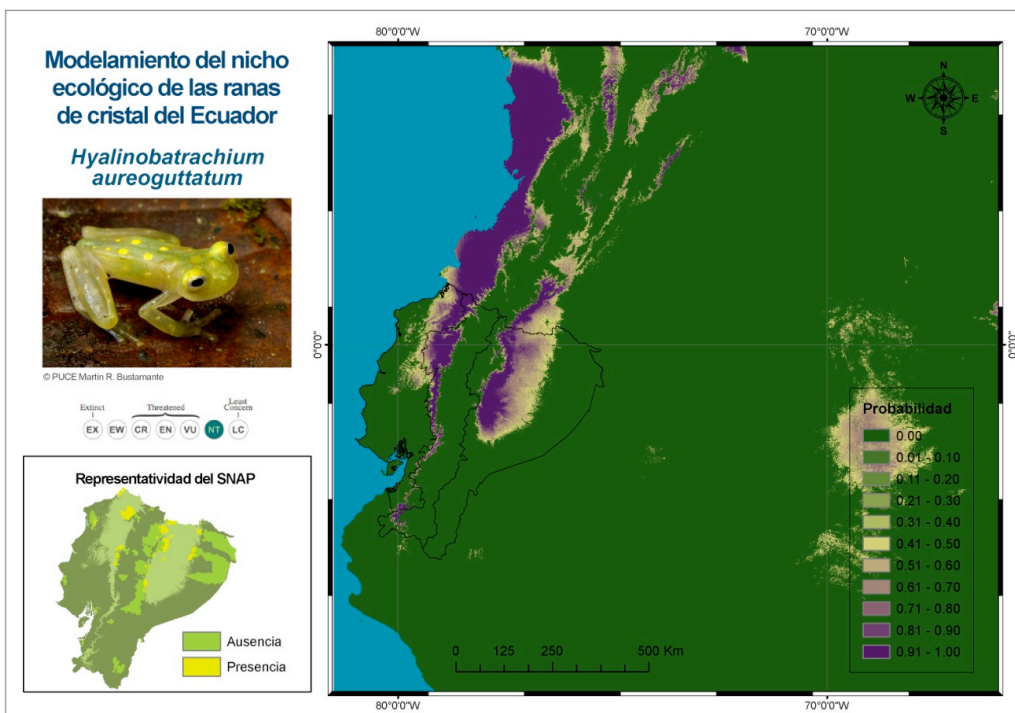
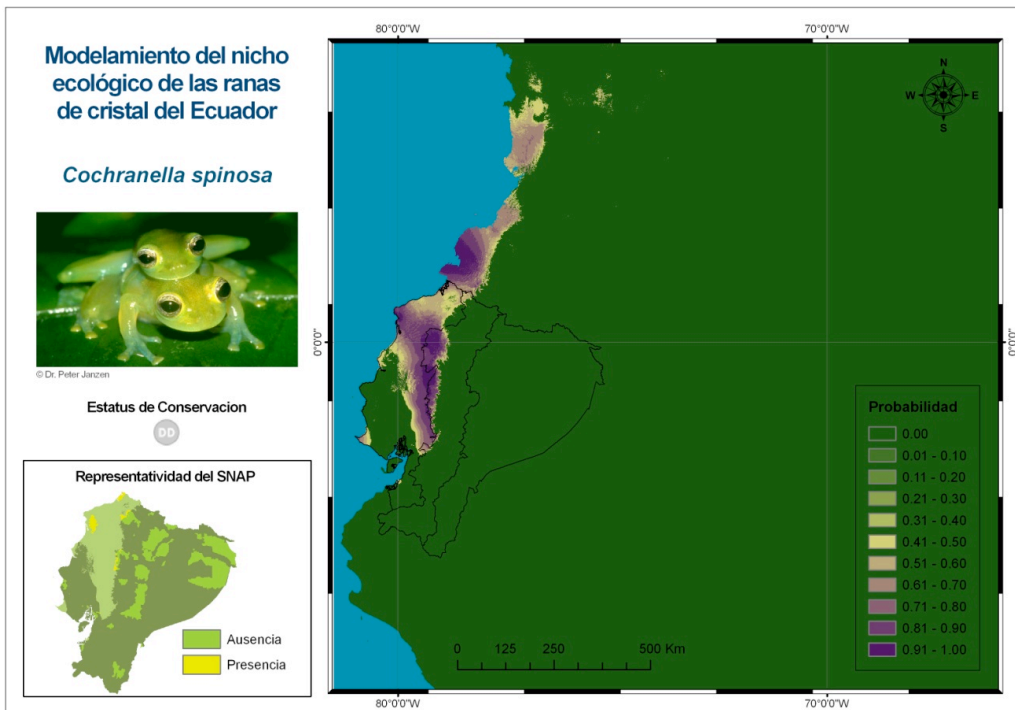
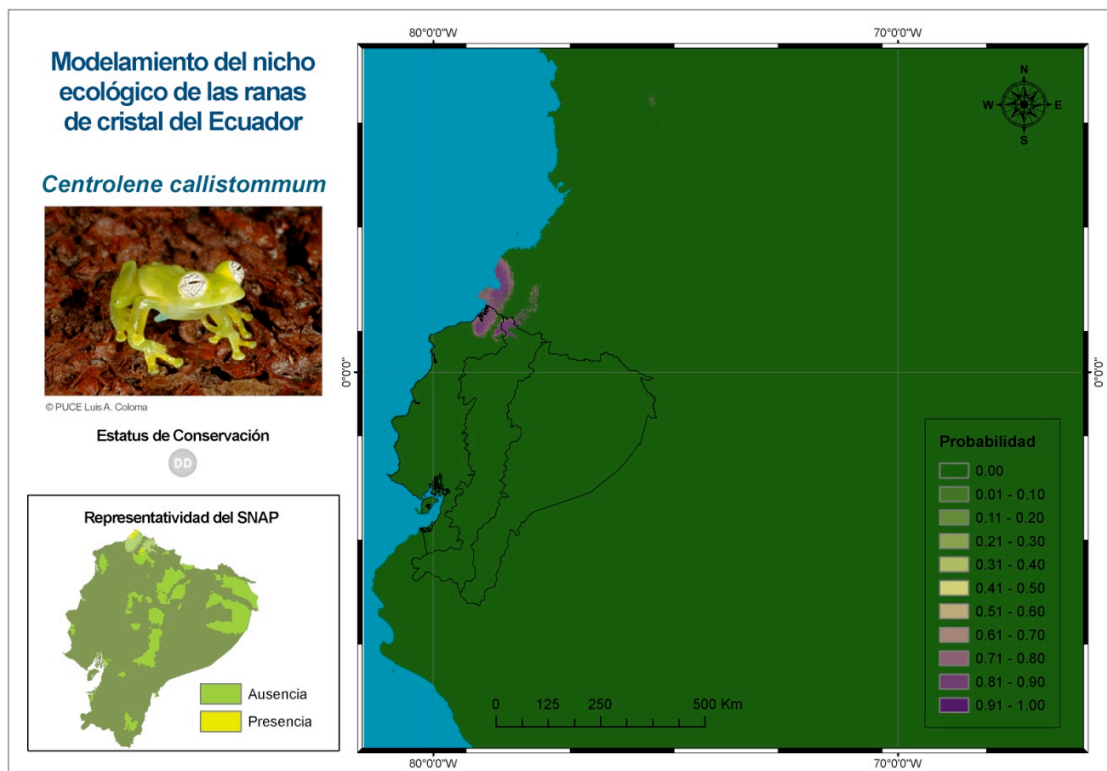
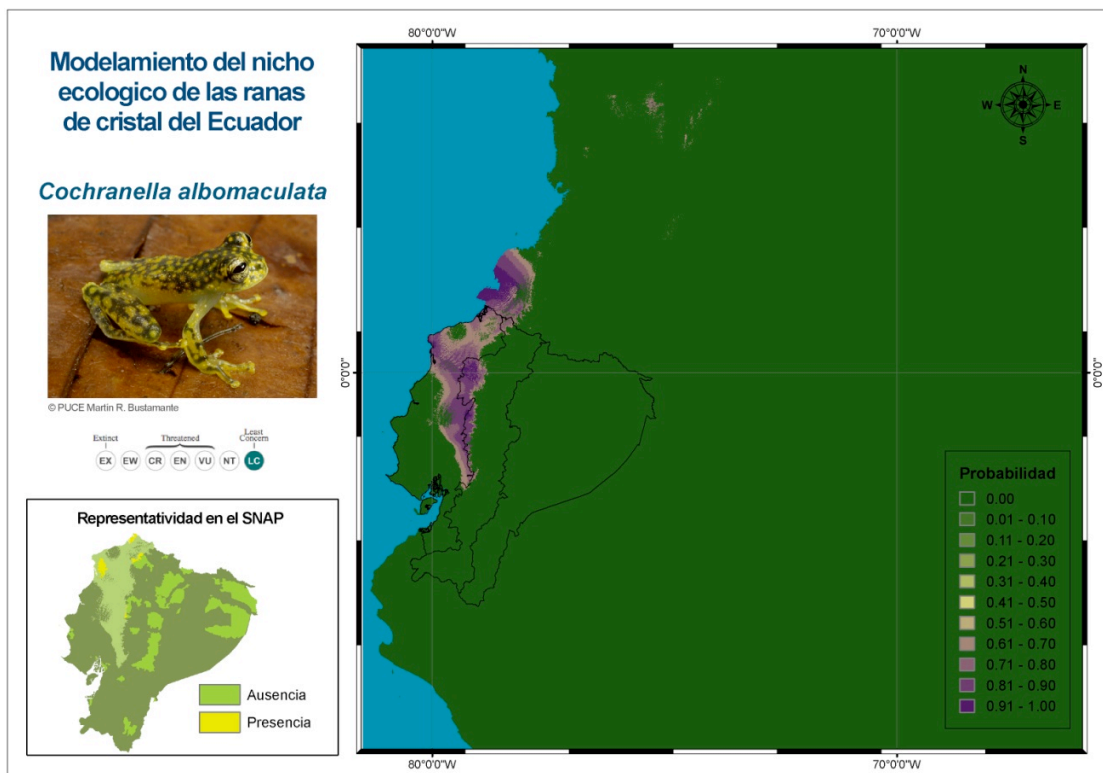
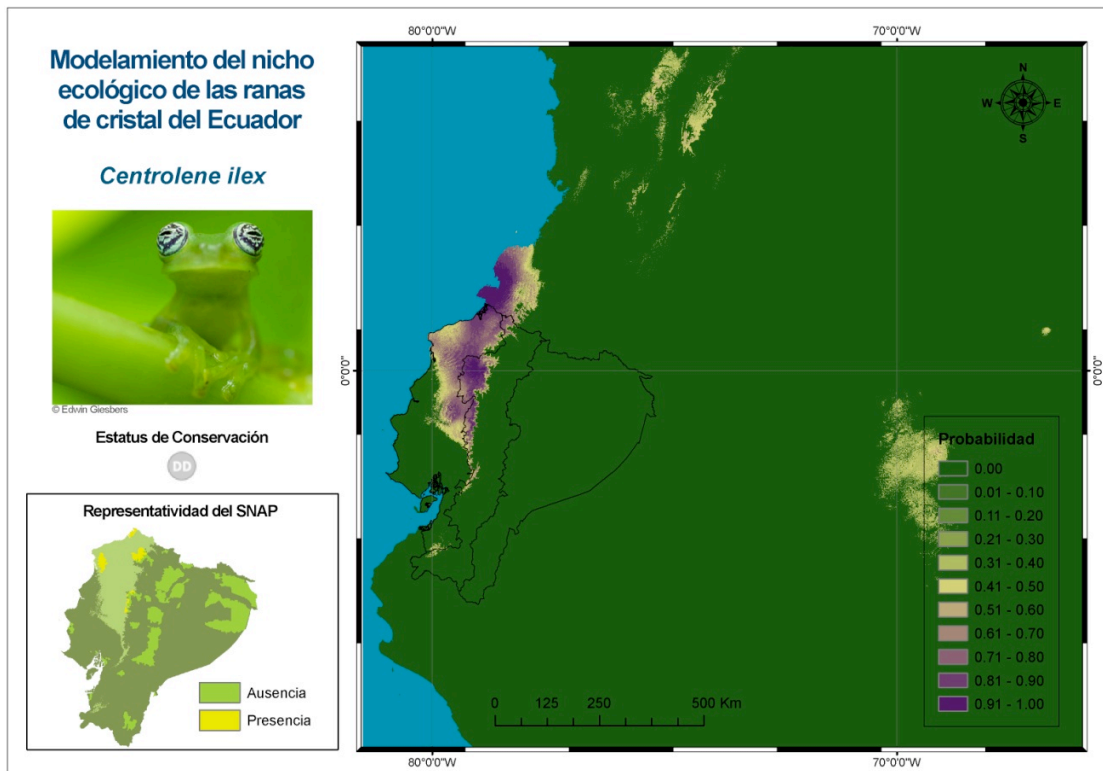


Figura 13. Nicho ecológico pronosticado para cuatro especies de centrolénidos del bosque húmedo tropical y bosque piemontano occidental del Ecuador: *Centrolene callistommum* (CH, PO), *C. ilex* (PO), *Cochranella albomaculata* (CH, PO) y *C. pulverata* (CH, PO). CH = Chocó; PO = Bosque Piemontano Occidental.





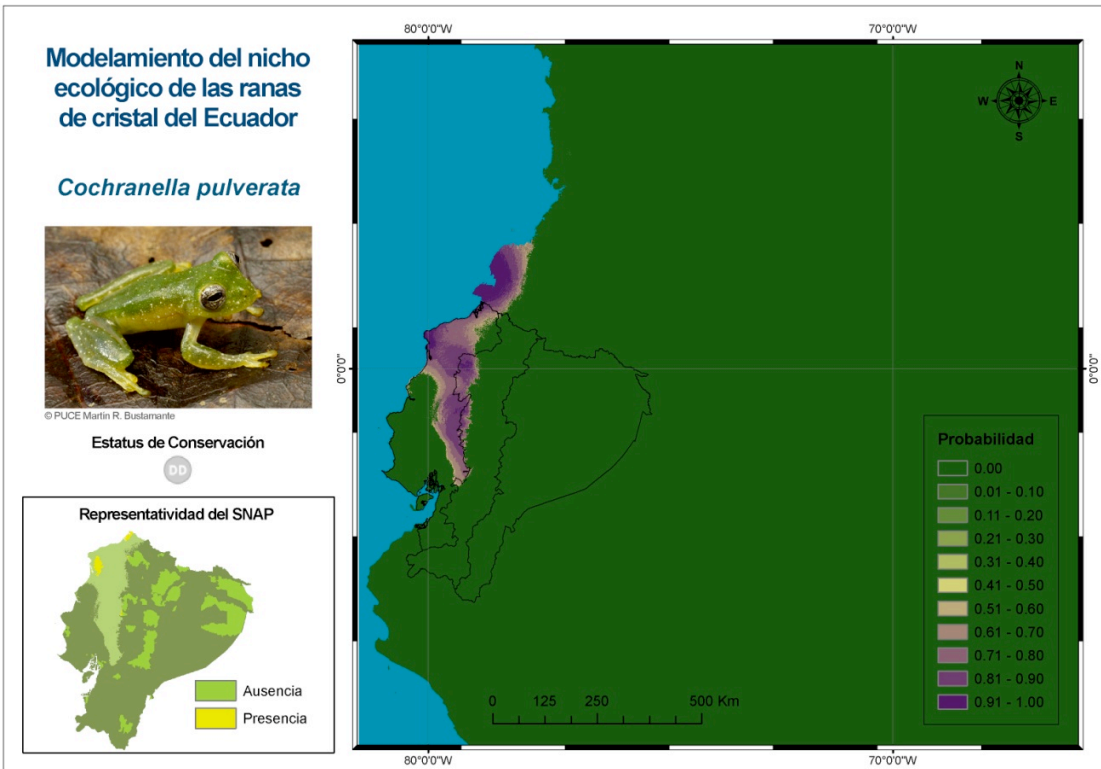
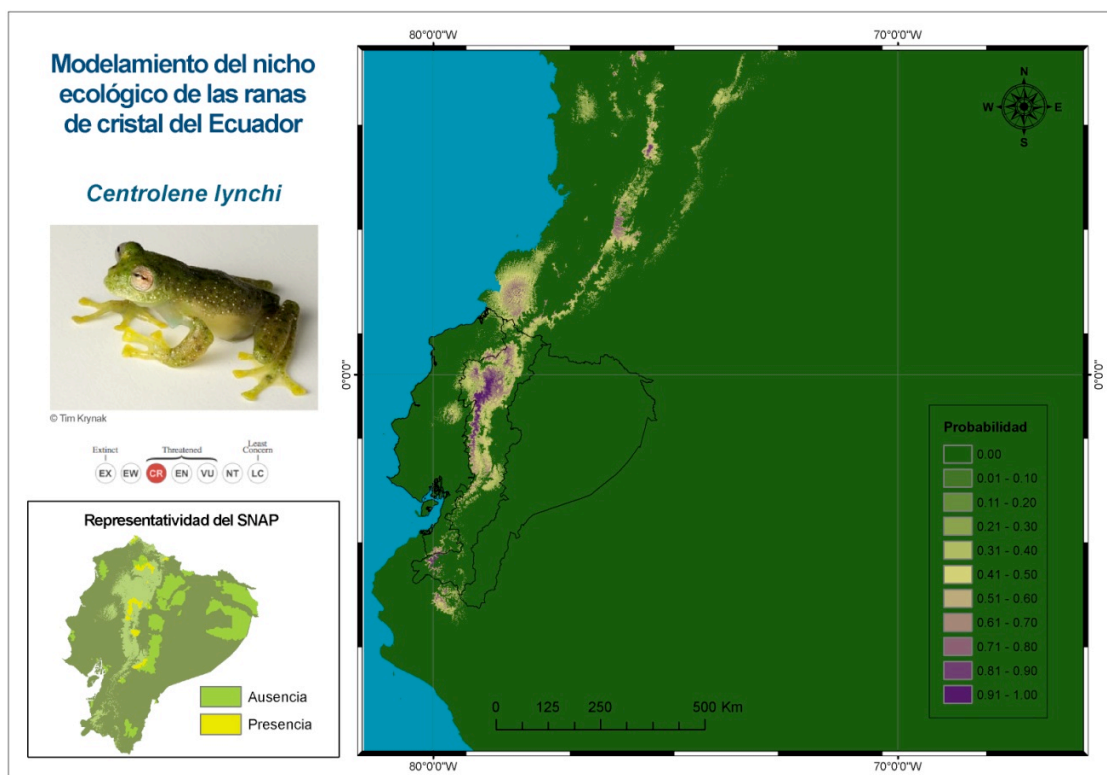
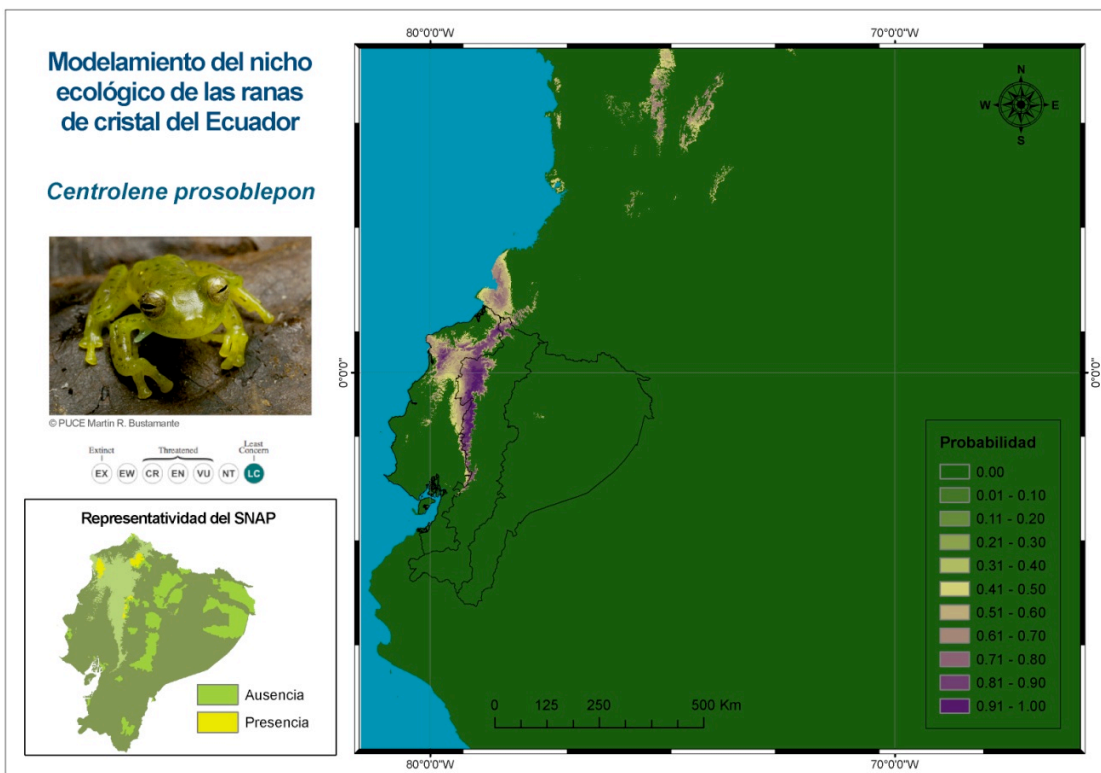
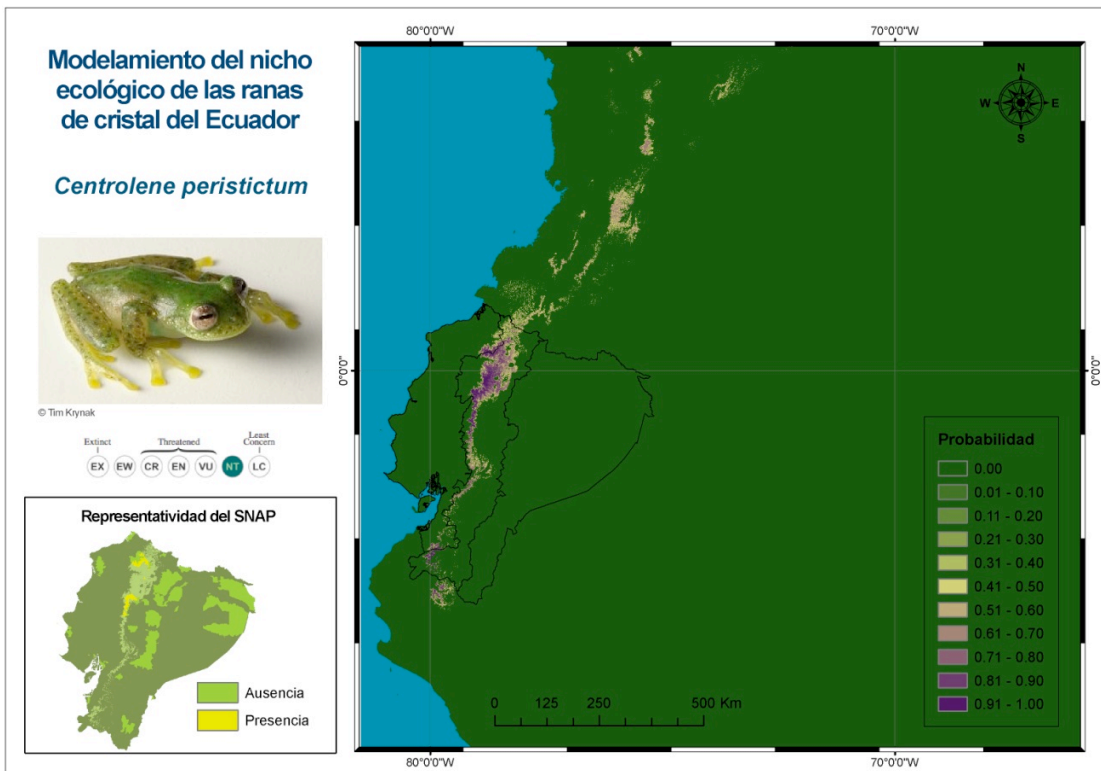


Figura 14. Nicho ecológico pronosticado para 5 especies de centrolénidos de las estribaciones occidentales del Ecuador: *Centrolene lynchi* (PO, MO), *C. peristictum* (PO, MO), *C. prosoblepon* (CH, PO, MO), *Hyalinobatrachium fleischmanni* (CH, PO, MO) y *Nymphargus griffithsi* (PO, MO). CH = Bosque Húmedo Tropical del Chocó; PO = Bosque Piemontano Occidental; MO = Bosque Montano Occidental.





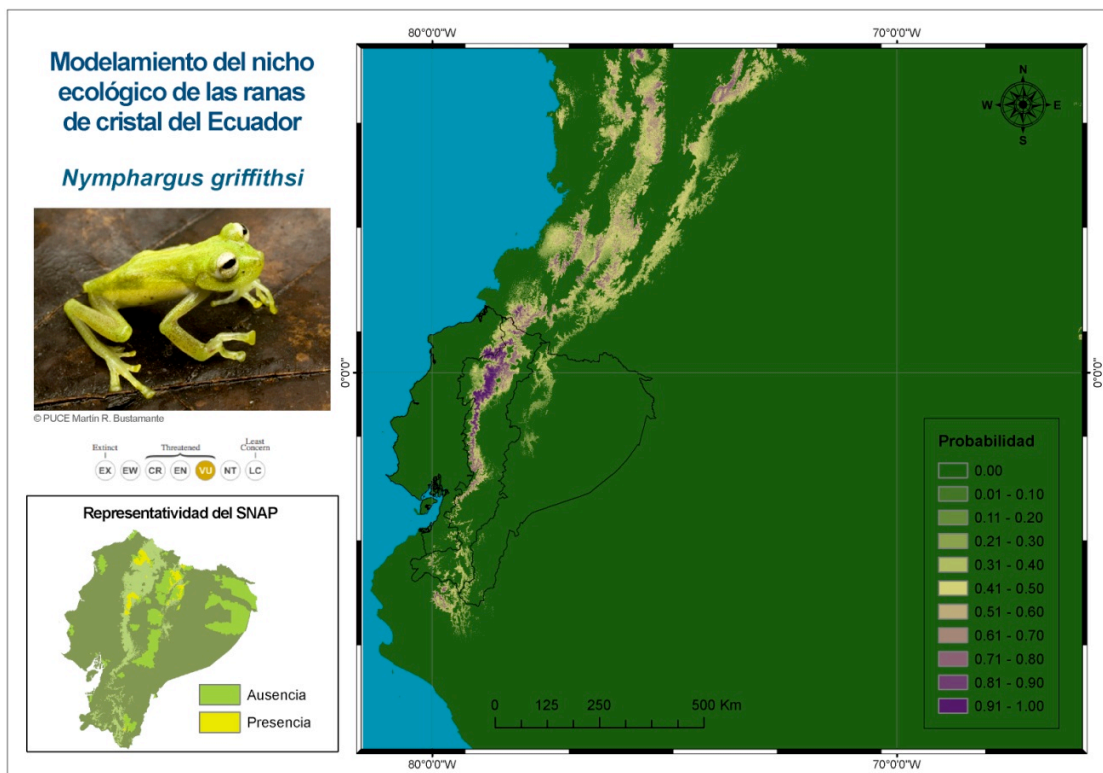
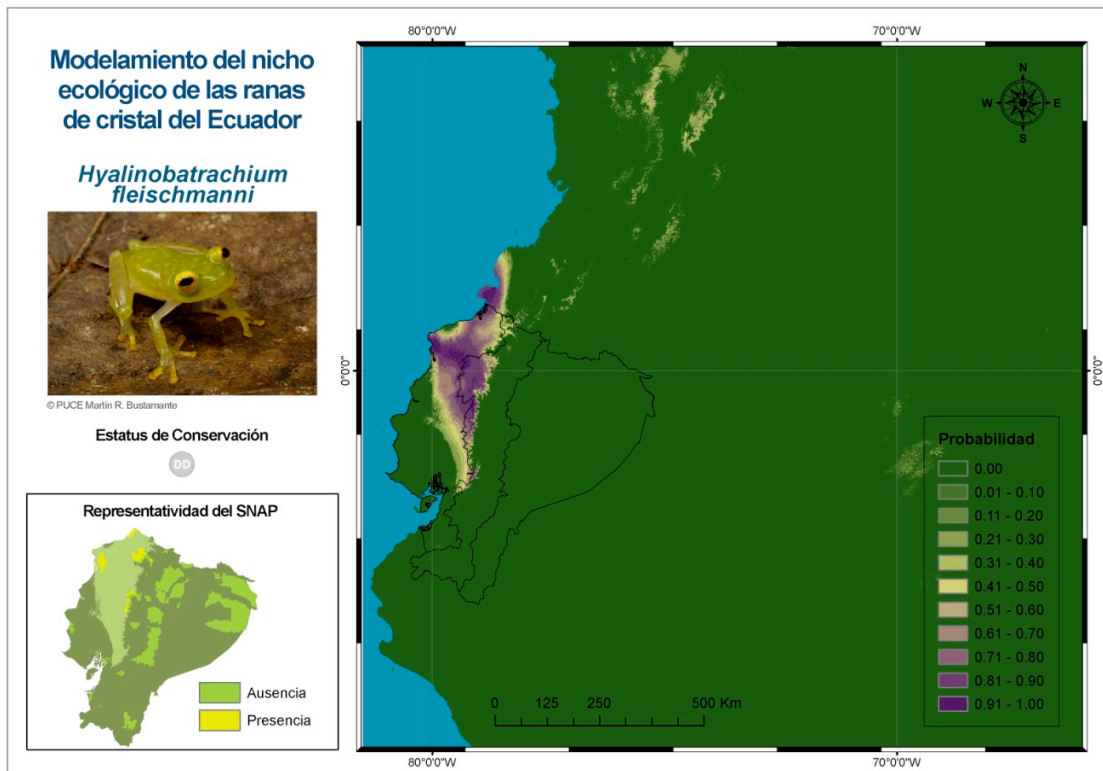
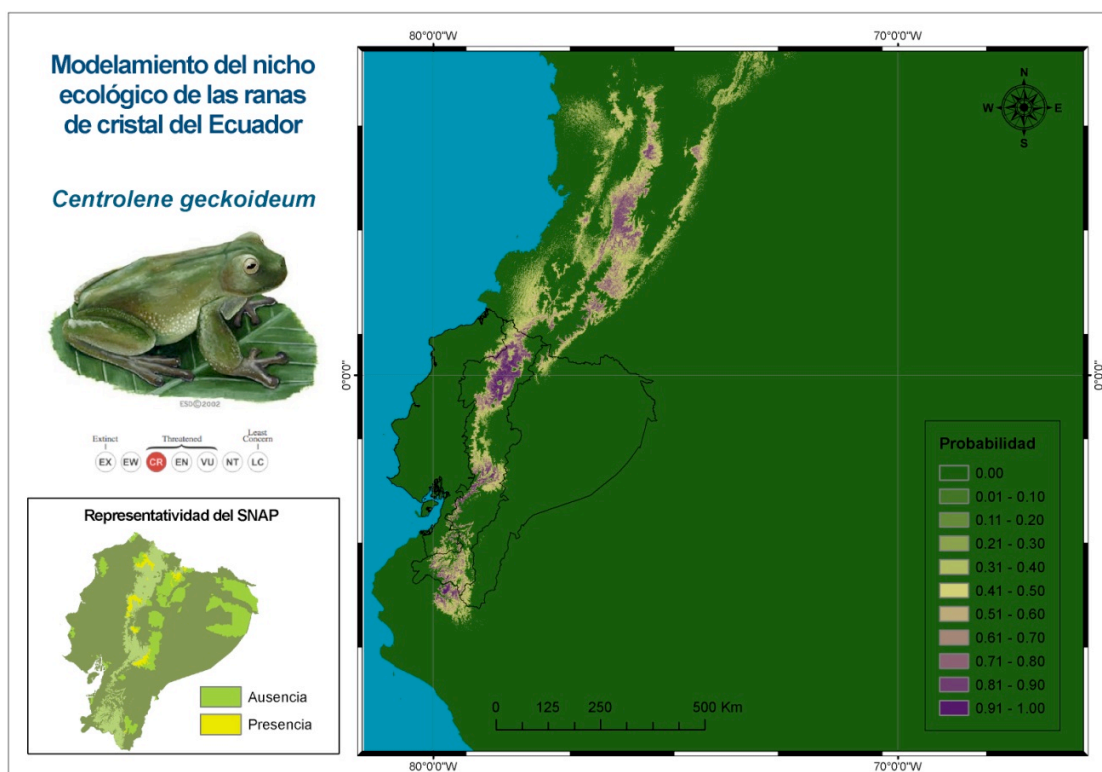
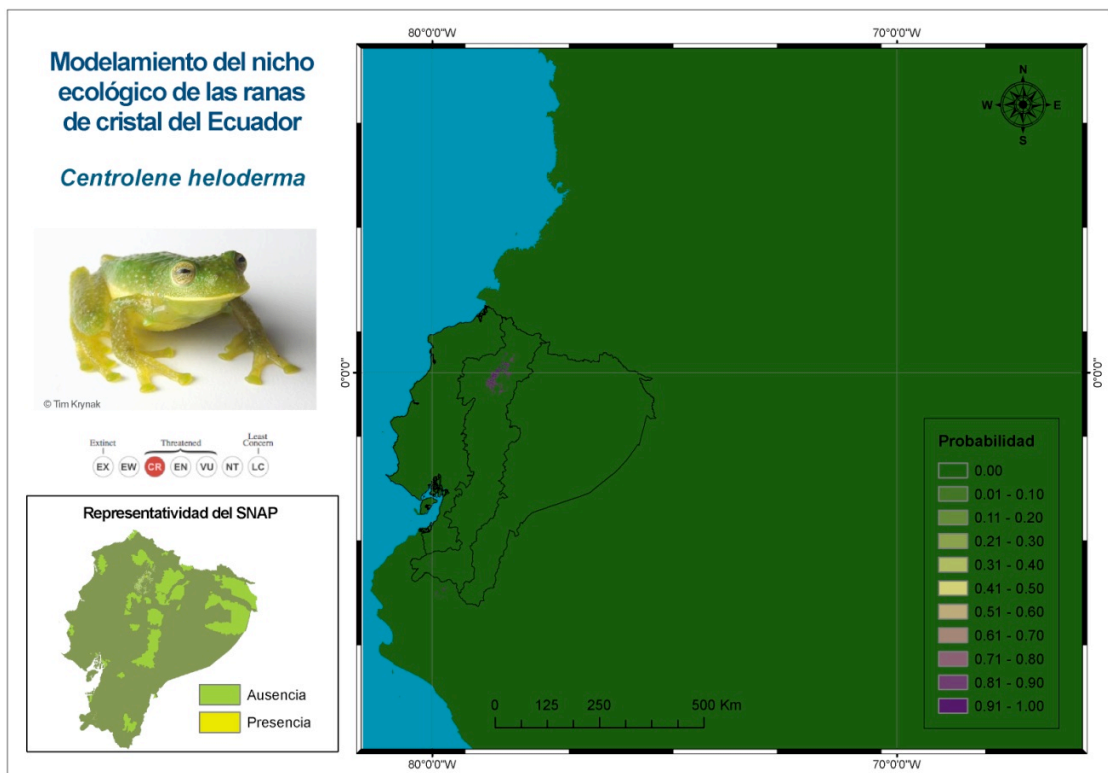
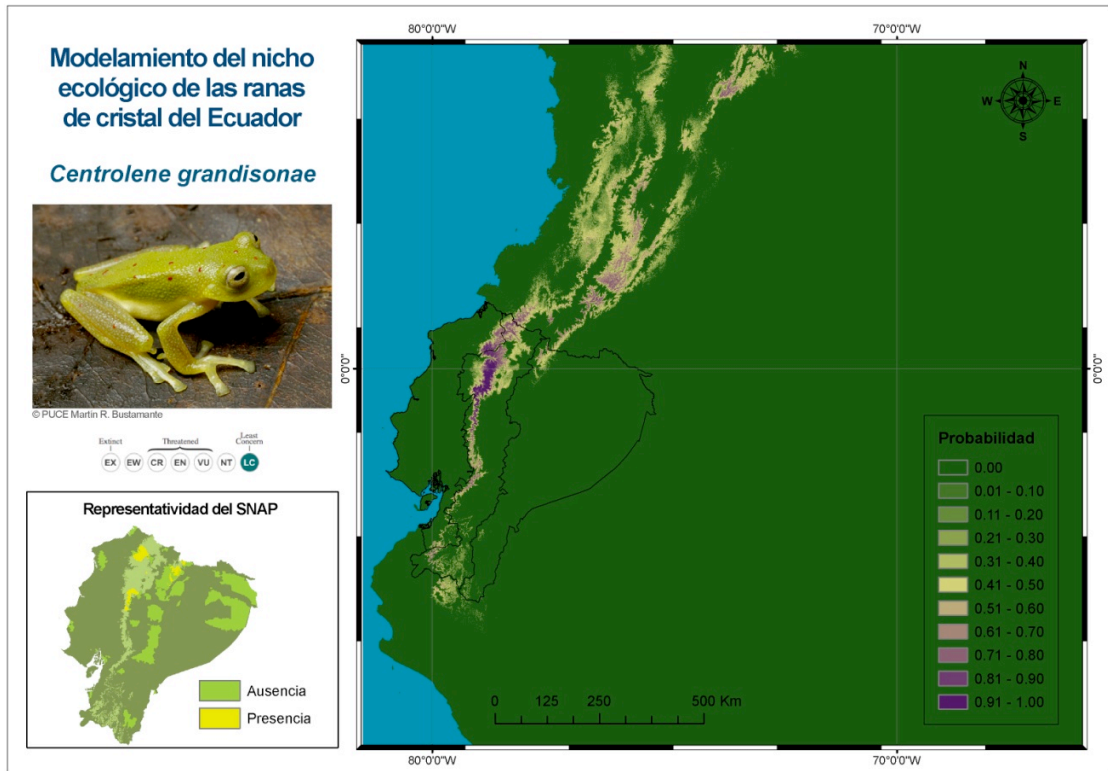


Figura 15. Nicho ecológico pronosticado para cinco especies de centrolénidos del bosque montano occidental del Ecuador: *Centrolene geckoideum*, *C. grandisonae*, *C. heloderma*, *Cochranella mache* e *Hyalinobatrachium valerioi*.





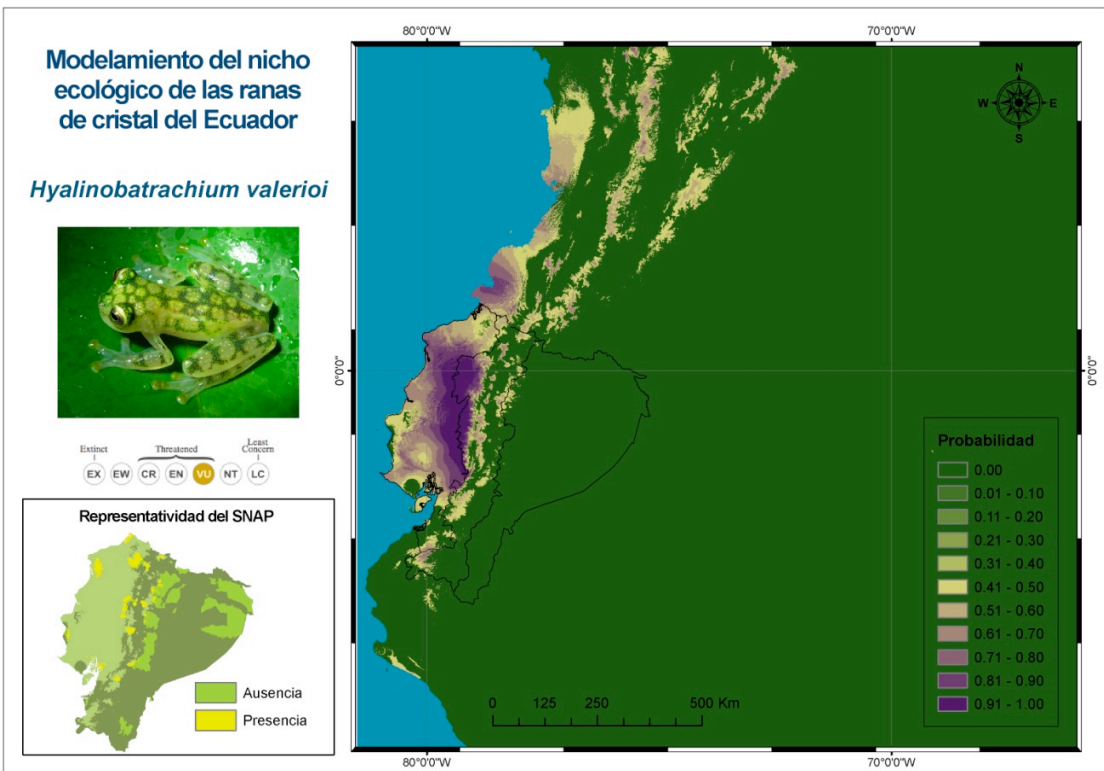
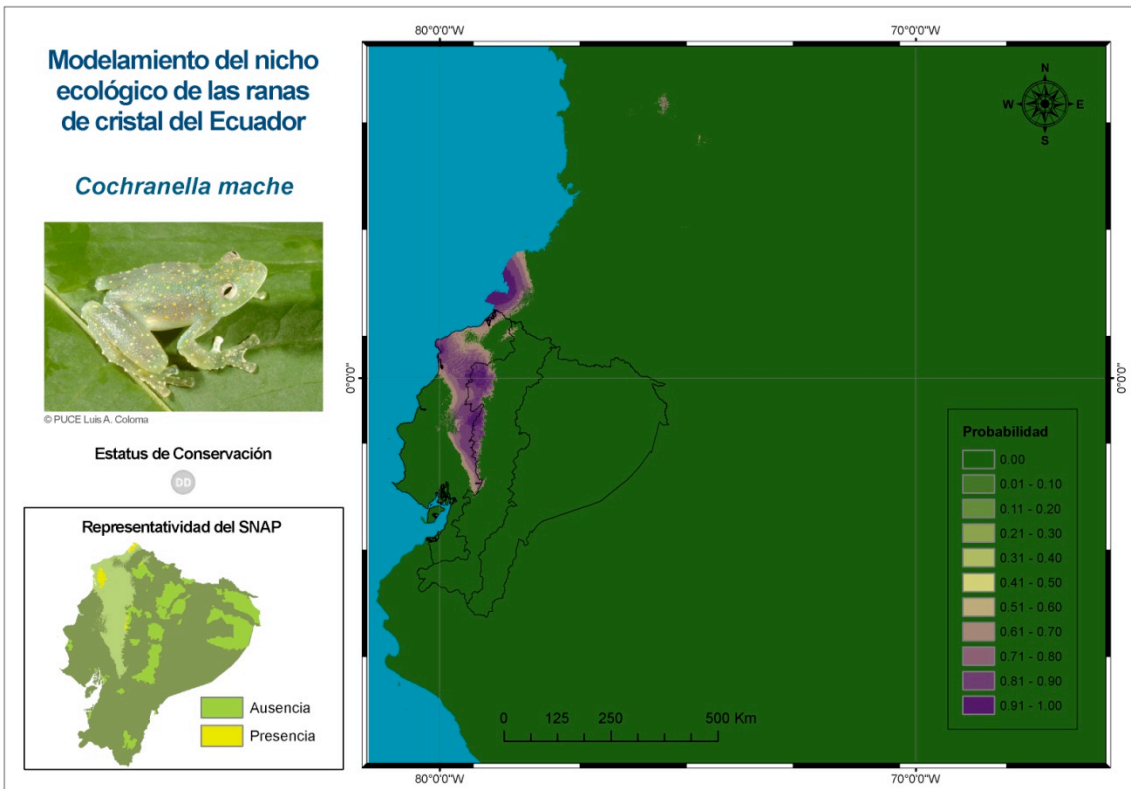
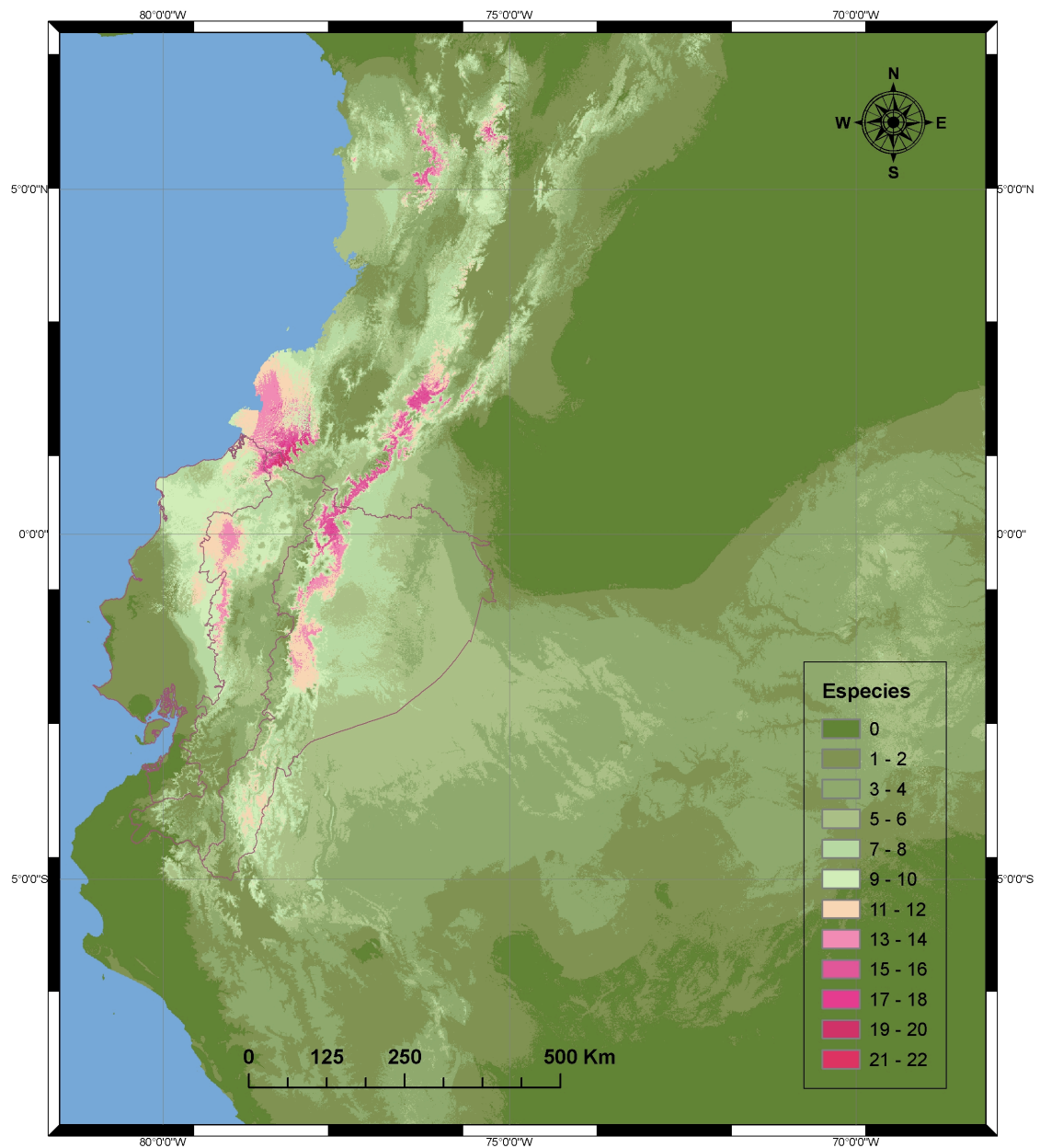


Figura 16. Concentración de condiciones climáticas que caracterizan la ocurrencia de las especies de ranas de cristal del Ecuador. Mayor concentración podría resultar en mayor probabilidad de ocurrencia simpátrica de centrolénidos.



APÉNDICES

APÉNDICE I

Lista revisada de centrolénidos (48 spp) que ocurren en el Ecuador, según Frost (2009). El signo ☆ denota endémico del Ecuador.

Género: Centrolene Jiménez de la Espada, 1872

Centrolene audax (Lynch y Duellman, 1973); ☆

Centrolene bacatum Wild, 1994; ☆

Centrolene balionotum (Duellman, 1981)

Centrolene ballux (Duellman y Burrowes, 1989)

Centrolene buckleyi (Boulenger, 1882)

Centrolene callistommum Guayasamín y Trueb, 2007; ☆

Centrolene condor Cisneros-Heredia y Morales-Mite, 2008

Centrolene durrellorum Cisneros-Heredia, 2007

Centrolene geckoideum Jiménez de la Espada, 1872

Centrolene grandisonae (Cochran y Goin, 1970)

Centrolene heloderma (Duellman, 1981)

Centrolene ilex (Savage, 1967)

Centrolene litorale Ruiz-Carranza y Lynch, 1996

Centrolene lynchi (Duellman, 1980)

Centrolene mariaelena Cisneros-Heredia y McDiarmid, 2006; ☆

Centrolene medemi (Cochran y Goin, 1970)

Centrolene peristictum (Lynch y Duellman, 1973)

Centrolene pipilatatum (Lynch y Duellman, 1973); ☆

Centrolene prosoblepon (Boettger, 1892)

Género: Cochranella Taylor, 1951

Cochranella albomaculata (Taylor, 1949)

Cochranella amelia Cisneros-Heredia y Meza-Ramos, 2007; ☆

Cochranella flavopunctata (Lynch y Duellman, 1973)

Cochranella mache Guayasamín y Bonaccorso, 2004; ☆

Cochranella mcdiarmidi Cisneros-Heredia, Venegas, Rada y Schulte

Cochranella midas (Lynch y Duellman, 1973)

Cochranella orejuela (Duellman y Burrowes, 1989)

Cochranella oyampiensis (Lescure, 1975)

Cochranella pulverata (Peters, 1873)

Cochranella puyoensis (Flores y McDiarmid, 1989); ★

Cochranella resplendens (Lynch y Duellman, 1973)

Cochranella spinosa (Taylor, 1949)

Género: Hyalinobatrachium Ruiz-Carranza y Lynch, 1991

Hyalinobatrachium aureoguttatum (Barrera-Rodríguez y Ruiz-Carranza, 1989)

Hyalinobatrachium fleischmanni (Boettger, 1893)

Hyalinobatrachium munozorum (Lynch y Duellman, 1973)

Hyalinobatrachium pellucidum (Lynch y Duellman, 1973); ★

Hyalinobatrachium ruedai Ruiz-Carranza y Lynch, 1998

Hyalinobatrachium valerioi (Dunn, 1931)

Género: Nymphargus Cisneros-Heredia y McDiarmid, 2007

Nymphargus anomalus (Lynch y Duellman, 1973); ★

Nymphargus buenaventura (Cisneros-Heredia y Yáñez-Muñoz, 2007); ★

Nymphargus cariticommatum (Wild, 1994); ★

Nymphargus cochranae (Goin, 1961); ★

Nymphargus griffithsi (Goin, 1961)

Nymphargus laurae Cisneros-Heredia y McDiarmid, 2007; ★

Nymphargus megacheirus (Lynch y Duellman, 1973)

Nymphargus posadae (Ruiz-Carranza y Lynch, 1995)

Nymphargus siren (Lynch y Duellman, 1973)

Nymphargus wileyi (Guayasamín, Bustamante, Almeida-Reinoso, y Funk, 2006) ★

APÉNDICE II

Lista de Instituciones de Museología Natural de cuyas colecciones se obtuvo los registros geográficos empleados para la realización del presente estudio. Los nombres de las instituciones son seguidos por su abreviatura oficial, siguiendo el formato propuesto por Frost (2009).

AMNH:	American Museum of Natural History, New York, USA
DFCH-USFQ:	Universidad San Francisco de Quito, Quito, Ecuador
USNM:	National Museum of Natural History, Washington, D.C.
FHGO:	Fundación Herpetológica “Gustavo Orcés”, Quito, Ecuador
EPN:	Escuela Politécnica Nacional, Departamento de Biología, Quito, Ecuador
ICN:	Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
QCAZ:	Museo de Zooología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador
DHMECN:	Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales, División de Herpetología, Quito, Ecuador
MCZ:	Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge
BMNH:	The Natural History museum, Department of Zoology, London, United Kingdom