



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas – Programa Magister en Ciencias Mención Zoología

Relaciones entre la fisiología térmica y las características bioclimáticas de *Rhinella spinulosa* (Anura: Bufonidae) en Chile a través del enlace mecanicista de nicho térmico

Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias con Mención en zoología

NICZA FERNANDA ALVEAL RIQUELME
CONCEPCIÓN-CHILE
2015

Profesor Tutor: Juan Carlos Ortiz Zapata
Profesora Cotutora: Helen Grace Díaz Páez
Departamento de Zoología
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Esta tesis ha sido realizada en el Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas.

Profesor tutor:

Dr. Juan Carlos Ortiz Zapata

Profesora cotutora:

Dra. Helen Díaz Páez

Comisión evaluadora:



Dra. Marcela Vidal Maldonado

Dr. Eduardo Tarifeño Silva

Directora de Programa:

Dra. Lucila Moreno Salas

ÍNDICE DE CONTENIDOS

Contenido	Página
Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
1. Importancia de la Temperatura ambiental en los anfibios.	3
2. Ecología térmica en anfibios.	5
3. Efectos de la temperatura ambiental en la distribución de los anfibios.	7
4. Modelamiento de nicho ecológico.	8
5. <i>Rhinella spinulosa</i> como modelo de estudio.	10
Hipótesis	12
Predicciones	13
Objetivos de trabajo	14
1. Objetivo general	14
2. Objetivos específicos	14
Metodología	15
1. Datos eco-fisiológicos	15
1.1. Área de estudio y recolección de datos de terreno	15
1.2. Cautiverio y aclimatación	15
1.3. Experimentación y recolección de datos de laboratorio	17
1.4. Análisis estadístico	19
2. Modelación del nicho ecológico de <i>R. spinulosa</i> mediante el enlace correlativo.	20
2.1. Registro de datos de distribución de <i>R. spinulosa</i> .	20
2.2. Obtención de los datos climáticos (Escenario actual).	20
2.3. Procesamiento de info-georeferenciada.	22
2.4. Selección de las variables bioclimáticas.	22
2.5. Modelo de distribución de especies.	22

3. Modelación del nicho ecológico de <i>R. spinulosa</i> en Chile mediante el enfoque mecanicista.	23
4. Enlace del enfoque mecanicista en el modelo de nicho ecológico correlativo.	25
Resultados	26
1. Análisis de los parámetros fisiológicos térmicos de <i>R. spinulosa</i> .	26
1.1. $T_{c_{exp}}$ y comportamiento térmico en laboratorio	26
1.2. Temperatura corporal ($T_{c_{sel}}$) seleccionada o de preferencia	28
1.3. Tolerancias térmicas	28
1.4. Constantes de tiempo térmico	31
2. Modelamiento de nicho ecológico	32
2.1. Resultados de los datos de registro	32
2.2. Modelamiento de Máxima Entropía MaxEnt	33
3. Modelo de nicho ecológico mecanicista	36
3.1. Frecuencia de temperaturas corporales seleccionadas ($T_{c_{sel}}$) y probabilidad de uso	36
3.2. Modelo de nicho ecológico térmico de <i>R. spinulosa</i> mediante el enfoque mecanicista	37
3.2. Modelo de nicho ecológico térmico de <i>R. spinulosa</i> mediante el enfoque mecanicista	38
4. Enlace del enfoque mecanicista al modelo de nicho ecológico correlativo	
Discusión	40
Conclusiones	51
Agradecimientos	52
Referencias	53
Anexos	72

ÍNDICE DE FIGURAS

		Página
Figura 1	Áreas de captura de los ejemplares de <i>R. spinulosa</i> para los estudios de fisiología térmica.	16
Figura 2	<i>R. spinulosa</i> : capturados en el norte (A.) centro (B.) y sur (C.) de Chile.	16
Figura 3	Mapa de la capa bioclimática temperatura máxima del período más caliente (Bio5) del escenario actual.	25
Figura 4	Temperatura corporal experimental ($T_{c_{exp}}$) de <i>R. spinulosa</i> para las localidades norte, centro y sur de Chile.	26
Figura 5	Relación entre la Temperatura ambiental del sustrato en rombo azul (T_{a_s}) y del aire en círculo rojo (T_{a_a}) vs la Temperatura corporal experimental ($T_{c_{exp}}$) de las poblaciones norte (A.) centro (B.) y sur (C.) de <i>R. spinulosa</i> .	27
Figura 6	Temperatura corporal ($T_{c_{sel}}$) seleccionada de <i>R. spinulosa</i> de las localidades norte, centro y sur. En azul: aclimatación a 10°C y en rojo a 20°C.	28
Figura 7	Rango de Tolerancias Térmicas (RTT) de <i>R. spinulosa</i> de las localidades norte, centro y sur. En A: aclimatación a 10°C y B: aclimatación a 20°C.	29
Figura 8	Temperatura Crítica máxima ($TC_{máx}$) en adultos de <i>R. spinulosa</i> de localidades del norte, centro y sur de Chile. En azul: aclimatados a	30

10°C y en rojo: aclimatados a 20°C.

Figura 9	Temperatura Crítica mínima (TC_{\min}) en adultos de <i>R. spinulosa</i> de localidades del norte, centro y sur de Chile. En azul: aclimatados a 10°C y en rojo: aclimatados a 20°C.	30
Figura 10	Constante de tiempo térmico de calentamiento (τ_{cal}) en adultos de <i>R. spinulosa</i> de localidades del norte, centro y sur de Chile. En azul: aclimatados a 10° y en rojo: aclimatados a 20°C.	31
Figura 11	Constante de tiempo térmico de enfriamiento (τ_{enf}) en adultos de <i>R. spinulosa</i> de localidades del norte, centro y sur de Chile. En azul: aclimatados a 10°C y en rojo: aclimatados a 20°C.	32
Figura 12	Registros de presencia de <i>R. spinulosa</i> en Chile.	33
Figura 13	Tasa de omisión versus el área predicha para la distribución potencial actual en Chile de <i>R. spinulosa</i> .	33
Figura 14	Curva operada por el receptor (ROC) que muestra la sensibilidad del modelo generado por MaxEnt comparando el área bajo la curva (AUC) de los datos de entrenamiento y los datos de prueba para el modelo de nicho ecológico de <i>R. spinulosa</i> .	34
Figura 15	Contribución relativa de cada variable climática a la construcción del modelo MaxEnt, según la prueba de Jacknife de AUC para el modelo de distribución potencial actual de <i>R. spinulosa</i> .	35
Figura 16	Modelamiento de nicho ecológico correlativo para <i>R. spinulosa</i> . Los colores indican la probabilidad de presencia que va de 0 (valor de presencia menor) a 1 (valor de máxima presencia).	36

Figura 17	Frecuencia de $T_{c_{sel}}$ de <i>R. spinulosa</i> en Chile determinada en laboratorio.	37
Figura 18	Modelamiento de Nicho Ecológico mecanicista para <i>R. spinulosa</i> . La figura indica los ambientes térmicos que de acuerdo a la $T_{c_{sel}}$ de la especie, podrían ser utilizados. Los colores indican la probabilidad de elección que va de 0 (valor de selección menor) a 1 (valor de máxima selección).	38
Figura 19	Enlace mecanicista al modelamiento de nicho ecológico correlativo. La figura indica una aproximación del nicho fundamental de <i>R. spinulosa</i> en Chile (color rojo) y del nicho real (círculos azules).	39

ÍNDICE DE TABLAS

		Página
Tabla 1	VARIABLES ambientales de Worldclim y de CGIAR-CSI utilizadas para la modelación de nicho ecológico de <i>R. spinulosa</i> . Donde (*) fueron utilizadas para la modelación de nicho ecológico correlativo.	21
Tabla 2	Categorías de clasificación del modelo MaxEnt, de acuerdo al análisis de AUC (Scheldeman & Van Zonneveld 2011).	23
Tabla 3	Porcentaje de contribución de las variables bioclimáticas en la modelación de la distribución potencial actual de <i>R. spinulosa</i> .	34

ÍNDICE DE ANEXOS

		Página
Anexo 1	Características ambientales de las localidades de <i>R. spinulosa</i>	72
Anexo 2	Gradiente térmico.	72
Anexo 3	Datos de ocurrencia de <i>R. spinulosa</i> en Chile utilizados para el Modelamiento de nicho ecológico correlativo.	73
Anexo 4	Porcentaje de contribución de las variables bioclimáticas en la modelación de la distribución potencial actual de <i>R. spinulosa</i> .	75
Anexo 5	Promedios y desviación estándar para la masa y tamaño corporal en cada una de las localidades analizadas de <i>R. spinulosa</i> (Promedio±D.E.)	75
Anexo 6	Resultados de la temperatura corporal en condiciones experimentales ($T_{c_{exp}}$) de <i>R. spinulosa</i> en Chile.	76
Anexo 7	Resultados de los análisis estadísticos de los parámetros térmicos de <i>R. spinulosa</i> : $T_{c_{sel}}$: Temperatura corporal seleccionada, $TC_{máx}$: Temperatura Crítica máxima, $TC_{mín}$: Temperatura Crítica mínima, RTT: Rango Tolerancia Térmica, τ_{cal} : Constante de tiempo térmico de calentamiento, τ_{enf} : Constante de tiempo térmico de enfriamiento, N: norte, C: centro y S: sur, K-W: Kruskal-Wallis.	77

Procedencia geográfica y temperatura de aclimatación sobre los parámetros térmicos de *R. spinulosa*: $T_{c_{sel}}$: Temperatura corporal seleccionada, $T_{c_{máx}}$: Temperatura Crítica máxima, $T_{c_{mín}}$: Temperatura Crítica mínima, τ_{cal} : Constante de tiempo térmico de calentamiento, τ_{enf} : Constante de tiempo térmico de enfriamiento.



RESUMEN

Chile es un país que presenta una gran extensión latitudinal, con una variedad de climas bajo los cuales habitan diferentes especies de anfibios. Dentro de las variables del medio, la temperatura del ambiente se considera una de las más influyentes en la adecuación biológica de estos organismos. Las especies que habitan en ambientes térmicamente extremos como las grandes latitudes, desiertos y montañas se ven afectadas por las variaciones diarias y estacionales. *Rhinella spinulosa*, presenta una amplia distribución en Chile y habita en ambientes asociados a la cordillera de Los Andes, por lo cual, presenta características fisiológicas que le permiten tolerar este tipo de ambientes. Por tanto, si esta especie es capaz de tolerar ambientes extremos es posible que pueda colonizar otras áreas geográficas potenciales con estas características. Para verificar esto se compararon los parámetros térmicos de *R. spinulosa* en tres poblaciones distribuidas en un gradiente latitudinal (Katarpe-Farellones-Antuco) aclimatados a 10°C y 20°C. Luego se modeló el nicho ecológico de la especie mediante los enfoques correlativo y mecanicista, para posteriormente realizar un enlace entre ambos y evaluar la presencia de la especie en otras áreas potenciales a lo largo de la cordillera de Los Andes. Los resultados indican que la especie tolera altas $TC_{m\acute{a}x}$ y bajas $TC_{m\acute{i}n}$ con un amplio RTT donde la localidad del norte (Katarpe) presenta promedios significativamente mayores en las $TC_{m\acute{a}x}$ y RTT, seleccionando temperaturas sobre los 18°C. Las constantes de tiempo térmico indican que los individuos se calientan más rápido y enfrían más lento, cuyas diferencias se deben al efecto de la masa y al tamaño corporal y no a la procedencia geográfica. El modelo de nicho ecológico revela que el ambiente idóneo para *R. spinulosa* mediante el enlace de ambos enfoques es el que actualmente la especie utiliza y potencialmente algunas áreas de menor elevación ubicadas en la depresión intermedia y la costa Chilena de forma discontinua. La zona andina comprendida entre los 25° y 31°S y entre 44° y 55°S no son áreas potenciales para su presencia ya que estas no poseen las condiciones ambientales adecuadas para su sobrevivencia por lo que presenta una distribución discontinúa a través de la vertiente transoccidental de la cordillera de Los Andes.

Palabras claves: anfibios, fisiología térmica, modelamiento de nicho ecológico.

ABSTRACT

Chile is a country which presents an extensive range latitudinal with a great variety of climates where different species of amphibians inhabit. The ambient temperature is one of the most influential environmental variables in biological fitness of amphibians. Species which inhabit in extreme thermally environments like high latitudes, deserts and mountains are affected by daily and seasonal temperature changes. *Rhinella spinulosa* has a large distribution in Chile inhabiting near to the Andes Mountain range, therefore, this species will have special physiological characteristics in order to withstand this kind of environmental as high acclimatization capacity and geographic changes at latitudinal level. On the other hand, if this species can support extreme environmental is possible to colonize other potential geographic areas. For that reason the present investigation compares the thermal parameters of *R. spinulosa* in three populations distributed along a latitudinal gradient (Katarpe-Farellones-Antuco) acclimated to 10 °C and 20 °C. Then modeled the ecological niche of the species by the correlative and mechanistic approaches, and subsequently became a link between them that allowed us to assess the presence of the species in other potential areas along the Andes Mountain range. The results indicate that the species tolerates high CT_{\max} and low CT_{\min} presenting a wide RTT where only the northern town differed significantly, selecting warm temperatures above 18°C. Thermal time constants indicate that individuals heat up faster and cooled slower, whose differences are due to the effect of the mass and body size and not the geographic origin. The ecological niche model reveals that the ideal environment for *R. spinulosa* by linking both approaches is the that the species used currently, agreeing that the region between 25° and 31° S are unfit for their presence and thus the species has a discontinued distribution through transoccidental slope of Andes Mountain range in Chile.

Keywords: amphibian, thermal physiology, ecological niche modeling.

INTRODUCCIÓN

La Temperatura ambiental (T_a) es uno de los factores físicos más importantes que influye en la distribución espacial y temporal de los organismos, cuyos hábitats térmicos seleccionados pueden tener directas consecuencias a nivel fisiológico y conductual (Huey 1991).

A nivel mundial se han llevado a cabo diversos estudios para modelar el nicho ecológico en función de las características bioclimáticas y sitios de presencia georreferenciados (Tejedo *et al.* 2012). Sin embargo, hay autores (Kearney 2006, Kearney & Porter 2009) que consideran que para una estimación más precisa del nicho es necesario incluir las variables fisiológicas: nivel de tolerancia térmico, temperaturas óptimas de funcionamiento, entre otros (Tejedo *et al.* 2012). De esta manera, es posible realizar un modelo de nicho ecológico que tenga más relación con la biología de la especie.

1. Importancia de la temperatura ambiental en los anfibios.

Los anfibios presentan una alta sensibilidad y mayor riesgo de extinción frente a las cambiantes condiciones ambientales del planeta (Anguilleta 2009). Esto se debe, principalmente a sus particularidades biológicas, entre las que destacan un ciclo de vida complejo con fase acuática y terrestre, baja capacidad de dispersión, variados mecanismos de respiración y una alta permeabilidad de la piel (Duellman & Trueb 1986, Jorgensen 1992, Miaud & Merilä 2001).

En relación a lo anterior, la variable ambiental más importante en su subsistencia es la T_a ya que incide en su adecuación biológica y condiciona procesos fisiológicos, metabólicos, conductuales y químicos (Hochachka & Somero 2002). La alta dependencia a la T_a en los anfibios establece que estos sean considerados como organismos ectotermos (ecto=fuera, termo=temperatura) y en particular, poiquilotermos (poikilo=variable, termo=temperatura) ya que la fuente de energía es de carácter externo (Pough & Gans 1982), lo que determina que sus Temperaturas corporales (T_c) sean variables (Eckert *et al.* 1991). La transferencia de calor entre el ambiente y los organismos se realiza a través de

la superficie de la piel por mecanismos como la conducción, convección, radiación y evaporación (Labra & Vidal 2003).

Además, de la T_a , la humedad relativa es otro factor fundamental en la actividad metabólica de los anfibios (Tracy 1976), en especial en el caso de la respiración cutánea (Feder & Burggren 1985, Boutilier *et al.* 1992). La evaporación constante del agua a través de la piel provoca que la T_c de los anfibios no supere la temperatura del ambiente, ya sea del aire (T_{a_a}) o del sustrato (T_{a_s}) (Hadfield 1966, Pearson & Bradford 1976, Sinsch 1989) por lo que a menudo suelen adquirir temperaturas por debajo de las del medio que los rodea. Frente a estas variaciones ambientales se ha establecido que los animales pueden responder de dos formas: “Adaptación local” y/o “Plasticidad fenotípica”.

La adaptación local, se manifiesta en poblaciones de una misma especie que enfrentadas a ambientes climáticos disimiles establecen rasgos fisiológicos térmicos particulares (Moritz *et al.* 2000, Wiens & Donoghue 2004, Wiens & Graham 2005, Graham *et al.* 2009). Este mecanismo permite que una población adquiera por selección natural rasgos característicos que llevan a potenciar la supervivencia, el éxito reproductivo y/o la fertilidad de éstos frente a un ambiente en particular (Templeton 1982). Pero esto genera un costo de adaptación que mantiene la variación genética entre las poblaciones con una especialización morfológica o fisiológica de los rasgos (Futuyma & Moreno 1988, Jasmin & Kassen 2007). En este contexto, se ha establecido un probable efecto de las condiciones térmicas locales sobre la evolución de los límites de tolerancia térmica que las diferentes poblaciones deben enfrentar y de su potencial plástico de aclimatación, lo que finalmente deriva en adaptaciones térmicas (Angiletta 2009, Bozinovic *et al.* 2011).

La plasticidad fenotípica, en cambio, es reconocida como la capacidad que muestran algunos genotipos para alterar de forma significativa su expresión en respuesta a determinados factores ambientales, ya sea en su morfología y/o fisiología. Para estimarla se pueden emplear ensayos de ambiente multi-localidad, donde las condiciones ambientales varían entre sitios o como dispositivos experimentales bajo condiciones controladas con gradientes en algún factor determinado (Scheiner

1993, Pigliucci *et al.* 2006). La plasticidad fenotípica puede ser irreversible o reversible. En la última, si los cambios de T_a ocurren de forma natural, los anfibios responden a corto y largo plazo, proceso denominado “aclimatización”, pero si los cambios de T_a son controlados bajo condiciones de laboratorio la respuesta de éstos organismos se denomina “aclimatación” (Hillman *et al.* 2009).

Ahora bien, para lograr dilucidar la razón por la cual distintas poblaciones presentan diferencias, es a través de un experimento de jardín común, en el cual éstas son medidas en el mismo ambiente. Si las diferencias originales desaparecen entonces se puede decir que son producto de la plasticidad fenotípica. Pero si las diferencias entre las poblaciones se mantienen, entonces se puede afirmar que estas diferencias tienen una base genética y posiblemente las mismas sean consecuencias de la acción de la selección natural (adaptación local) (Johnson & Bennett 1996, Iturra-Cid 2010).

2. Ecología térmica en anfibios.

La ecología térmica analiza como los ectotermos responden a las variaciones ambientales (Navas 1999), quienes combinan una serie de respuestas conductuales, bioquímicas y fisiológicas que aseguran que su T_c esté dentro de los límites máximos y mínimos de su nicho térmico (Moyes & Schulte 2007). Bajo este contexto, existen dos mecanismos para hacer frente a las variaciones térmicas del ambiente, el primero de ellos se denomina “Termoconformadores” y corresponde a aquellos anfibios que no exhiben mecanismos de regulación, con T_c cercanas a las T_a (Mercer 2001, Anguilleta 2009). Esto les permite habitar en ambientes con poca disponibilidad de recursos térmicos y/o con altos costos para aumentar su T_c (Labra *et al.* 2008, Sanabria *et al.* 2011). El segundo tipo son los “Termorreguladores”, que corresponden a aquellos que tienen un variado repertorio de mecanismos de regulación térmica, que mantienen activamente una T_c distinta a la T_a , (Mercer 2001, Anguilleta 2009), lo que les posibilita para habitar en ambientes heterogéneos donde existe mayor disponibilidad de recursos térmicos (Sanabria *et al.* 2011).

Para tolerar estas condiciones térmicas, los anfibios pueden optar por respuestas a nivel conductual y/o fisiológico. La termorregulación conductual permite una rápida y económica adaptación a la variabilidad espacial y temporal de la disponibilidad de recursos térmicos, lo que posibilita aumentar o disminuir la pérdida o ganancia de calor (Templeton 1970). Es por ello, que gran parte de los anfibios termorregulan con una selección de los microhábitats durante la noche y el día, con lo cual mantienen un rango de temperatura óptimo (Brattstrom 1963). Los anfibios ubicados en áreas montañosas optimizan la Tc calentándose por exposición al sol (“Heliotermia”) o por medio del contacto con el sustrato (“Tigmotermia”) (Pearson & Brandford 1976, Sinsch 1989, Lambrinos & Kleier 2003, Sanabria *et al.* 2007). Sin embargo, el tiempo dedicado a esta conducta dependerá de su capacidad para tolerar la pérdida de agua (Farrel 1971, Lillywhite *et al.* 1973, Sanabria *et al.* 2003), por lo que es necesario que estén sobre un sustrato húmedo para evitar la desecación (Tracy 1976).

A nivel fisiológico, frente a una variación de temperatura de 10°C, los anfibios recurren a alteraciones de su tasa metabólica para regular su Tc, lo que genera cambios en la circulación sanguínea y evaporación del agua. Es así, como algunos anfibios que habitan en ambientes tropicales mantienen la piel húmeda a través de un incremento de secreciones glandulares para evitar la desecación frente a las alzas de temperaturas (Hillman *et al.* 2009).

La fisiología térmica de los anfibios en Chile ha sido analizada solo en nueve especies. Estos trabajos han abordado la influencia de la temperatura en el desarrollo, crecimiento y eficiencia digestiva en *Calyptocephalella gayi* (Castañeda *et al.* 2006) y *R. spinulosa* (Benavides 2003, Benavides *et al.* 2005, Méndez & Correa-Solis 2009). Además, se ha estudiado la relación entre la Ta y el canto en *Pleurodema thaul*, *Eupsophus calcaratus*, *E. emiliopugini*, *Batrachyla taeniata* y *B. leptopus* (Labra *et al.* 2008). No obstante, el aspecto más desarrollado ha sido el de la termorregulación, en el cual se han descrito algunos parámetros térmicos tales como: Temperaturas Críticas máximas (TC_{máx}) y mínimas (TC_{mín}), Rango de Tolerancia Térmica (RTT), Temperaturas de campo (Tc_c) y seleccionada (Tc_{sel}) y constante de tiempo térmico de calentamiento (τ_{cal}) y enfriamiento (τ_{enf}) en *R. spinulosa*, *C.*

gayi, *P. thaul*, *P. bufoninum*, *P. marmorata* y *B. taeniata* (Pearson & Brandford 1976, Sinsch 1989, Lambrinos & Kleier 2003, Jara *et al.* 2006, Espinoza & Quinteros 2008, Iturra-Cid 2010, Iturra-Cid & Ortiz 2010, Nova 2010), aunque restan por abordar las relaciones de la fisiología térmica con la distribución potencial de las especies.

3. Efectos de la temperatura ambiental en la distribución de los anfibios.

Se ha determinado que la T_a tiene un efecto en los patrones de distribución y abundancia de los organismos, así como numerosas interacciones ecológicas (Andrewartha & Birch 1954, Dunson & Travis 1991), lo que la convierte en un factor selectivo que influye en la supervivencia, crecimiento y dispersión de los organismos (Angiletta 2009).

Por su gran capacidad de adaptación, los anfibios han logrado estar presentes en un amplio espectro de ambientes térmicos, algunos de los cuales son extremadamente exigentes, como las altas latitudes, desiertos y montañas (Anguilleta *et al.* 2002). El ambiente térmico que se produce de la combinación entre la latitud y la altitud de un determinado espacio físico determina el rango térmico de una especie. Bajo este contexto, los anfibios que toleran un amplio rango de temperaturas se denominan “euritermos” y están presentes en aquellos ambientes donde las fluctuaciones de T_a son mayores, en cambio aquellos anfibios que se limitan a un estrecho rango son “estenotermos” (Moyes & Schulte 2007). Estudios a nivel geográfico, han demostrado que organismos de hábitats tropicales o de baja elevación presentan esta conducta ya que toleran un menor rango de temperaturas en comparación con aquellos que habitan latitudes y altitudes más altas (Addo-Bediako *et al.* 2000, Ghalambor *et al.* 2006, Tewksbury *et al.* 2008).

Por otro lado, los individuos de altas latitudes y altitudes tienden a calentarse más rápido y enfriarse más lento que organismos de hábitats más cálidos, lo cual les permite aprovechar de mejor manera los recursos térmicos que tienen disponibles (Díaz *et al.* 1996, Clusella-Trullas *et al.* 2007). Por ende, cuantificar las constantes de tiempo térmico para el calentamiento y enfriamiento permiten tener

conocimiento como un individuo hace frente a las variaciones de temperatura en determinadas circunstancias siempre y cuando este parámetro este dentro de sus límites de tolerancia fisiológica.

4. Modelamiento de nicho ecológico.

Una forma de referirse a los requerimientos del espacio ambiental de una especie es bajo el concepto de nicho ecológico de Hutchinson (1957), en el cual se reconoce el nicho fundamental y el realizado. El primero es un volumen de n dimensiones del espacio ambiental en la que una especie puede mantener una población viable y persistir en el tiempo, sin inmigración, donde cada dimensión es una variable ambiental que influye sobre la especie. En cambio, el nicho realizado se refiere al nicho real que una especie ocupa donde no es excluida por competición, siendo una parte del nicho fundamental y por ende más pequeño ya que pueden existir barreras geográficas que impiden la dispersión e interacción de los organismos (Peterson *et al* 1999, Anderson *et al.* 2003).

Bajo el contexto de modelos de distribución, el concepto de nicho ecológico se considera en la forma Hutchinsoniana como un hipervolumen de espacio ambiental multivariante que representa las limitaciones ambientales de la especie (Grinnell 1917, Kearney & Porter 2009).

Por lo anterior, el nicho ecológico es considerado como un atributo de la especie y no del medio (Hutchinson 1957). En la medida que el modelo representa fielmente el nicho fundamental de la especie, la proyección del modelo en el espacio geográfico representa la distribución potencial de la especie (Phillips *et al.* 2006). Es así como el modelamiento de nicho ecológico (MNE) es probablemente el método más adecuado que actualmente existe para estimar o modelar la distribución geográfica real o potencial de las especies (Guisan & Thuiller 2005, Kearney 2006, Soberon 2007, Pearman *et al.* 2008) considerada como una herramienta fundamental para abordar el tema de los cambios de distribución de especies en escenarios de tiempo y espacio (Betancourt 2011).

Los MNE pueden clasificarse de dos formas: estadísticos/correlativos (predictivos) y mecanicistas (explicativos) (Sillero *et al.* 2010). Los primeros se basan en correlaciones significativas

entre la distribución de la especie y las variables del ambiente que no tienen necesariamente un efecto directo sobre ella, pero que resumen el efecto de diversos factores directos (Guisan & Zimmermann 2000). Este enfoque permite predecir la idoneidad del medio en función del nicho ecológico, mediante el análisis de las condiciones ambientales en los sitios en que existen registros de presencia de la especie (Peterson *et al.* 1999, Phillips *et al.* 2006, Scheldelmar & Van Zonneveld 2011).

Tradicionalmente se ha vinculado la distribución biogeográfica de las especies con la obtención de registros desde museos y literatura y bases de datos como WorldClim, (Kozak & Wiens 2007, Hua & Wiens 2010, Cooper *et al.* 2011, Cadena *et al.* 2012), cuya aproximación confunde el nicho fundamental con el nicho realizado y por tanto, infravalora la distribución potencial de las especies (Tejedo *et al.* 2012).

En cambio, los MNE mecanicistas basan sus predicciones en relaciones de causa-efecto entre las variables que afectan directamente a la supervivencia y la distribución de la especie (temperatura y/o humedad), por lo que tienen más significado ecológico (Sillero *et al.* 2010). Esto permite hacer inferencias de su posible distribución, no como un punto en un mapa sino que más bien como un conjunto de rasgos de comportamiento, morfológicos y fisiológicos (Tejedo *et al.* 2012).

De acuerdo a Kearney (2006) el nicho es un concepto mecánico, no descriptivo, por lo cual los MNE correlativos modelan únicamente hábitats y los mecanicistas modelan los nichos, puesto que son los únicos que establecen una relación mecánica entre el modelo y la especie. Sin embargo, existe una estrategia alternativa, la cual consiste en incorporar explícitamente en los métodos correlativos el enlace mecanicista entre los rasgos funcionales de los organismos y su ambiente en el MNE. Éste enfoque permite establecer estimaciones de tolerancia lo suficientemente realistas, ya que entrega una valoración de vulnerabilidad ecológica frente a los impactos de los cambios ambientales y evaluar hipótesis relacionadas con la distribución de las especies (Seebacher & Franklin 2012, Tejedo *et al.* 2012). Sin embargo, este enfoque puede ser difícil de aplicar debido al conocimiento detallado que requieren sobre el organismo para la plena parametrización (Barve *et al.* 2014).

Entre los estudios que han modelado la distribución de las especies mediante el enlace mecanicista destaca el de Buckley (2007) quien utiliza la morfología y fisiología para predecir la distribución actual y futura de las lagartijas *Sceloporus undulatus* y *S. graciosus*, frente a un calentamiento climático, mientras que Kearney y Porter (2009) mapearon el nicho fundamental de *Heteronotia binoei* combinando las mediciones fisiológicas de esta especie con los datos climáticos. En el caso de Chile, solo se ha modelado la distribución potencial de la ranita vaquera (*Rhinoderma rufum*) considerando variables ambientales (Bourke *et al.* 2012), pero sin incorporar los aspectos de su fisiología térmica.

Chile, dado por las condiciones climáticas y geográficas presenta una alta heterogeneidad con ambientes extremos como los asociados a la cordillera de Los Andes (Di Castri & Hajek 1976). Estos hábitats son un escenario idóneo para evaluar hipótesis de la distribución de las especies que habitan en ambientes térmicamente extremos, ya que las limitaciones fisiológicas de los ectotermos están directamente relacionadas con las condiciones ambientales que determinan el nicho fundamental de una especie, su presencia y evolución en un determinado hábitat y área geográfica (Hutchinson 1981, Kearney & Porter 2009, Soberón & Nakamura 2009, Seebacher & Franklin 2012).

5. *Rhinella spinulosa* como modelo de estudio.

R. spinulosa es una de las especies de anfibios que posee un amplio rango de distribución geográfica que va desde el altiplano Peruano-Boliviano a las vertientes oriental y occidental de la cordillera de Los Andes en Argentina y Chile. En este último, se distribuye entre los 18° y 41° de latitud S (Correa *et al.* 2011), presentando una distribución discontinua entre los 25° y 31° S (Salinas 2013) con poblaciones desde el nivel del mar (en el caso de la localidad de Azapa) a 2000-4600 metros de altura para todas las otras localidades de Chile (Veloso *et al.* 1982).

Estudios a nivel poblacional para esta especie, han demostrado variación geográfica en caracteres morfológicos, ecológicos, genéticos y fisiológicos (Veloso *et al.* 1982, Ruiz *et al.* 1989,

Soto, 2003, Benavides 2003, 2005, Jara *et al.* 2006, Méndez & Correa-Solís 2009, Correa *et al.* 2010, Navas *et al.* 2010, Gallardo *et al.* 2011). Sus poblaciones presentan una alta estructuración geográfica y bajos niveles de flujo génico determinado por la baja vagilidad y limitaciones fisiológicas (Méndez & Correa-Solís 2009, Correa *et al.* 2010, Gallardo *et al.* 2011). Los estudios térmicos ya realizados en esta especie indican que emplea diferentes estrategias de termorregulación conductual (Pearson & Bradford 1976, Sinsch 1989). Para aumentar su T_c los adultos toman el sol durante unas horas por la mañana, lo que también les ayuda a mejorar la digestión de las presas capturadas en la noche anterior (Sinsch 1991). Además, del comportamiento heliotérmico, también aumentan su T_c a través de la conducción desde el sustrato (tigmotermia) y minimizan la pérdida de agua por evaporación utilizando sitios húmedos y sombreados por la tarde (Sinsch 1989).

El amplio rango distribucional de esta especie, permite que se vea enfrentada a diferentes condiciones ambientales, en algunos casos de carácter extremo, sobre todo en las poblaciones de altura donde las características físico-climáticas son particularmente severas, con bajas temperaturas, aumento de la frecuencia de heladas, baja presión atmosférica y alta radiación solar (Navas 1999). Son estos factores climáticos los que suponen un difícil entorno térmico por lo que debieran presentar características fisiológicas y conductuales especiales para habitar en esas condiciones (Beniston 1994).

De esta manera, para comprender el cómo las especies funcionan y responden a las variaciones ambientales, se hace imprescindible interpretar las variables del entorno que determinan su éxito evolutivo y su distribución actual, así como reconocer cuál es su capacidad fisiológica para habitar este tipo ambientes (Hillman *et al.* 2009, Kearney & Porter 2009).

HIPÓTESIS

Diversos estudios han mostrado variación geográfica en caracteres morfológicos, ecológicos, genéticos y fisiológicos en *R. spinulosa* (Soto 2003, Benavides 2005, Jara *et al.* 2006, Méndez & Correa-Solís 2009, Correa *et al.* 2010, Navas *et al.* 2010, Gallardo *et al.* 2011). Junto a esto se ha determinado la incidencia de la Ta en la distribución geográfica de esta especie (Gallardo 2009, Gallardo *et al.* 2011). Por lo tanto, es esperable que se evidencien diferencias en los rasgos de su fisiología térmica en un gradiente latitudinal y que éstas se vinculen con su nicho ecológico.

Para evaluar estos aspectos, se hace necesario modelar el nicho térmico potencial de la especie incluyendo variables fisiológicas y conductuales bajo el enfoque mecanicista (Kearney & Porter 2009, Tejedo *et al.* 2012). En base a lo anterior se plantean las siguientes hipótesis:

H1. Los parámetros de la fisiología térmica de tres poblaciones de *R. spinulosa* se diferencian en un gradiente latitudinal.

H2: De acuerdo a las características térmicas fisiológicas y ambientales, la distribución potencial de *R. spinulosa* abarca toda la vertiente trans-occidental de la cordillera de Los Andes en Chile.

PREDICCIONES

- *R. spinulosa* presenta un amplio RTT, con una alta tolerancia a $TC_{m\acute{a}x}$ y $TC_{m\acute{i}n}$, lo que le permitiría ser considerada como especie euritérmica.
- Existen variaciones en los parámetros térmicos de *R. spinulosa* en un gradiente latitudinal. En este sentido, se espera que de norte a sur exista una disminución en $TC_{m\acute{a}x}$, $T_{c_{sel}}$ y τ_{enfr} y un incremento en $TC_{m\acute{i}n}$ y τ_{cal} .
- *R. spinulosa* presenta una alta correlación entre la temperatura de aclimatación y los valores de sus parámetros térmicos.
- Las variables térmicas fisiológicas y ambientales de *R. spinulosa* determinan su distribución en Chile.



OBJETIVOS DE TRABAJO

1. Objetivo general:

Evaluar las relaciones térmicas entre la fisiología y las características ambientales de *R. spinulosa* en Chile a través del enlace mecanicista del modelamiento de nicho ecológico térmico.

2. Objetivos específicos:

1. Cuantificar los parámetros de la fisiología térmica de *R. spinulosa*: Temperatura corporal experimental ($T_{c_{exp}}$), Temperatura corporal seleccionada ($T_{c_{sel}}$), Temperatura Crítica máxima ($TC_{máx}$), Temperatura Crítica mínima ($TC_{mín}$), Rango de Tolerancia Térmica (RTT), Constante de tiempo térmico de calentamiento (τ_{cal}) y Constante de tiempo térmico de enfriamiento (τ_{enf}).
2. Analizar las variaciones en los rasgos térmicos de tres poblaciones bajo un gradiente latitudinal.
3. Analizar el efecto de la temperatura de aclimatación sobre las respuestas térmicas de las poblaciones de *R. spinulosa* en estudio.
4. Modelar la distribución potencial de *R. spinulosa* en Chile en base a las variables ambientales.
5. Incorporar el enfoque mecanicista para modelar el nicho térmico de la especie.

METODOLOGÍA

1. Datos eco-fisiológicos:

1.1 Área de estudio y recolección de datos de terreno:

Los muestreos se llevaron a cabo durante las temporadas de primavera y verano de los años 2012 y 2013. Se visitaron tres localidades en la vertiente transoccidental de la cordillera de Los Andes y que abarcan la distribución latitudinal de la especie en Chile: Katarpe, Región de Antofagasta ($22^{\circ}53'22,26''\text{S}$ - $68^{\circ}12'53,73''\text{O}$ -2466 m.s.n.m), con una temperatura media anual de $12,7^{\circ}\text{C}$; Farellones, Región Metropolitana ($33^{\circ}21'27''\text{S}$ - $70^{\circ}18'14''\text{O}$ -2392 m.s.n.m.), con una temperatura media anual de $7,5^{\circ}\text{C}$; y Antuco, Región del Biobío ($37^{\circ}28'32''\text{S}$ - $71^{\circ}19'10''\text{O}$ -1409 m.s.n.m.), con una temperatura media anual de 5,9 (Figura 1, Anexo 1).

Las capturas se realizaron de forma manual mediante el “Protocolo para el control de enfermedades infecciosas en Anfibios durante estudios de campo” (Lobos *et al.* 2012). Se colectó un total de 31 individuos adultos los cuales fueron transportados en cajas acondicionadas al Laboratorio de Ecofisiología de Herpetozoos de la Universidad de Concepción, Campus Los Ángeles (Figura 2) y fueron sometidos a un período de cuarentena previo a la experimentación.

1.2 Cautiverio y aclimatación:

Durante el período de cautiverio se dispuso de grupos compuestos por cinco individuos en acuarios grupales de 40 cm de ancho x 42 cm de largo y 35 cm de alto. Estos fueron provistos de condiciones similares a las de sus hábitats y se alimentaron *ad libitum* cada tres días con una dieta compuesta de tebos, lombrices y tenebrios. Para su identificación individual se marcó cada anfibio mediante el uso de elastómeros en la zona ventral e intermembranal de las extremidades posteriores de acuerdo al protocolo del Northwest Marine Technology (2008).

Se utilizaron dos temperaturas de aclimatación, 20°C y 10°C, las cuales corresponden a temperaturas registradas en condiciones de campo con un régimen de fotoperíodo 10 horas luz y 14 horas oscuridad.

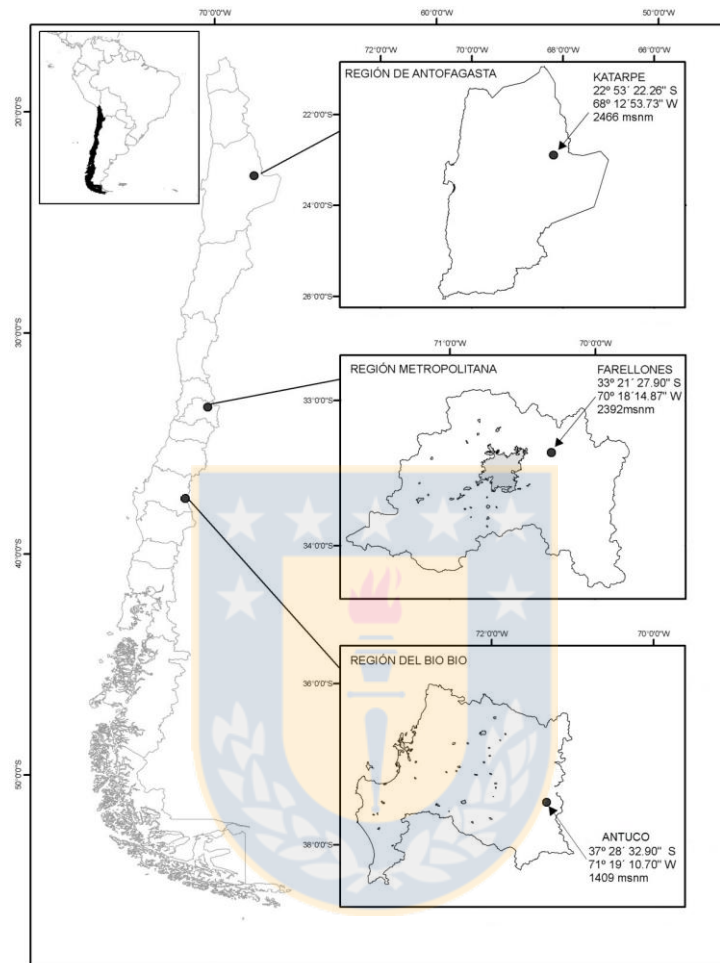


Figura 1. Áreas de captura de los ejemplares de *R. spinulosa* para los estudios de fisiología térmica.



Figura 2. *R. spinulosa*: capturados en el norte (A.) centro (B.) y sur (C.) de Chile.

1.3 Experimentación y recolección de datos de laboratorio:

Previo a cada experimento se midió la longitud hocico-cloaca de cada ejemplar con un calibre digital de precisión 0.01mm y se registró su masa en una balanza digital de precisión 0.01g. (Ceí 1962). Además, durante la experimentación se mantuvieron las condiciones adecuadas de humedad para evitar la deshidratación de los organismos, utilizando papel filtro humedecido o recipientes con agua. La T_c se registro mediante un termómetro láser (Fluke 62 mini IR thermometer, 0,1°C de precisión) en el dorso del animal.

Temperatura corporal experimental ($T_{c_{exp}}$) y termorregulación: Se registró durante quince días la Temperatura corporal experimental ($T_{c_{exp}}$) de cada individuo, la cual corresponde a la temperatura del cuerpo determinada en condiciones experimentales a una temperatura ambiental constante (Nova 2010) y adicionalmente la Temperatura ambiental del sustrato (T_{a_s}) con un termómetro láser y la Temperatura ambiental del aire (T_{a_a}) con un termómetro digital (Checktempt 0.1°C de precisión).

Temperatura corporal Seleccionada ($T_{c_{sel}}$): es un rango de temperaturas más restringido, que se determina en un gradiente de temperatura artificial en el laboratorio, donde los anfibios no tienen restricciones para termorregular y su promedio ha sido propuesto como la temperatura óptima de funcionamiento (Labra & Vidal 2003). Para determinarla se utilizó un gradiente térmico a partir de una estructura de metal termo-sellada de 195 cm de largo, por 60 cm de ancho y 56 cm de alto dividido en cuatro carriles de 15 cm aproximadamente separados por una malla metálica que permite el flujo de calor de forma homogénea entre los diferentes carriles. La superficie consistió en una base de material de acrílico transparente y sobre él se cubrió con gravilla. Bajo esta superficie se colocó un sistema de humedad mediante la conexión de recipientes plásticos con agua para evitar la deshidratación de los individuos. La tapa del gradiente consistió en una superficie de material de acrílico transparente, para

evitar que el calor se disipara fuera del sistema. Además, bajo esta cubierta se instaló un sistema de fotoperíodo a fin de mantener las condiciones instauradas en el cautiverio (Anexo 2).

Para establecer el gradiente térmico, se calentó un extremo del gradiente con una estufa eléctrica y se enfrió el otro extremo con una bomba de refrigeración. El rango promedio de temperaturas del sistema comprendió desde los $9,27 \pm 2,09^{\circ}\text{C}$ a $30,63 \pm 2,40^{\circ}\text{C}$. La toma de datos se realizó simultáneamente para cuatro individuos, uno en cada carril. Los animales se colocaron en el centro de cada carril en la mañana y luego de cinco horas se registró la $T_{c_{sel}}$ de cada uno y el rango del gradiente térmico. Este mismo procedimiento se repitió a las seis y siete horas de haber iniciado el experimento, lo que corresponde a la $T_{c_{sel}}$ inicial, $T_{c_{sel}}$ media y $T_{c_{sel}}$ final, respectivamente. La media de esos tres valores corresponde a la $T_{c_{sel}}$ de los organismos (Castañeda *et al.* 2004). Además, se determinaron las modas para cada localidad a ambas temperaturas de aclimatación para identificar las temperaturas y rangos más seleccionados.

Temperatura Crítica máxima ($TC_{m\acute{a}x}$): corresponde a la temperatura más alta que puede ser tolerada por un organismo. Se calculó en base al protocolo de Sanabria y Quiroga (2011), para lo cual se sometió a cada individuo al interior de un vaso precipitado de 2000 ml con papel filtro humedecido en un baño termostático YCW-01 con un ascenso gradual de temperatura (aproximadamente 1°C cada treinta segundos) desde la temperatura de aclimatación inicial. Se registró la temperatura del dorso con termómetro láser cada treinta segundos.

Temperatura Crítica mínima ($TC_{m\grave{a}n}$): Es la temperatura más baja del cuerpo que puede ser tolerada por un organismo. Esta se calculó de forma análoga a la anterior, sometiendo al espécimen a un descenso gradual de temperatura en un congelador y registrando la T_c cada dos minutos (Sanabria & Quiroga 2011). La fase experimental de las $TC_{m\acute{a}x}$ y $TC_{m\grave{a}n}$ duró hasta que el individuo perdió el

reflejo de voltearse, correspondiendo las temperaturas corporales a su $TC_{m\acute{a}x}$ y $TC_{m\acute{i}n}$ respectivamente (Brooks & Sassman 1965, Labra *et al.* 2001).

Rango de Tolerancia Térmica (RTT): Es el rango de temperaturas delimitado por la $TC_{m\acute{i}n}$ y $TC_{m\acute{a}x}$ que pueden ser toleradas por un organismo (Cowles & Bogert 1944). Se calculó como la diferencia entre la $TC_{m\acute{i}n}$ y $TC_{m\acute{a}x}$ ($RTT=TC_{m\acute{a}x}-TC_{m\acute{i}n}$).

Tasa de calentamiento (T_{cal}): Corresponde al tiempo que los individuos necesitan para calentarse de $15^{\circ}C$ a $35^{\circ}C$ (Vences *et al.* 2002). Se utilizó un baño termorregulado a una temperatura constante aproximadamente de $43^{\circ}C$ y se ubicó el espécimen dentro de un vaso precipitado con papel filtro humedecido. Se registró la T_c del dorso mediante un termómetro láser cada treinta segundos hasta que alcanzaron la temperatura corporal de $35^{\circ}C$.

Tasa de enfriamiento (T_{enfr}): Es el tiempo que un organismo necesita para enfriarse desde $35^{\circ}C$ a $15^{\circ}C$ (Vences *et al.* 2002). Luego de realizar la experiencia anterior (T_{cal}), se procedió a ubicar al individuo junto con el vaso precipitado en la parte no congelante de un refrigerador a temperatura constante aproximadamente de $8^{\circ}C$. Se registró la T_c cada dos minutos mediante un termómetro láser hasta que esta descendió a $15^{\circ}C$.

Posteriormente, las tasas de calentamiento y enfriamiento anteriormente mencionadas se transformaron en constantes de tiempo térmico ($\tau = \tau$) de calentamiento (τ_{cal}) y de enfriamiento (τ_{enfr}) respectivamente. Esta fue derivada de la pendiente de la gráfica del $\ln (T_c - T_a)$ como función del tiempo, donde T_c es la temperatura corporal, T_a la temperatura del ambiente ($T_a (T_{cal}): 43^{\circ}C$; $T_a (T_{enfr}): 8^{\circ}C$) y $b = -0,4343 / \tau$ (Cossins & Bowler 1987).

1.4. Análisis estadístico:

Para evidenciar diferencias significativas de la temperatura de aclimatación y de la procedencia geográfica en los parámetros térmicos de *R. spinulosa* se utilizaron los software

estadísticos SPSS versión 13 e InfoStat/E versión 2012 (Di Rienzo *et al.* 2012). Además para el análisis de ancova no paramétrica se utilizó el paquete `sm ancova` en software R (Bowman & Azzalini 2014). Se verificó la homocedasticidad y normalidad de los datos y se realizaron los test no paramétricos de Kruskal-Wallis para observar diferencias significativas entre las distintas localidades, test de Wicolxon para verificar diferencias en los parámetros térmicos a distintas temperaturas de aclimatación, ancova no paramétrica utilizando la masa y tamaño corporal como covariables, coeficiente de correlación de Spearman que indica el grado o la cuantía en que varían conjuntamente dos variables medidas en nivel ordinal y finalmente, se realizó una predicción con el análisis de regresión lineal múltiple (Draper & Smith 1998).

2. Modelación del nicho ecológico de *R. spinulosa* en Chile mediante el enlace correlativo

2.1. Registro de datos de distribución de *R. spinulosa*:

Los registros históricos de distribución para *R. spinulosa* se descargaron de “La Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN)” (Version 2014.3). Además, estos fueron corroborados y complementados mediante la búsqueda exhaustiva en la literatura, registros de catálogos en las colecciones del Museo de Historia Natural de Santiago y el Museo de Zoología de la Universidad de Concepción. Finalmente las coordenadas geográficas de cada registro que no se obtuvieron mediante las formas anteriormente mencionadas, fueron obtenidas por medio de un GPS y Google Earth (Anexo 3).

2.2. Obtención de los datos climáticos (Escenario actual):

Los datos climáticos actuales para Chile se obtuvieron de la base de datos WorldClim versión 1.4 (www.worldclim.org). En el cual se registraron las condiciones entre 1950 y 2000, cuyos archivos corresponden a las 19 variables bioclimáticas BIOCLIM (Hijmans *et al.* 2005) a una resolución de celda de 30 arcosegundos (equivalente a 1km²).

Estas variables bioclimáticas representan tendencias anuales de temperatura (promedio anual y precipitación anual), de estacionalidad (rangos de temperatura y precipitación) y factores extremos o limitantes ambientales (temperatura del mes más frío y más caliente y precipitación en los trimestres más húmedos y más secos) (Phillips *et al.* 2006).

Los datos ambientales de aridez y de evo-transpiración se obtuvieron de la base de datos The CGIAR Consortium for Spatial Information (CGIAR-CSI) (<https://perswww.kuleuven.be>) usando la misma resolución de celda y condiciones entre 1950 y 2000 de las variables bioclimáticas. Estos archivos corresponden a: Potencial de Evo-Transpiración (PET), Índice de Aridez (AI) y Actual Evo-Transpiración (AET) (Tabla1).

Código	Variable ambiental
BIO1*	Temperatura promedio anual
BIO2*	Rango medio diurno (temp max-temp min; promedio mensual)
BIO3*	Isotermalidad (BIO1/BIO7) *100
BIO4	Estacionalidad de temperatura (coeficiente de variación)
BIO5*	Temperatura máxima del período más caliente
BIO6	Temperatura mínima del período más frío
BIO7*	Rango anual de temperatura (BIO5-BIO6)
BIO8	Temperatura media en el trimestre más lluvioso
BIO9	Temperatura promedio en el trimestre más seco
BIO10	Temperatura promedio en el trimestre más caluroso
BIO11	Temperatura promedio en el trimestre más frío
BIO12	Precipitación anual
BIO13	Precipitación en el período más lluvioso
BIO14	Precipitación en el período más seco
BIO15*	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)
BIO16	Precipitación en el trimestre más lluvioso
BIO17	Precipitación en el trimestre más seco
BIO18*	Precipitación en el trimestre más caluroso
BIO19	Precipitación en el trimestre más frío
PET*	Potencial de evotranspiración
AI	Índice de aridez
AET	Actual evotranspiración

Tabla 1. Variables ambientales de Worldclim y de CGIAR-CSI utilizadas para la modelación de nicho ecológico de *R.spinulosa*. Donde (*) fueron utilizadas para la modelación de nicho ecológico correlativo.

2.3. Procesamiento de info-georeferenciada:

Las capas climáticas correspondientes al tiempo actual fueron restringidas al territorio chileno continental utilizando el software ArcGis 9.3 (<http://www.esri.com/software/arcgis>).

2.4. Selección de las variables bioclimáticas:

Se utilizó el software MaxEnt para crear un promodelo o corrida de prueba en la cual se consideraron todas las variables bioclimáticas y se seleccionaron aquellas variables que presentaban un mayor valor de contribución porcentual (Kumar & Stohlgren 2009, Khanun *et al.* 2013) (Anexo 4).

2.5. Modelo de distribución de especies:

Se utilizó un modelo de máxima entropía dado que para *R. spinulosa* no existe información sobre datos de ausencia en ciertos lugares, lo que puede obstaculizar la identificación de nuevas áreas adecuadas para su presencia (Pearson *et al.* 2007).

Este modelo permite identificar los factores ambientales relacionados con la distribución y localización de las zonas con mayor probabilidad de ocurrencia de una especie. Para ello se utilizó el software MaxEnt versión 3.3.3k (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>), considerado particularmente adecuado frente a la información ruidosa o escasa como es típico de los datos sobre la presencia de especies (Phillips *et al.* 2006).

Se seleccionó un umbral de convergencia de 10^{-5} con 1000 interacciones como un límite superior para cada corrida. Se evaluó el rendimiento predictivo del MNE mediante el área bajo la curva (AUC), que indica la capacidad de discriminación de presencia (sensitividad) versus la capacidad de discriminación de una ausencia (especificidad) cuyos valores deben oscilar entre 0,5 y 1,0 (Phillips *et al.* 2004, Phillips *et al.* 2006) y la prueba de Jackknife que indica la contribución relativa de cada variable bioclimática en el modelo final (Phillips *et al.* 2006). La información que este análisis permite,

es evidenciar los requerimientos ecológicos de la especie y que probablemente determinan su propia área de distribución potencial.

Se determinó un 25% de datos para entrenamiento (“Random test porcentaje”), donde el algoritmo selecciona al azar un 25% de los puntos de presencia para ser evaluados. Con la misma entrada de datos, se desarrollan diez modelos de predicción independientes, puesto que MaxEnt produce resultados de alguna forma diferentes de una corrida a la siguiente. Se utilizó un análisis de “crossvalidate”, el cual selecciona para cada réplica el 25% de los puntos de presencia de forma aleatoria.

Finalmente de los diez modelos creados por MaxEnt para el escenario climático evaluado, se elige aquel en el cuál el AUC de la prueba de datos (0,959) y de entrenamientos (0,951) fue más homogéneo (Phillips *et al.* 2006, Ibarra-Montoya *et al.* 2010). El mapa de idoneidad que entrega corresponde al modelo más cercano referido a las zonas donde la especie fue predicha como presente, con valores que van de 0 a 1 (Tabla 2), indicando la probabilidad de encontrar las condiciones apropiadas para la especie en un área geográfica determinada.

Categoría	Valores de AUC
Excelente	>0.90
Buena	>0.80 <0.90
Aceptable	>0.70 <0.80
Mala	>0.60 <0.70
No válida	>0.50 <0.60

Tabla 2: Categorías de clasificación del modelo MaxEnt, de acuerdo al análisis de AUC (Scheldeman & Van Zonneveld 2011).

3. Modelación del nicho ecológico de *R. spinulosa* mediante el enfoque mecanicista.

Se modeló el nicho térmico fundamental de la especie basando en la $T_{c_{sel}}$ puesto que esta temperatura se considera “la meta” de T_c (Scheers & Van Damme 2002) o un índice de las temperaturas óptimas (Huey & Slatkin 1976, Huey 1982), esto basado en que muchos procesos

fisiológicos y conductuales se optimizan próximos a $T_{c_{sel}}$ (Dawson 1975, Angilletta *et al.* 2002, Blouin-Demers *et al.* 2003). Así mismo, no se utilizó para este modelo los parámetros $TC_{máx}$, $TC_{mín}$ y RTT porque la especie presenta un rango muy amplio lo cual implicaba considerar prácticamente todo el territorio chileno como potencial para su distribución. Por tanto, para lograr establecer estimaciones de la distribución potencial de *R. spinulosa* en Chile mediante el enfoque mecanicista, las $T_{c_{sel}}$ de cada individuo analizado se ordenaron en una tabla de frecuencias (Canals *et al.* 2014).

Puesto que las temperaturas de $T_{c_{sel}}$ obtenidas se encontraban en números decimales, se asignaron rangos de $T_{c_{sel}}$, es decir, cada rango corresponde a un valor entero de temperatura. Posteriormente, a cada rango de $T_{c_{sel}}$ se le asigna su frecuencia de elección de temperatura correspondiente (T) y luego traducidas a probabilidad de elección (p), obteniendo la relación $p = f(T)$. De esta forma, se obtuvo la probabilidad de uso para cada temperatura, donde aquel rango que presentaba el mayor número de frecuencias (moda) se le asigna la probabilidad máxima (1) y todas las demás probabilidades fueron relativizadas a esta (se dividió cada rango de frecuencias por el valor de la frecuencia mayor) (Figura 17).

En base a las $T_{c_{sel}}$ obtenidas se seleccionó un mapa de temperaturas ambientales, que corresponde a “Temperatura máxima del período más caliente” (Bio5) del escenario actual (figura 3, Tabla 1) y presenta un rango de temperaturas máximas desde los $-0,6^{\circ}C$ a $31,5^{\circ}C$. Esta capa bioclimática fue seleccionada por sobre las otras porque representa las temperaturas más cálidas preferidas por los individuos analizados en base a las $T_{c_{sel}}$ obtenidas en condiciones de laboratorio y que se relacionan además con el período en el cual los individuos se encuentran principalmente activos para la obtención de alimento (Mella 2006, Gutiérrez *et al.* 2008). Finalmente, mediante el software Arcmap 10 a cada temperatura de esta capa bioclimática se le asignó el mismo valor de probabilidad de las $T_{c_{sel}}$ obtenidas en el laboratorio, obteniéndose un mapa modelo que representa las probabilidades de uso térmico por parte de esta especie.

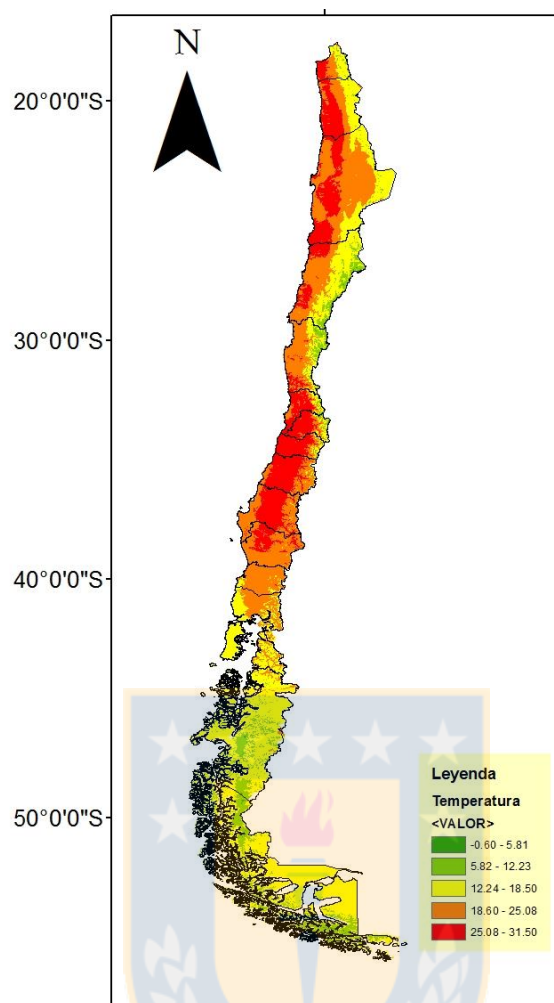


Figura 3: Mapa de la capa bioclimática temperatura máxima del período más caliente (Bio5) del escenario actual.

4. Enlace del enfoque mecanicista en el modelo de nicho ecológico correlativo.

Los modelados de nicho ecológico correlativos no exploran los mecanismos que subyacen a los procesos biológicos, por lo que es difícil predecir los cambios fuera del gradiente ambiental donde se formó el modelo (Martínez *et al.* 2014). En este estudio se combinaron ambos enfoques para proporcionar predicciones más sólidas. Para ello, se contrastaron en el programa ArcMap 10 los mapas obtenidos de ambos enfoques y los datos de registro de presencia para obtener un mapa producto que contemplara una aproximación de lo que es el nicho real y fundamental de *R. spinulosa* en Chile.

RESULTADOS

1. Análisis de los parámetros fisiológicos térmicos de *R. spinulosa*

1.1. $T_{c_{exp}}$ y comportamiento térmico en laboratorio:

Los individuos de *R. spinulosa* mostraron diferencias significativas entre las localidades estudiadas a nivel de masa ($H = 269,80$; $P < 0,0001$) y tamaño corporal ($H = 211,52$; $P < 0,0001$), estableciendo que los animales provenientes del centro fueran significativamente más grandes que los del norte y sur de Chile, con un tamaño promedio de $82,65 \pm 7,74$ mm y una masa de $76,67 \pm 8,08$ grs (Anexo 5). Junto a esto se determinó una alta correlación en las variables de masa y tamaño corporal ($r_s = 0,846$, $P = 0,001$) por lo cual, sólo se utilizó una de estas como covariable en los análisis posteriores.

La temperatura corporal en condiciones experimentales ($T_{c_{exp}}$) de *R. spinulosa* presentó un promedio significativamente menor en la localidad del norte ($H = 13,77$; $P > 0,001$) y un promedio similar entre las localidades del centro y sur, donde este último mostró un rango mayor ($16,60^\circ\text{C}$ - $25,40^\circ\text{C}$) (Figura 4, Anexo 6).

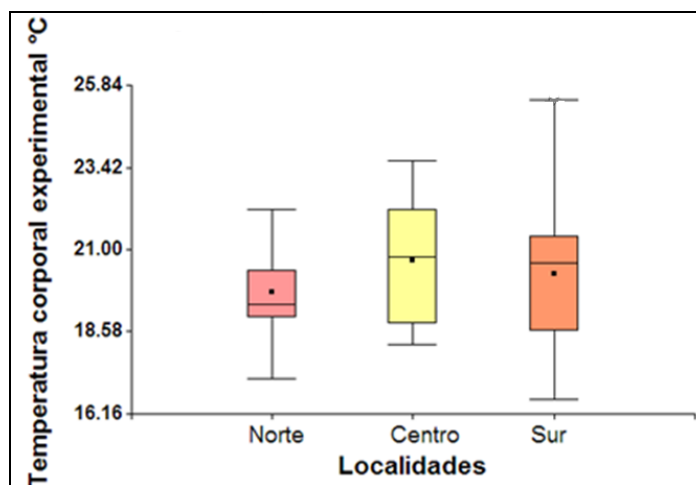


Figura 4. Temperatura corporal experimental ($T_{c_{exp}}$) de *R. spinulosa* para las localidades norte, centro y sur de Chile.

El análisis de correlación de Spearman indicó una alta, positiva y significativa correlación para las tres poblaciones estudiadas entre la $T_{c_{exp}}$ vs T_{a_s} (norte: $r_s=0,946$; centro: $r_s=0,936$; sur: $r_s=0,940$; $P=0,01$) y entre la $T_{c_{exp}}$ vs T_{a_a} (norte: $r_s=0,739$; centro: $r_s=0,943$; sur: $r_s=0,886$; $P=0,01$). Además, el cálculo de la pendiente de regresión lineal múltiple predice que los cambios producidos en la $T_{c_{exp}}$ dependerán de los cambios producidos tanto en la T_{a_s} como de la T_{a_a} lo que revela que en condiciones de laboratorio los adultos de *R. spinulosa* estudiados presentaron un comportamiento termoconformista, con una termorregulación tanto tigmotérmica como heliotérmica (Figura 5).

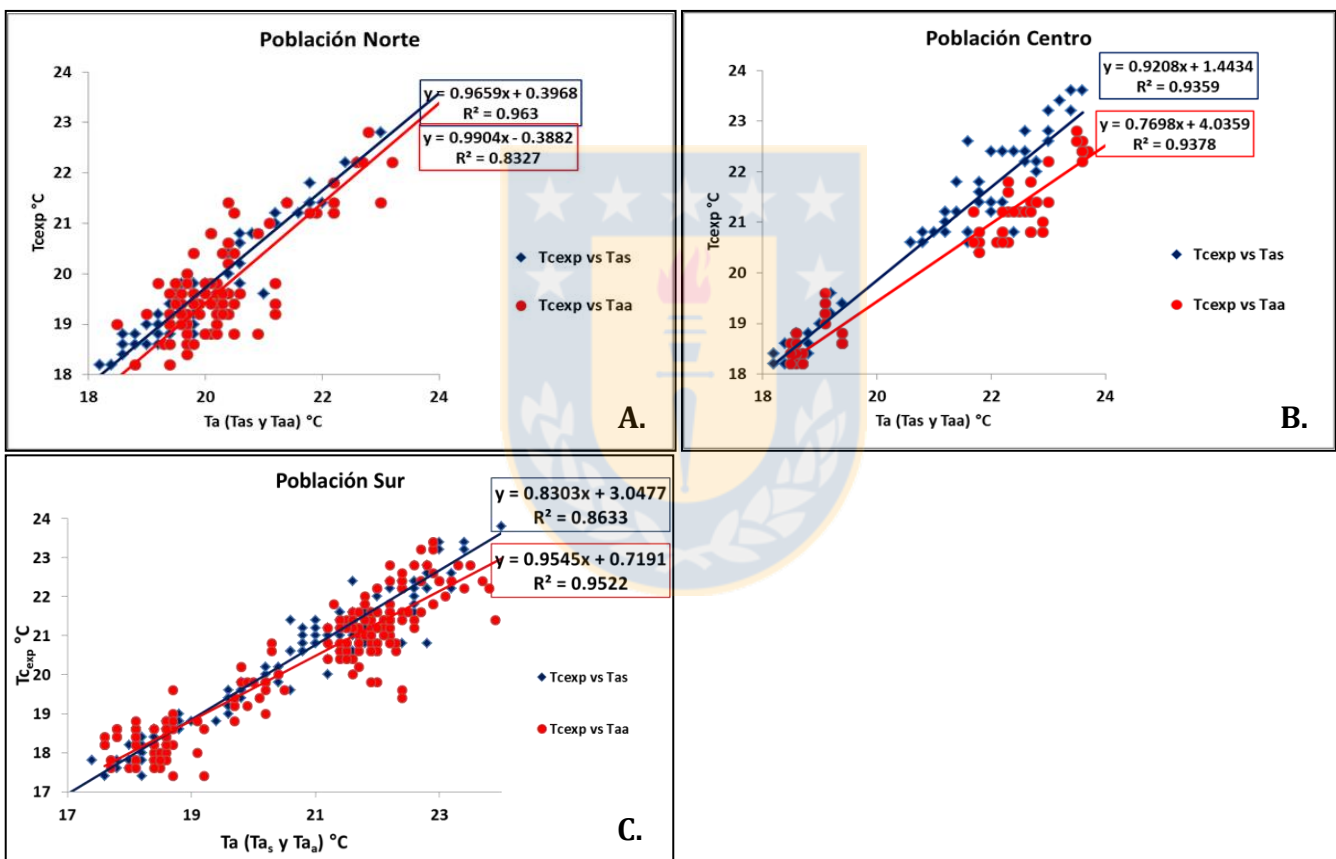


Figura 5. Relación entre la Temperatura ambiental del sustrato en rombo azul (T_{a_s}) y del aire en círculo rojo (T_{a_a}) vs la Temperatura corporal experimental ($T_{c_{exp}}$) de las poblaciones norte (A.) centro (B.) y sur (C.) de *R. spinulosa*.

1.2 Temperatura corporal ($T_{c_{sel}}$) seleccionada o de preferencia.

Se determinó que las $T_{c_{sel}}$ a una aclimatación de 10°C fueron mayores que a una aclimatación de 20°C . Así, las temperaturas que con mayor frecuencia se seleccionaron de norte a sur fueron $23,2^{\circ}\text{C}$, $22,6^{\circ}\text{C}$ y $22,4^{\circ}\text{C}$ durante la aclimatación de 10°C y $19,6^{\circ}\text{C}$, $19,8^{\circ}\text{C}$ y $22,6^{\circ}\text{C}$ al ser aclimatados a 20°C . Al considerar las $T_{c_{sel}}$ de las tres localidades a ambas temperaturas de aclimatación, la temperatura con mayor frecuencia fue los $22,4^{\circ}\text{C}$.

La $T_{c_{sel}}$ presentó un promedio sobre los 23°C en las tres localidades cuando fueron aclimatados a 10°C , donde el promedio mayor lo obtuvo la localidad del norte. No obstante, durante la aclimatación de 20°C , la localidad del norte presentó un promedio significativamente menor (Figura 6, Anexo 8). Sólo se observó un efecto significativo en de la temperatura de aclimatación frente a este parámetro térmico en la localidad del norte y sur (Anexo 7).

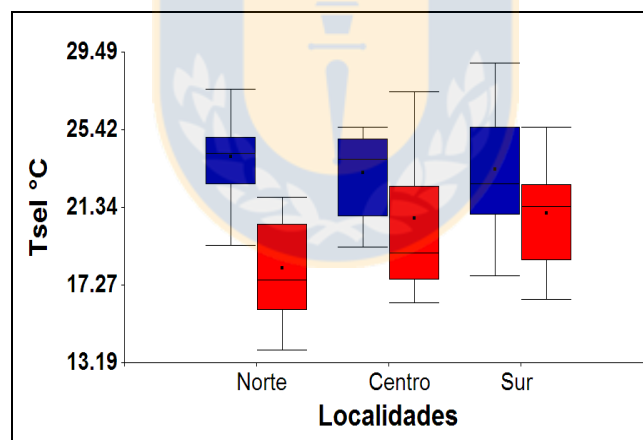


Figura 6. Temperatura corporal ($T_{c_{sel}}$) seleccionada de *R. spinulosa* de las localidades norte, centro y sur. En azul: aclimatación a 10°C y en rojo a 20°C .

1.3. Tolerancias Térmicas.

La tolerancia térmica de *R. spinulosa* está determinada en base a las $TC_{m\acute{a}x}$ y $TC_{m\acute{i}n}$ que la especie es capaz de soportar antes de perder la capacidad fisiológica refleja de voltearse (Brooks & Sassman 1965, Labra *et al.* 2001).

Los resultados de este estudio revelan que a partir de éstos parámetros ($TC_{m\acute{a}x}$ y $TC_{m\acute{i}n}$) el RTT de la especie para cada localidad en estudio fue muy amplio y se ubicó por sobre los $37^{\circ}C$ (Anexo 8). En este sentido, la localidad del norte se diferenció significativamente por presentar el mayor RTT de las tres localidades y evidenciar el efecto de la temperatura de aclimatación sobre este parámetro (Anexo 7). De esta manera, frente a un aumento de $10^{\circ}C$ en la temperatura de aclimatación el RTT aumentó de forma significativa aproximadamente $0,9^{\circ}C$ (Figura 7)

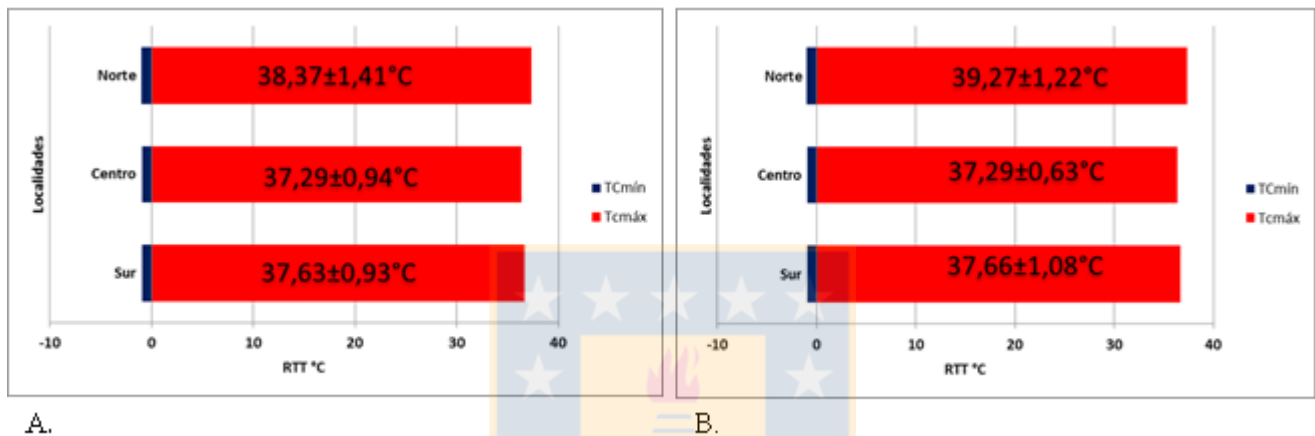


Figura 7. Rango de Tolerancias Térmicas (RTT) de *R. spinulosa* de las localidades norte, centro y sur. En A: aclimatación a $10^{\circ}C$ y B: aclimatación a $20^{\circ}C$.

Esto muestra la gran capacidad de esta especie para tolerar temperaturas muy altas donde el promedio de $TC_{m\acute{a}x}$ presentó valores muy elevados, sobre los $36^{\circ}C$, con un rango entre los $34,6^{\circ}C$ a $41,4^{\circ}C$. En este parámetro, la localidad del norte tolera en promedio $TC_{m\acute{a}x}$ mayores en comparación con las otras localidades de latitud mayor, esto permitió diferenciarla significativamente a ambas temperaturas de aclimatación. Por otro lado, las localidades del centro y sur sólo presentaron diferencias significativas entre sí durante la aclimatación de $20^{\circ}C$ (Anexo 7), en la cual, la localidad del sur presentó una mayor dispersión en los valores de $TC_{m\acute{a}x}$ (Figura 8, Anexo 8).

El análisis del efecto de la temperatura de aclimatación frente a las $TC_{m\acute{a}x}$ sobre cada población permitió reconocer un efecto significativo sólo en la localidad del norte, donde al ser aclimatados a una temperatura mayor, la $TC_{m\acute{a}x}$ aumento de $37,36 \pm 1,32^{\circ}C$ a $38,11 \pm 0,99^{\circ}C$ (Figura 8, Anexo 7).

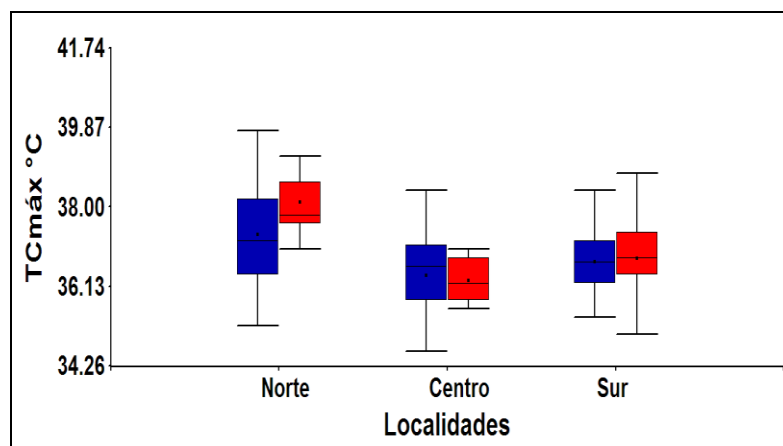


Figura 8. Temperatura Crítica máxima ($TC_{máx}$) en adultos de *R. spinulosa* de localidades del norte, centro y sur de Chile. En azul: aclimatados a 10°C y en rojo: aclimatados a 20°C.

Además de tolerar altas temperaturas, los resultados indican que los adultos de *R. spinulosa* analizados toleran en promedio $TC_{mín}$ bajo los 0°C (Figura 9, Anexo 8). Sin embargo, el análisis a nivel de localidad y temperatura de aclimatación indica que aun cuando el norte tiende a diferenciarse, las pruebas estadísticas no revelan diferencias significativas (Anexo 7).

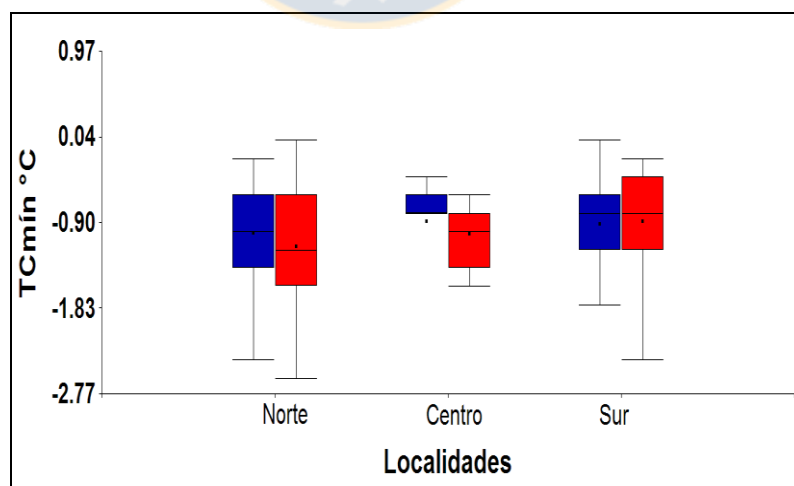


Figura 9. Temperatura Crítica mínima ($TC_{mín}$) en adultos de *R. spinulosa* de localidades del norte, centro y sur de Chile. En azul: aclimatados a 10°C y en rojo: aclimatados a 20°C.

1.4. Constantes de tiempo térmico:

El estudio de las constantes de tiempo térmico reveló un promedio diferente para cada localidad, evidenciando además el efecto de las temperaturas de aclimatación. En relación a la τ_{cal} , la localidad del norte presentó un promedio menor (Figura 10, Anexo 8), lo que significa que se calientan más rápido que los del centro y sur. Sin embargo, el análisis de ancova revela que en función de la masa y tamaño corporal no se evidencian diferencias significativas entre localidades. Por lo tanto, pese a las variaciones entre los promedios, éstos no son producto de la procedencia geográfica sino más bien al efecto de las covariables. Tampoco se observaron diferencias significativas en el promedio de este parámetro a diferente temperatura de aclimatación (Anexo 7). Pero existe una tendencia en la cual a mayor temperatura de aclimatación, mayor valor de τ_{cal} , es decir, que cuando los individuos fueron aclimatados a 20°C tardaron más en calentarse.

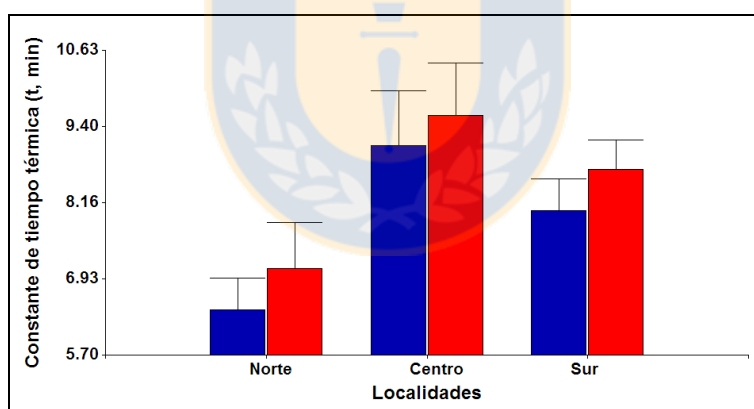


Figura 10. Constante de tiempo térmico de calentamiento (τ_{cal}) en adultos de *R. spinulosa* de localidades del norte, centro y sur de Chile. En azul: aclimatados a 10° y en rojo: aclimatados a 20°C.

Respecto a las τ_{enf} , los resultados indican que los individuos del norte se enfrían más rápido, especialmente cuando son aclimatados a 20°C, situación similar ocurre con los individuos del sur (Figura 11, Anexo 8), en cambio los individuos del centro presentan valores mayores de τ_{enf} , por lo cual, necesitan mayor cantidad de tiempo para enfriarse. Pese a las diferencias detectadas en dichas

localidades, el análisis ancova no evidenció diferencias significativas a nivel de procedencia geográfica. Por otro lado, en relación al efecto de la temperatura de aclimatación frente a este parámetro térmico, los resultados revelan que solo las localidades norte y sur presentaron diferencias significativas (Anexo 7), lo que podría indicar que estos individuos responden de forma más plástica frente a este parámetro.

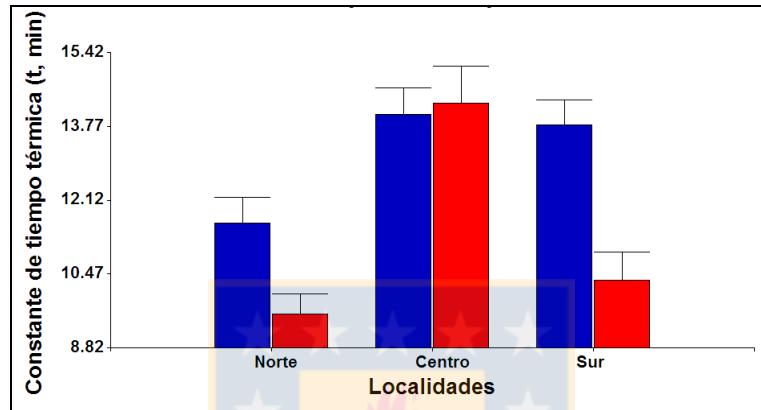


Figura 11. Constante de tiempo térmico de enfriamiento (τ_{enf}) en adultos de *R. spinulosa* de localidades del norte, centro y sur de Chile. En azul: aclimatados a 10°C y en rojo: aclimatados a 20°C.

2. Modelamiento de nicho ecológico:

2.1. Resultados de los datos de registro.

De los registros obtenidos en literatura y de las bases de datos, se obtuvo un total de 64 registros de presencias de *R. spinulosa* para ser usados en el modelamiento de nicho ecológico, a lo largo de Chile, distribuidos en ocho regiones del país, asociados principalmente a ambientes de altitud (Figura 12).

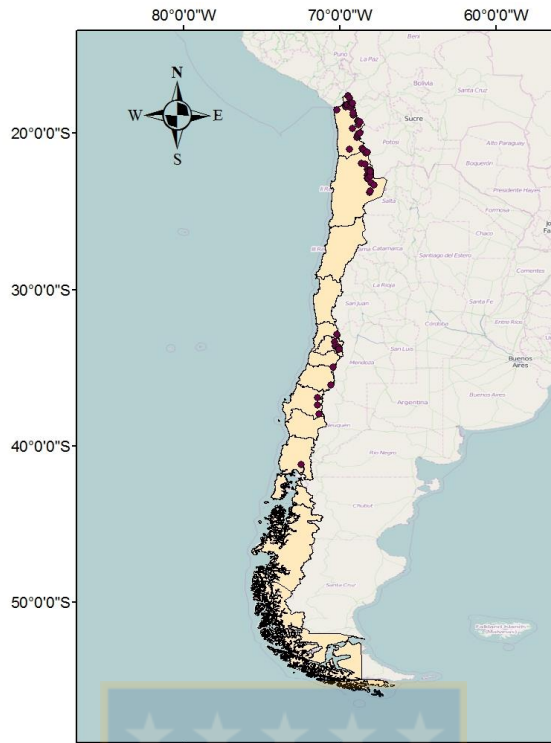


Figura 12: Registros de presencia de *R. spinulosa* en Chile.

2.2. Modelo de Máxima Entropía MaxEnt

De los 10 modelos (replicas) que generó MaxEnt para la distribución potencial actual de *R. spinulosa*, se seleccionó aquella en la cual la tasa de omisión en los puntos de entrenamiento se ajustaron con la tasa de omisión predicha (Figura 13).

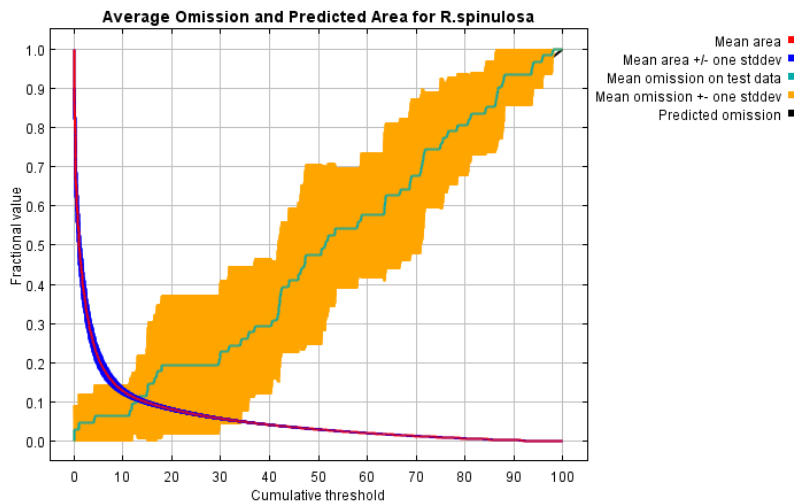


Figura 13: Tasa de omisión versus el área predicha para la distribución potencial actual en Chile de *R. spinulosa*.

La distribución potencial actual de *R. spinulosa* generó un AUC de 0.929 y una desviación estándar de 0.040. Esto indica que la habilidad para clasificar el modelo fue excelente (Tabla 2, Figura 14).

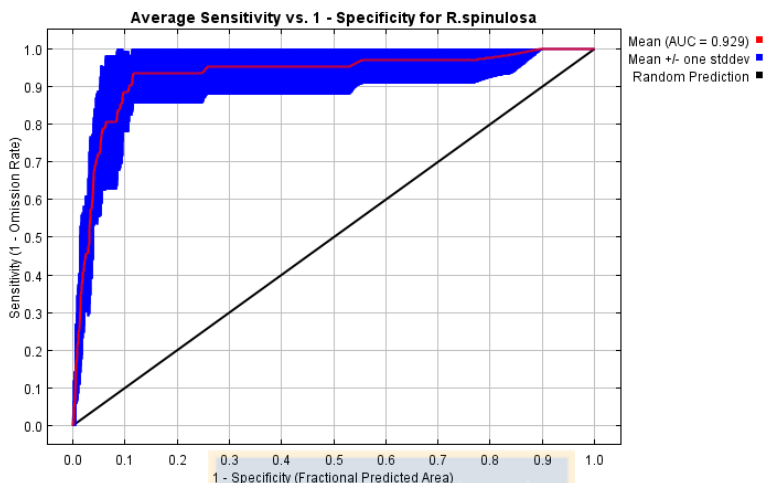


Figura 14: Curva operada por el receptor (ROC) que muestra la sensibilidad del modelo generado por MaxEnt comparando el área bajo la curva (AUC) de los datos de entrenamiento y los datos de prueba para el modelo de nicho ecológico de *R. spinulosa*.

De las ocho variables ambientales analizadas, las que más contribuyen al modelo final de la distribución potencial actual de *R. spinulosa*, fue el rango medio diurno (BIO 2 = temp max-temp min; promedio mensual) con un 71 % de aporte a la construcción del modelo entregado por MaxEnt, y la variable BIO7 con un 9,5% de contribución al modelo. La variable ambiental con menor poder de predicción para el modelo de distribución actual fue la BIO13 con un 2,3% (Tabla 3).

Variable	Contribución porcentual
BIO2	71
BIO7	9,5
BIO5	4,5
BIO18	3,8
BIO14	3,5
BIO15	2,9
PET	2,5
BIO13	2,3

Tabla 3: Porcentaje de contribución de las variables bioclimáticas en la modelación de la distribución potencial actual de *R. spinulosa*.

La prueba de Jackknife, indicó que la variable BIO7, rango anual de temperatura (BIO5-BIO6), es la que por sí misma aporta la mayor ganancia al modelo de MaxEnt según el gráfico AUC, de ganancia y del subconjunto de entrenamiento (Figura 15).

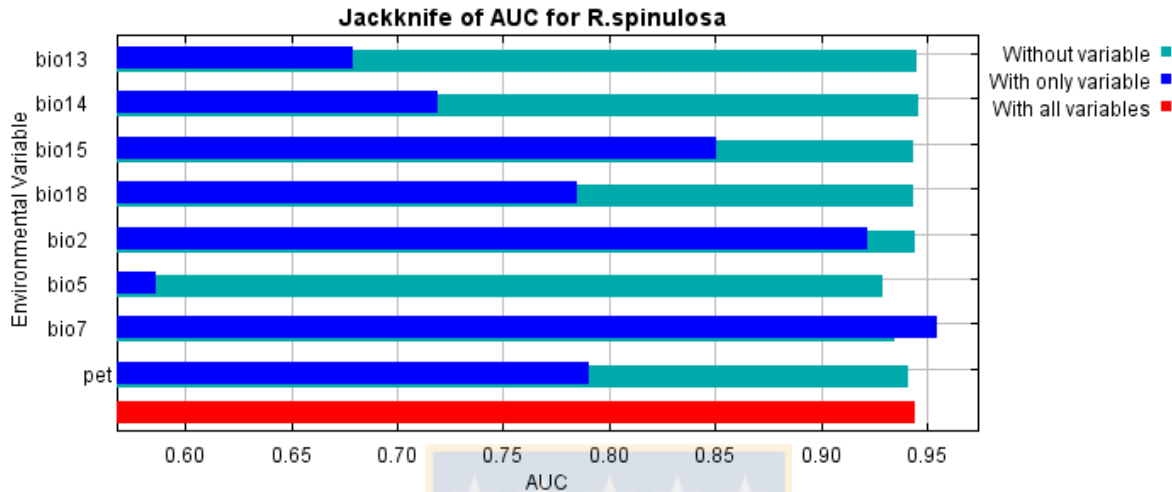


Figura 15: Contribución relativa de cada variable climática a la construcción del modelo MaxEnt, según la prueba de Jackknife de AUC para el modelo de distribución potencial actual de *R. spinulosa*.

Los resultados entregados por el modelo (Figura 16), sobre la distribución potencial actual, indican como zonas adecuadas para la distribución de *R. spinulosa* en la vertiente transoccidental de la cordillera de los Andes las siguientes regiones: Arica y Parinacota, Tarapacá, Antofagasta (en el centro de la región) presenta una idoneidad alta. Mientras que en la Región de Valparaíso, Metropolitana, Maule, Bio Bío y norte de la Región de la Araucanía, la idoneidad es media baja, a pesar de que existen datos previos de presencia de esta especie en dicho lugar, destacando que en la Región de B. O'Higgins, existen zonas puntuales con alta probabilidad de presencia (Figura 12, Anexo 3). Finalmente, en las demás regiones, considerando la depresión intermedia y costa de las mismas regiones mencionadas anteriormente, la idoneidad para la presencia de esta especie es baja.

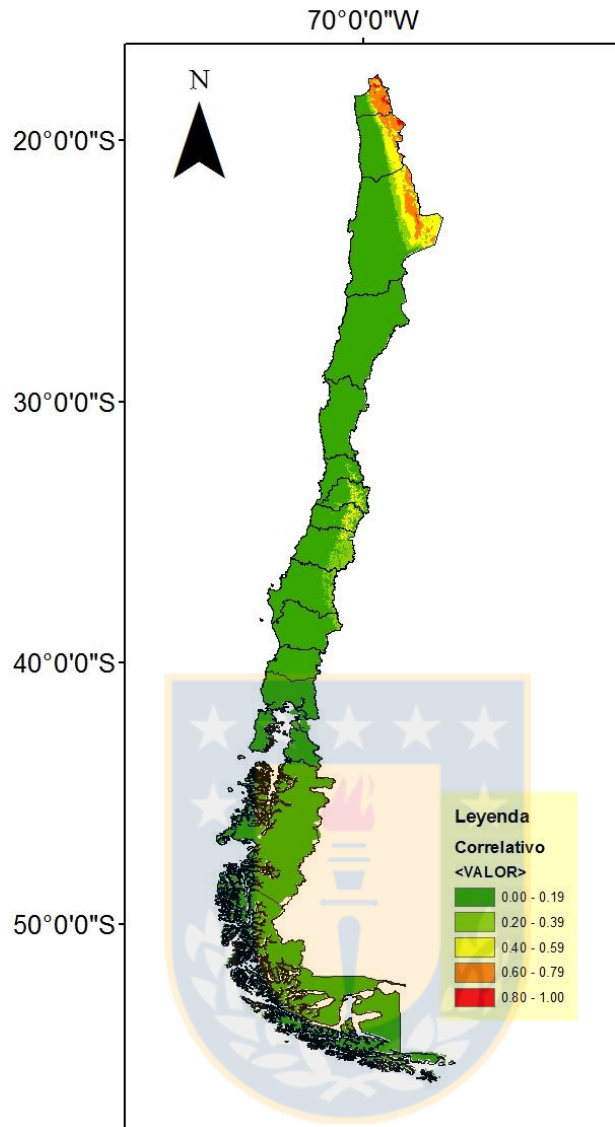


Figura 16: Modelamiento de nicho ecológico correlativo para *R. spinulosa*. Los colores indican la probabilidad de presencia que va de 0 (valor de presencia menor) a 1 (valor de máxima presencia).

3. Modelo de nicho ecológico mecanicista.

3.1. Frecuencia de temperaturas corporales seleccionadas ($T_{c_{sel}}$) y probabilidad de uso.

La mayor frecuencia de temperaturas seleccionadas se encontró en el rango de 22 a 22,9°C y en el rango de 23 y 23,9°C, que representan la probabilidad de uso de 1 y 0,92 respectivamente (Figura 17).

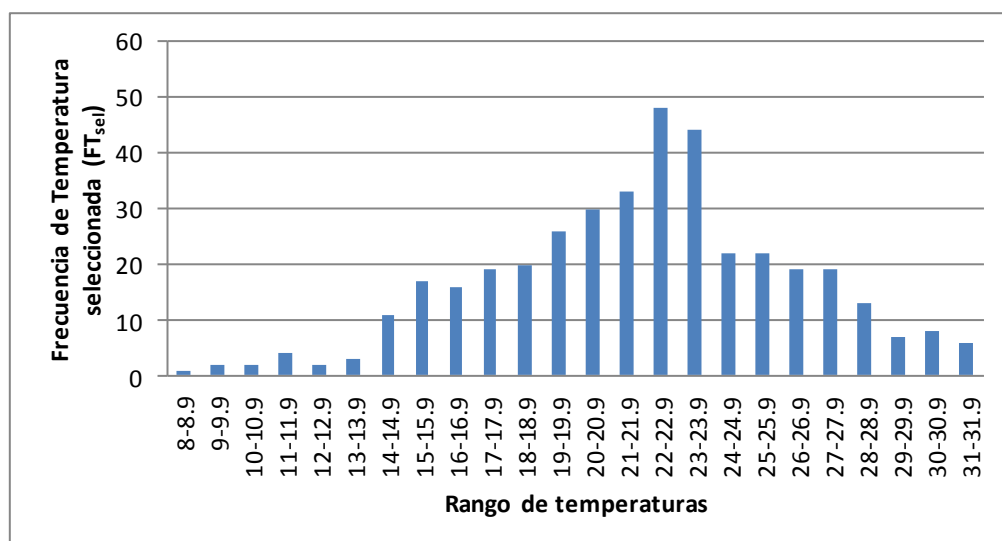


Figura 17. Frecuencia de $T_{c_{sel}}$ de *R. spinulosa* en Chile determinada en laboratorio.

3.2. Modelo de nicho ecológico térmico de *R. spinulosa* mediante el enfoque mecanicista.

De acuerdo a las $T_{c_{sel}}$ disponibles en el ambiente, los lugares con mayor probabilidad de presentar las temperaturas idóneas para *R. spinulosa* son aquellos ambientes donde la temperatura máxima del período más cálido se encuentra entre los 18°C y 25°C (Figura 5), las cuales se encuentran en la depresión intermedia cercanas a la zona cordillerana de la Región de Arica y Parinacota y Tarapacá. Aumentando hacia el este de la Región de Antofagasta y hacia la costa de las regiones posteriores en dirección latitud sur. Luego la mayor probabilidad se concentra en la zona cordillerana a partir del sur de la Región de Valparaíso hasta la Región de Los Lagos. Estos resultados revelan ambientes óptimos donde actualmente no se conocen registros de presencia de la especie e indicando con baja probabilidad de idoneidad aquellos en los cuales actualmente se distribuye (Figura 18).

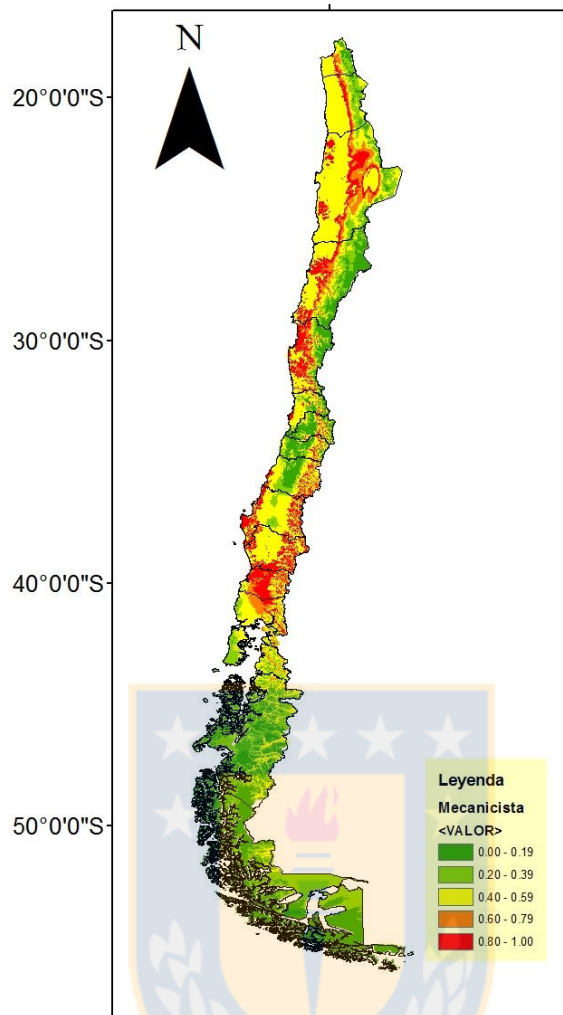


Figura 18: Modelamiento de Nicho Ecológico mecanicista para *R. spinulosa*. La figura indica los ambientes térmicos que de acuerdo a la $T_{c_{sel}}$ de la especie, podrían ser utilizados. Los colores indican la probabilidad de elección que va de 0 (valor de selección menor) a 1 (valor de máxima selección).

4. Enlace del enfoque mecanicista al modelo de nicho ecológico correlativo.

La superposición de los mapas correlativo y mecanicista generó un tercer mapa que indica las áreas potenciales de distribución de *R. spinulosa* que corresponden a la zona norte de Chile, que comprende la vertiente transoccidental de la cordillera de los Andes, desde Arica y Parinacota a la Región de Antofagasta y desde Valparaíso a la Región de Los Lagos. También se consideró idóneo el ambiente comprendido entre la depresión intermedia y la costa chilena de forma discontinua entre las Regiones de Antofagasta y Los Lagos.

En relación a la distribución real de la especie, esta coincide con los sitios detectados como idóneos (correlativo) y de mayor probabilidad de elección (mecanicista) por la especie, exceptuando dos localidades del norte de Chile que quedaron excluidas por el enlace de ambos modelos, estas son la localidad de Azapa (ubicada cercano a la costa de la Región de Arica y Parinacota) y Guatacondo (ubicada en la depresión intermedia de la Región Tarapacá) (Figura 19).

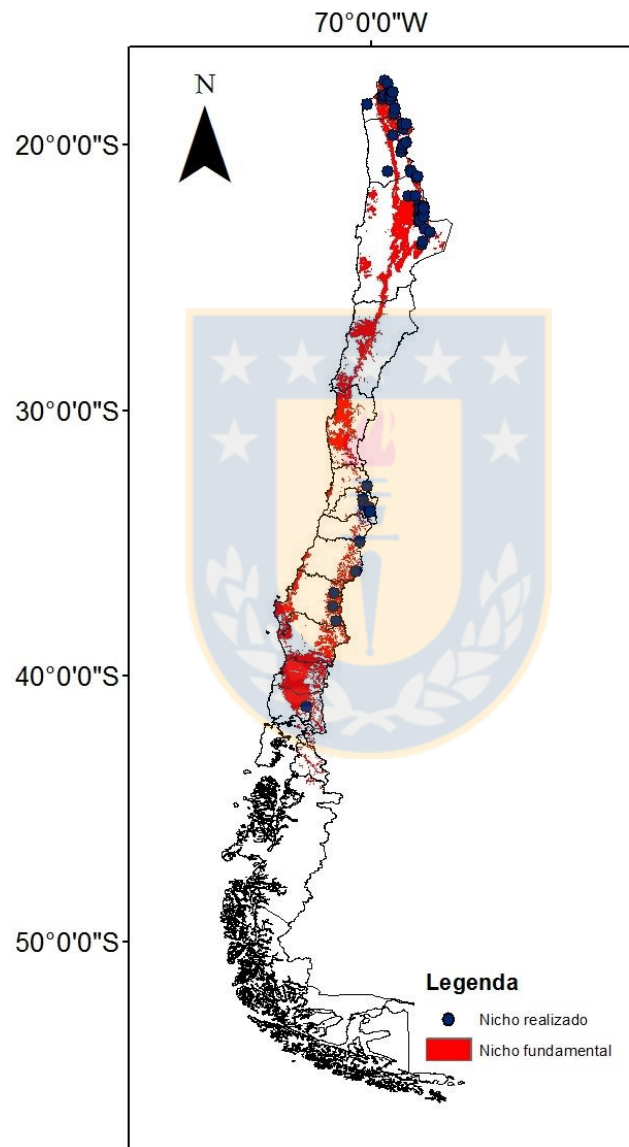


Figura 19: Enlace mecanicista al modelamiento de nicho ecológico correlativo. La figura indica una aproximación del nicho fundamental de *R. spinulosa* en Chile (color rojo) y del nicho real (círculos azules).

DISCUSIÓN

La posición geográfica de Chile con respecto a las zonas de altas presiones, la presencia del frente polar, la influencia del mar, los factores de latitud, altitud y el relieve hacen del país un ambiente altamente heterogéneo (Ministerio del Medio Ambiente 2011). Esto genera que poblaciones de la misma especie distribuidas ampliamente a nivel latitudinal presenten variaciones fenotípicas. Es así como los gradientes ambientales naturales ejercen una fuerte influencia en los patrones de variación dentro de las especies (Mizera & Meszéna 2003). Esta variación en el fenotipo puede estar determinada genéticamente, a través de la adaptación local, o debido a la variación ambiental, como la plasticidad fenotípica (Via & Lande 1985, Loeschcke *et al.* 2000, Conover & Schultz 1995).

Los parámetros térmicos de *R. spinulosa* mostraron diferencias principalmente para la localidad del norte, donde se determinó una variación significativa respecto a la procedencia geográfica y temperatura de aclimatación. En relación a la predicción de que la $TC_{m\acute{a}x}$ disminuye a medida que aumenta la latitud, los resultados de este estudio revelan que para los individuos de *R. spinulosa* analizados ésta se cumple parcialmente, ya que aunque el norte presenta la mayor $TC_{m\acute{a}x}$, el centro y sur presentan un promedio similar. Que los individuos del norte presentaran una mayor tolerancia probablemente se deba a una adaptación local de dicho rasgo producto de las presiones selectivas del ambiente en el que habita (Navas 1999), dado que en el norte los monitoreos realizados por la Dirección de Meteorología de Chile (2010) muestran que San Pedro de Atacama es una de las zonas con más altos índices de radiación ultravioleta y alcanzan valores extremos durante todo el año. Por otro lado, los promedios de este parámetro suelen mantenerse estables en las localidades del centro y sur, sin embargo, durante la aclimatación de los 20°C los individuos del centro presentaron una menor dispersión de estos valores, indicando que mantienen un valor de $TC_{m\acute{a}x}$ más estable.

La $TC_{m\acute{a}x}$ es influenciada por la temperatura de aclimataci3n, cuyo patr3n ha sido identificado en distintas especies de anfibios: anuros y salamandras (Hutchinson 1961, Hutchinson & Ferrance 1970). La exposici3n prolongada de los animales a distintas temperaturas de aclimataci3n, puede provocar cambios duraderos en la sensibilidad t3rmica y determinar en parte la resistencia a temperaturas extremas (Sinclair & Roberts 2005). Es por ello que los individuos del norte a mayor temperatura de aclimataci3n presentaron mayor tolerancia a $TC_{m\acute{a}x}$, lo que se traduce en una mayor plasticidad de este rasgo. Situaci3n que no se da en los del centro y sur ya que muestran un valor estable independientemente de la temperatura de aclimataci3n.

Es importante destacar que *R. spinulosa*, adem3s de tolerar temperaturas sobre los 36°C promedio, puede soportar temperaturas bajo los 0°C, situaci3n que tambi3n se da a nivel larval (Navas *et al.* 2010). Esta tolerancia a dichas temperaturas le permite habitar y estar activos en zonas de mayor latitud y altitud, donde predominan las bajas temperaturas lo que podr3a reflejarse en una alta capacidad de adaptaci3n t3rmica (Navas 1999, Smith & Smith 2007). Sin embargo, en este par3metro no se logra evidenciar lo descrito previamente en la literatura, ya que se esperaba que a mayor latitud y/o altitud incrementaran las $TC_{m\acute{i}n}$, puesto que la temperatura ambiental disminuye. En este sentido, las tres localidades analizadas presentaron una $TC_{m\acute{i}n}$ similar, lo cual podr3a deberse al efecto conjunto de la latitud con la altitud en sus respectivos h3bitats, lo que provee de condiciones similares entre las localidades (Navas 1999, Anguilleta 2009). Es probable que estos resultados se deban a un efecto compensatorio de la altitud por sobre la latitud, dado que las poblaciones del norte y centro est3n ubicadas a mayor altura respecto a la del sur, por lo que la especie no muestra la necesidad de modificar este rasgo t3rmico.

Esto permite establecer para *R. spinulosa* un amplio RTT, aspecto respaldado por las caracter3sticas ambientales de los h3bitats de la especie, los cuales al ser m3s heter3geneos permiten generar organismos m3s generalistas (Stillman 2003) y con una alta capacidad de aclimataci3n respecto a organismos de bajas latitudes y altitudes (Stillman 2003, Gilman *et al.* 2006, Calosi *et al.* 2008),

característica que los favorecería frente a un cambio climático global (Ghalambor *et al.* 2006, Stillman 2003). Por esta razón, los resultados obtenidos coincidirían con los obtenidos para las larvas de esta especie, las que logran soportar $TC_{m\acute{a}x}$ de hasta 38°C y $TC_{m\acute{i}n}$ bajo los 0°C (Navas *et al.* 2010), basado en lo anterior, se sugiere que *R. spinulosa* es una especie euriterma, donde la tolerancia a un amplio rango de temperaturas ambientales se relaciona con la magnitud de la variación de la temperatura a la cual normalmente los organismos están expuestos (Addo-Bediako *et al.* 2000, Ghalambor *et al.* 2006, Tewkbury *et al.* 2008).

Las tolerancias térmicas están positivamente correlacionadas con las temperaturas de aclimatación y aclimatización (Leroi *et al.* 1994). Para este caso, a mayor temperatura de aclimatación los individuos del norte presentaron un mayor RTT, siendo significativo estadísticamente, pero en el centro y sur este promedio se mantuvo relativamente constante. Por otro lado, se esperaba que a menor temperatura de aclimatación los individuos de las tres poblaciones presentaran una mayor tolerancia a temperaturas más bajas. Sin embargo, pese a las pequeñas diferencias en los promedios de este parámetro, no se evidenciaron diferencias significativas y por ende, sería pertinente evaluar la base genética de dicho rasgo en estudios posteriores.

La amplia tolerancia a $TC_{m\acute{a}x}$ se asemeja a los resultados descritos en la especie del mismo género, *R. arenarum* provenientes del desierto del Monte, en Argentina (Sanabria *et al.* 2012), sin embargo, *R. spinulosa* presenta mayor tolerancia a las $TC_{m\acute{i}n}$. Estos resultados concuerdan con las características del hábitat de *R. spinulosa* en Chile, dado que los ambientes de montaña se caracterizan por temperaturas mínimas extremas (Dirección de Meteorología de Chile 2010)

En cuanto a los estudios de fisiología térmica para anuros presentes en Chile, destaca la similitud en la respuesta de la $TC_{m\acute{a}x}$ de *R. spinulosa* respecto de *P. thaul* bajo un gradiente latitudinal y aclimatados a la misma temperatura de 20°C, donde ambas especies toleran un promedio sobre los 36°C (Iturra-Cid 2010). Asimismo se ha determinado que esta especie logra tolerar $TC_{m\acute{a}x}$ mayores que

Calyptocephalella gayi (Nova 2010), debido a que el costo para aumentar la temperatura corporal es mayor en esta última, por su alta dependencia del medio acuático (Ceï 1962).

En condiciones de laboratorio, cuando se relacionó la temperatura corporal ($T_{c_{exp}}$) con la temperatura ambiental del aire (T_{a_a}) y del sustrato (T_{a_s}) en los adultos de *R. spinulosa* del norte, centro y sur, se observa que existe una positiva y alta correlación entre estas variables. Esto permite deducir que los individuos estudiados de *R. spinulosa* presentan una conducta tanto tigmotérmica como heliotérmica y se consideran como termoconformes en condiciones de laboratorio, ya que la correlación entre $T_{c_{exp}}$ y T_{a_s} y entre $T_{c_{exp}}$ y T_{a_a} fue significativa y muy cercana a 1. Los termoconformistas son frecuentes de encontrar en ambientes con poca disponibilidad de recursos térmicos y/o con altos costos para aumentar T_c (ej. ambientes acuáticos, bosques sombreados). Sin embargo, se sabe que esta especie está presente en ambientes heterogéneos desde el punto de vista térmico (Gallardo 2009, Gallardo *et al.* 2011). No obstante, esta estrategia también sería apropiada cuando los animales no necesitan invertir tiempo y energía seleccionando activamente microambientes (Huey & Slatkin 1976, Huey 1982), situación dada en condiciones experimentales ya que la temperatura suele mantenerse constante y en ausencia de oportunidades para la termorregulación (Labra & Vidal 2003, Sanabria *et al.* 2011). La temperatura ambiental de sustrato le permite el intercambio de calor por conducción, lo que además de permitirles aumentar su T_c mantiene el balance hídrico (Brattstrom 1963, Tracy 1976). Para una mayor comprensión del carácter termorregulatorio de la especie, sería conveniente evaluar este rasgo en condiciones naturales a través de la temperatura de campo (T_{c_c}) y su correlación con las variables T_{a_a} y T_{a_s} .

Una estimación de las restricciones impuestas para la termorregulación en condiciones naturales, es determinar conductualmente las temperaturas que los organismos seleccionan voluntariamente en condiciones ideales (sin restricciones) para la termorregulación, las llamadas temperaturas corporales seleccionadas, $T_{c_{sel}}$ (Pough & Gans 1982). Estas son usualmente determinadas en condiciones de laboratorio en un gradiente térmico (Licht *et al.* 1966) y han sido consideradas como

la temperatura óptima de funcionamiento (Huey & Slatkin 1976, Huey 1982, Angilletta *et al.* 2002, Blouin-Demers *et al.* 2003). Al someter a los adultos de *R. spinulosa* bajo un gradiente de temperatura de un rango de aproximadamente entre los 10°C a los 30°C, los individuos de las tres localidades prefirieron y presentaron temperaturas mayores cuando fueron aclimatados a menor temperatura y viceversa, lo que no coincide con lo descrito previamente en la literatura, ya que es esperable que a mayor temperatura de aclimatación los animales tiendan a preferir T_a más altas. (Labra *et al.* 2008, Iturra-Cid 2010). Sin embargo, en otras especies de anfibios se ha registrado que esta relación se mantiene sólo si la temperatura de aclimatación es menor a los óptimos térmicos del animal (Lillywhite 1971, Hutchinson & Hill 1977). En este caso los adultos de *R. spinulosa* respondieron conductualmente en relación a sus requerimientos térmicos, al estar sometidos durante un largo período a bajas temperaturas debido a la aclimatación, seleccionaron aquella temperatura cercana a la considerada óptima para el funcionamiento metabólico en procesos fisiológicos como la digestión, la natación, rendimiento, locomoción, etc. (Navas *et al.* 2008, Wells 2007), la cual es cercana a la T_{sel} descrita previamente para esta especie a nivel larvario (Benavides 2003).

La selección de una temperatura óptima puede variar en el tiempo, ya que que los anfibios son organismos con una alta plasticidad en cuanto a la temperatura del cuerpo; cuya capacidad para aclimatarse les permite moverse entre extremos de gradientes térmicos (Braststrom & Lawrence 1962). Cabe destacar que el rango seleccionado fue amplio (8,6°C-31,4°C), lo que se asemeja a las variantes condiciones de temperatura de los ambientes que proceden, donde la temperatura mayormente seleccionada por las tres poblaciones en conjunto se centra en los 22,4°C. Además, la temperatura de aclimatación solo afectó a los individuos del norte y sur, los cuales muestran una mayor plasticidad fenotípica de este rasgo.

Para *R. spinulosa*, basándose en el test ancova, las constantes de tiempo térmico no revelaron diferencias significativa a nivel de localidad, por lo cual, no se no logró evidenciar que a mayor latitud menor τ_{cal} y mayor τ_{enf} . Las diferencias detectadas en este parámetro podrían deberse a las variaciones

en la masa y tamaño corporal que son variables que afectan significativamente la termorregulación de los individuos (Bartholomew 1982, Stevenson 1985). La magnitud de la constante de tiempo térmico es independiente de la dirección del cambio de temperatura, pero es dependiente del tamaño del cuerpo y área de superficie de los anfibios (Hillman *et al.* 2009). Los individuos más grandes tienen una mayor inercia térmica o resistencia a los cambios de temperatura (Finke 2003), se calientan y enfrían más lento que uno pequeño por lo que poseen una tasa de calentamiento y enfriamiento mayor. De esta manera, los individuos del norte (los más pequeños) se calentaron y enfriaron más rápidos que los del sur (medianos) y centro (mayor tamaño).

Además, hubo una tendencia en la cual los individuos de las tres localidades se calentaban más rápido y se enfriaban más lento a ambas temperaturas de aclimatación. Esta situación, se relaciona con lo descrito previamente para especies que habitan a mayor altitud y latitud, las que tienden a enfriarse más lento que organismos de hábitats más cálidos. Por otro lado, en la misma localidad, a diferentes temperaturas de aclimatación, se observó una tendencia en la cual a mayor temperatura de aclimatación menor τ_{cal} y mayor τ_{enf} , lo que concuerda con las predicciones propuestas basados en las descripciones en la literatura (Anguilleta 2009, Nova 2010, Iturra-Cid 2010, Vidal *et al.* 2008). En este caso, existe una alta correlación entre la temperatura de aclimatación y las constantes de tiempo térmico. Estos resultados muestran que la implementación de dicha estrategia les permite aprovechar de mejor manera los recursos térmicos que tienen disponibles (Díaz *et al.* 1996, Clusella-Trullas *et al.* 2007) y puede ser clave en la adecuación biológica de un ectotermo (Iturra-Cid 2010). Las constantes de tiempo térmico podrían permitir a un organismo alcanzar la temperatura corporal óptima necesaria de forma rápida y además, mantenerla por largos períodos de tiempo (Christian & Tracy 1983, Tracy *et al.* 1992).

Finalmente, se sugiere que las diferencias significativas que se produjeron principalmente en los parámetros térmicos de la localidad del norte, podrían deberse a que esta población pertenece a un linaje diferente que los individuos del centro y sur de Chile, entre las cuales existe un aislamiento por distancia, cuya barrera geográfica está dada entre los 25 y 31° S (Méndez *et al.* 2004, Correa *et al.*

2010, Salinas 2013) y es atribuida a la diagonal árida (Salinas 2013). Si bien Farellones en relación a Antuco están ampliamente separados geográficamente y pertenecen a linajes diferentes (Salinas 2013), existe una distribución de forma más continua, lo que permite suponer la presencia de un flujo génico más reciente entre estos linajes. Sin embargo, se requieren estudios posteriores a nivel filogeográfico que permitan correlacionarlos con los parámetros de la fisiología térmica de la especie.

Los resultados obtenidos para la modelación de la distribución potencial de *R. spinulosa* en el escenario climático actual mediante el algoritmo de máxima entropía MaxEnt, reveló que la variable ambiental Rango medio diurno (BIO2) fue la variable con mayor valor porcentual al modelo y que la variable Rango anual de temperatura (BIO7) es la variable que por sí misma aporta la mayor ganancia al modelo de MaxEnt. Por ende, los rangos de temperatura diarios y anuales y la temperatura máxima del período más caliente (BIO5) se convierten en parámetros importantes que determinan la presencia de la especie en ambientes andinos. Se destaca que las temperaturas más altas del período más caliente expliquen la presencia de *R. spinulosa* en los ambientes que habita. Ella presenta mayor actividad durante los períodos más cálidos del año (Ceí 1962) cuya tolerancia fisiológica al estrés hídrico y temperatura le permite vivir a mayor altitud, alternando una conducta termorregulatoria tanto tigmotérmica como heliotérmica (Ruiz *et al.* 1989, Lambrinos & Kleier, 2003, Espinoza & Quinteros 2008). Como los anfibios necesitan mantener un balance hídrico para evitar la desecación (Tracy 1976), el modelo también considera otras variables climáticas como el potencial de evotranspiración (PET) y las relacionadas con las precipitaciones, tales como las precipitaciones en el trimestre más caluroso (BIO18), período más seco (BIO14), período más lluvioso (BIO13) y estacionalidad de la precipitación (Bio15).

En relación a los aspectos conductuales de *R. spinulosa* se sabe que es de hábitos nocturnos y con actividad diurna limitada solo a días de lluvias y de cielos nublados (Ceí 1962). También, se ha descrito que este anfibio se asolea en las mañanas para digerir las presas capturadas durante su período de forrajeo (Sinsch 1991). En base a lo anterior, el algoritmo de máxima entropía indicó que la mayor

probabilidad de presencia de esta especie es en el extremo norte del país, restringida a la zona andina, con una zona discontinua desde la Región Atacama hasta Coquimbo, para reaparecer con probabilidad de ocurrencia menor a partir de la Región de Valparaíso hasta la Región de la Araucanía. Resulta destacable que el modelo entrega una alta probabilidad de presencia en zonas andinas puntuales de la Región del Libertador Bernardo O'Higgins. Esto coincide parcialmente con los resultados obtenidos por Salinas (2013), quien basado en el algoritmo de máxima entropía, indica con un alto valor de probabilidad las zonas ya mencionadas de la distribución de *R. spinulosa* en el tiempo presente. Además, considera áreas de menor elevación como zonas de estabilidad bioclimática que permitieron la presencia de *R. spinulosa* durante el UMG (Último Máximo Glaciar) hasta la actualidad.

El modelo de nicho térmico mediante el enfoque mecanicista, si bien solo considera el parámetro temperatura y no considera otras variables ambientales que son importantes para la distribución de la especie, pretendió lograr una aproximación entre la biología de la especie y las características ambientales. Este estudio solo se basó en la variable fisiológica $T_{c_{sel}}$, que indica las temperaturas óptimas para la especie (Huey & Slatkin 1976, Huey 1982) y permite identificar en el espacio geográfico aquellos ambientes que presentan dicha temperatura y que pueden ser ambientes con mayor probabilidad de ocurrencia e idóneos para su distribución. En los ectotermos, la temperatura es un factor crítico de procesos fisiológicos y una amenaza potencial para la supervivencia (Angilletta *et al.* 2002). Cuando los organismos seleccionan microclimas particulares dentro de un entorno espacial y temporalmente heterogéneo, pueden regular su temperatura de forma conductual y amortiguar los efectos negativos de la temperatura en el rendimiento fisiológico e interacciones ecológicas (Huey 1991).

De acuerdo a la $T_{c_{sel}}$ de la especie y visualizada en el mapa (Figura 18), la mayor probabilidad de presencia es en aquellos ambientes donde la temperatura máxima del período más cálido se encuentra entre los 18°C y 25°C. Es así, que a diferencia del modelo de nicho correlativo, la zona

andina de las Regiones de Arica y Parinacota y Tarapacá no resultaron ser los ambientes con mayor probabilidad, pero si la Región de Antofagasta, donde se conoce que la especie habita actualmente.

Arica y Parinacota y Tarapacá presentaron mayor probabilidad en zonas cercanas a la cordillera pero con menor elevación. A diferencia del mapa correlativo (Figura 16), desde Valparaíso a la Región de Los Lagos se presenta una alta probabilidad de presencia de la especie, lo cual concuerda con la distribución descrita en la literatura (Soto 2003, Méndez *et al.* 2004, Correa *et al.* 2010, Urra 2013). Sin embargo, también se proyecta como un escenario idóneo casi toda la zona costera del país, exceptuando la Región del Libertador Bernardo O'Higgins y las primeras y últimas dos regiones a nivel latitudinal. Se sabe que la especie actualmente no se encuentra en estos lugares, pero si en algunos de ellos habitan sus congéneres *R. atacamensis* y *R. arunco* (Ceí 1962, Sallaberry *et al.* 2007, Correa *et al.* 2008, Correa *et al.* 2012). Por lo tanto, pese a que este ambiente desde el punto de vista térmico puede ser adecuado para *R. spinulosa*, existen otros factores que impiden su colonización en ellos, tales como la competencia interespecífica, que limitan la distribución real de la especie (Sillero *et al.* 2010).

Ambos modelos coinciden en considerar a la vertiente occidental de la cordillera de Los Andes, entre las Regiones Atacama y Coquimbo como ambientes no idóneos y con nula probabilidad de presencia para la especie. Hasta la fecha, no hay descripciones de poblaciones de *R. spinulosa* entre 25 ° y 31 ° de latitud S (Ceí 1962, Veloso *et al.* 1982, Veloso & Navarro 1988, Cortés *et al.* 1995), generando aislamiento entre las poblaciones del norte versus las del centro y sur de Chile.

La separación entre las poblaciones del norte y centro sur de Chile se podría deber a la presencia de la diagonal árida (23°S-29°S) que pasa por el sur del salar de Atacama entre los 25°S y 27°S en dirección sur-oriente. De acuerdo a Salinas (2013) la hipótesis que esta diagonal podría actuar como barrera geográfica para *R. spinulosa* se encuentra parcialmente sustentada por el resultado de cuatro algoritmos utilizados para modelar la distribución. Esta diagonal corresponde a un área geográfica hiperárida que se habría establecido producto del fortalecimiento de la Corriente del Perú

(Corriente de Humboldt) en el Océano Pacífico y el levantamiento de la cordillera de Los Andes lo cual habría generado un efecto de sombra de lluvia a las masas atmosféricas provenientes del este (Hinojosa & Villagrán 1997, Villagrán & Hinojosa 2005).

Por otra parte, la falta de estudios y prospecciones en la zona chilena antes mencionada, no permiten descartar la existencia de poblaciones de *R. spinulosa* en esta área (Soto 2003). Sin embargo, los resultados de este estudio indican que esta zona no cumple con las características ambientales adecuadas para su presencia por lo que esta especie no seleccionaría ese ambiente térmico. No obstante, Salinas (2013) indica que esta área presenta las condiciones adecuadas para la persistencia de poblaciones de *R. spinulosa* en el presente. Si bien, esto se contradice con lo obtenido en este estudio, es destacable considerar que por el lado de la vertiente oriental de la cordillera de Los Andes este anfibio se distribuye de forma continua excepto en las coordenadas que incluyen la diagonal árida entre los 27° y 29°S (Salinas 2013) y que de acuerdo a ello, sería necesario reevaluar este modelo a futuro incorporando registros de presencia de localidades fuera de Chile.

Finalmente el enlace entre ambos mapas (Figura 19) revela que el ambiente potencial para la distribución de la especie no abarca toda la vertiente transoccidental de la cordillera de los Andes como se había planteado hipotéticamente, puesto que solo comprende las zonas andinas entre la Región de Arica y Parinacota hasta la Región de Los Lagos, exceptuando las regiones de Atacama, Coquimbo, Aysen y Magallanes. Éste amplía la distribución de la especie hacia ambientes de menor elevación como la depresión intermedia y la costa, sectores que no habían sido contemplados por el enfoque correlativo. Las zonas de congruencia comprenden el este de la Región de Arica y Parinacota y la zona centro sur donde la especie actualmente se distribuye, aunque el enfoque correlativo aportó con menor probabilidad que el enfoque mecanicista. La distribución real de la especie coincide con lo establecido por el modelo y solo se detectan dos localidades (Azapa y Guatacondo) no incorporadas, las cuales corresponden a quebradas del extremo norte del país. La probable hipótesis del por qué éstas localidades no fueron consideradas como adecuadas para la presencia de *R. spinulosa* se deba a que

dichas quebradas presenten condiciones microclimáticas especiales que no son consideradas en el modelamiento de nicho ecológico, tanto correlativo como mecanicista. Esto estaría avalado por lo establecido por Smith & Smith (2007), quienes indican que la mayoría de los organismos viven en condiciones locales que no se corresponden con el perfil del clima general de la región más extensa que los rodea y cuyas condiciones de temperatura dependen de la orientación topográfica del medio.

La incorporación del enlace mecanicista permitió tener una estimación sobre lo que podría ser el nicho fundamental de la especie (Pearson & Dawson 2003, Kearney & Porter 2004, Kearney & Porter 2009, Rödder *et al.* 2009) basando sus predicciones en relaciones de causa-efecto entre uno de los factores más incidentes en su supervivencia y funcionamiento metabólico como lo es la temperatura seleccionada que es considerada como la temperatura óptima de un organismo (Hutchison & Maness 1979). Si la adecuación biológica de un organismo está positivamente relacionado con el desempeño promedio, entonces individuos que seleccionen T_a que maximicen el desempeño podrían tener mayor adecuación biológica que aquellos organismos que seleccionen otras T_a (Anguilleta *et al.* 2002). Por lo tanto, la realización de este modelo, establece una mayor comprensión mecanicista sobre la interacción entre las características de los organismos con su entorno físico a lo largo de su ciclo de vida las cuales influyen en la aptitud biológica (Kearney & Porter 2004).

CONCLUSIONES

- La H_1 se acepta parcialmente ya que sólo algunos de los parámetros de la fisiología térmica de *R. spinulosa* se diferencian en un gradiente latitudinal, estos son la $TC_{máx}$ y RTT entre la localidad del norte vs las del centro y sur.
- *R. spinulosa* tolera $TC_{máx}$ sobre los $36^{\circ}C$ y $TC_{mín}$ bajo los $0^{\circ}C$ promedio, presentando un amplio RTT, caracterizándola como una especie euritérmica, lo que se correlaciona con las características térmicas de sus respectivos hábitats.
- Son termoconformistas en condiciones experimentales, presentando una conducta tanto tigmotérmica como heliotérmica en ausencia de recursos térmicos para la termorregulación y seleccionan temperaturas sobre los $20^{\circ}C$.
- Los individuos de las tres localidades a ambas temperaturas de aclimatación indican que se enfrían más lento y calientan más rápido, lo que se correlaciona con especies que habitan en ambientes más fríos (de mayor altitud).
- La congruencia de las variables térmicas fisiológicas y ambientales de *R. spinulosa* determinan su distribución actual en Chile, indicando como áreas idóneas y de mayor probabilidad de presencia los ambientes que actualmente utiliza y otras áreas donde probablemente la especie es excluida por competición. De esta forma, se rechaza la H_2 , puesto que el modelo de nicho ecológico no abarcó de forma continua la vertiente transoccidental de la cordillera de Los Andes, dejando fuera los ambientes andinos de las regiones: Atacama, Coquimbo, Aysen y Magallanes.
- El enlace mecanicista de nicho térmico permitió una estimación probable sobre el nicho fundamental de la especie, basándose en su biología térmica, por lo cual, este modelo exhibe un mayor significado ecológico.

AGRADECIMIENTOS

Beca Conicyt 2120671

Proyecto VRID 213.413.010-1.0

De forma especial agradezco a la Dra. Helen Díaz Páez, por su apoyo para que ingresara a este magister, por su ayuda constante en la realización de este trabajo mediante sugerencias, enseñanza, correcciones y compañía en las salidas a terreno para la colecta de los ejemplares.

Al Dr. Juan Carlos Ortiz, por sus correcciones y sugerencias en el desarrollo del escrito y por su acogida durante mi estadía en el magister. A Marcela Vidal, Claudio Correa, Leslie Roa, Reinaldo Rivera, Margarita Ruíz de Gamboa, profesor Eduardo Tarifeño y profesor Luis Cubillos por su disposición y ayuda en aclarar mis dudas e inquietudes durante el desarrollo de este trabajo.

Finalmente agradezco a mi pololo Angelo Sandoval y amistades Evelyn Cortés, Pabla Hernández, Cristian Saéz, Juan Leiva y a todas las personas que me ayudaron y apoyaron en la realización de esta tesis mediante su cooperación en alguna salida a terreno, toma de datos en laboratorio o para resolver algún problema en particular.

REFERENCIAS

- Addo-Bediako, A., Chown, S. & Gaston, K. (2000). "Thermal tolerance, climatic variability and latitude". *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 267, 739-745.
- Anderson, R., Lew, D. & Peterson, A. (2003). "Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models". *Ecological Modelling* 162, 211-232.
- Andrewartha, H. & Birch, L. (1954). "The distribution and abundance of animals". University of Chicago Press. Chicago. 782 pp.
- Angilletta, M., Niewiarowski, P. & Navas, C. (2002). "The evolution of thermal physiology in ectotherms". *Journal of Thermal Biology* 27, 249-268.
- Angilletta, M. (2009). "Thermal adaptation a theoretical and empirical synthesis". Oxford University Press, USA. 289 pp.
- Bartholomew, C. (1982). "Physiological Control of Body Temperature". En: *Biology of Reptilia* (Eds. Gans, C. & F. Pough), pp. 167-211. Academic Press, London.
- Barve, N., Martin, C., Brunsell, N. & Townsend, A. (2014). "The role of physiological optima in shaping the geographic distribution of Spanish moss". *Global Ecology and Biogeography* 23, 633-645.
- Benavides, G. (2003). "Biología térmica de *Bufo spinulosus*: efecto de la temperatura sobre el desarrollo larval, una comparación intraespecífica". Tesis de Doctorado, Universidad de Chile.

Benavides, G., Veloso, A., Jimenez, P. & Mendez, M. (2005). "Assimilation efficiency in *Bufo spinulosus* tadpoles (Anura:Bufonidae):effects of temperature, diet quality and geographic origin". *Revista de Chile de Historia Natural* 78, 295-302.

Beniston, M. (1994). "Mountain environments in changing climates". Publishing Co., London and New York, USA. 492 pp.

Betancourt, J. (2011). "Modelización del efecto del cambio climático sobre la distribución de la garapata *Rhipicephalus (Boophilus) microplus* en el trópico alto Colombiano". Informe Técnico Final. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Corpoica. 159 pp.

Blouin-Demers, G., Weatherhead, P. & McCracken, H. (2003). "A test of the thermal coadaptation hypothesis with black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) and northern water snakes (*Nerodia sipedon*)". *Journal of Thermal Biology* 28, 331-340.

Bourke, J., Busse, K. & Böhme, W. (2012). "Searching for a lost frog (*Rhinoderma rufum*): identification of the most promising areas for future surveys and possible reasons of its enigmatic decline". *North-Western Journal of Zoology* 8 (1), 99-106.

Boutilier, R., Stiffler, F. & Toews, D. (1992). "Exchange of respiratory gases, ions, and water in amphibious and aquatic amphibians". 81-124. En: *Environmental Physiology of the Amphibians* (Eds. Feder, M. & W. Burggren), pp 81-124, University of Chicago Press, Chicago.

Bowman, A., & Azzalini, A. (2014). "R package 'sm': nonparametric smoothing methods (version 2.2-5.4)". URL <http://www.stats.gla.ac.uk/~adrian/sm>, http://azzalini.stat.unipd.it/Book_sm

Bozinovic, F., Calosi, P. & Spicer, J. (2011). “Physiological correlates of geographic range in animals”. Annual review of Ecology, Evolution and Systematics 42, 155–179.

Brattstrom, B. (1963). “A preliminary review of thermal requirements of Amphibians”. Ecology 44, 238-255.

Brattstrom, B. & Lawrence, P. (1962). “The rate of thermal acclimation in anuran amphibians”. Physiological Zoology 35, 148-156.

Brooks, G. & Sassman, J. (1965). “Critical thermal maxima of larval and adults *Eurycea bislineana*”. Copeia 1965, 251-252.

Buckley, L. (2007). “Linking traits to energetics and population dynamics to predict lizard ranges in changing environments”. The american naturalist 171 (1), 1-19.

Canals, M., Arriagada, N. & Solis, R. (2004) “Interacciones entre la araña del rincón *Loxosceles laeta* (Araneae; Sicariidae) y la araña tigre *Scytodes globula* (Scytodidae). Libro de resúmenes LVII Reunión anual Sociedad de Biología de Chile, Chile.

Cadena, C., Kozak, K., Gomez, J., Parra, J., McCain, C., Bowie, R., Carnaval, A., Moritz, C., Rahbek, C., Roberts, T., Sanders, N., Schneider, C., Van Der Wal, J., Zamudio, K. & Graham, C. (2012). “Latitude, elevational climatic zonation and speciation in New World vertebrates”. Proceedings of the Royal Society B 279, 194–201.

Castañeda, L., Lardies, M. & Bozinovic, F. (2004). “Adaptive latitudinal shifts in thermal traits of a terrestrial isopod”. Evolutionary ecology research 6, 570–593.

Castañeda, L., Sabat, P., Gonzalez, S. & Nespolo, R. (2006). “Digestive plasticity in tadpoles of the Chilean giant frog (*Caudiverbera caudiverbera*): Factorial effects of diet and temperature”. *Physiological & Biochemical Zoology* 79, 919-926.

Cei, J. (1962). “Batracios de Chile”. Ediciones Universidad de Chile, Santiago, Chile. cviii + 128 pp.

Christian, K. & Tracy, C. (1983). “Seasonal shifts in body temperature and use of microhabitats by Galapagos land iguanas, *Conolophus pallidus*”. *Ecology* 64, 463-468.

Clusella-Trullas, S., Terblanche, J., Van Wyk, J. & Spotila, J. (2007). “Low repeatability of preferred body temperature in four species of cordylid lizards: temporal variation and implications for adaptive significance”. *Evolutionary Ecology* 21, 63-79.

Conover, D. & Schultz, E. (1995). “Phenotypic similarity and the evolutionary significance of countergradient variation”. *Trends in Ecology & Evolution* 10, 248–52

Cooper, N., Freckleton, R. & Jetz, W. (2011). “Phylogenetic conservatism of environmental niches in mammals”. *Proceedings of the Royal Society B*, 278, 2384–2391.

Correa, C., Sallaberry, M., Jara-Arancio, P., Lobos, G., Soto, E. & Méndez, M. (2008). Amphibia, Anura, Bufonidae, *Rhinella atacamensis*: Altitudinal distribution extension, new records and geographic distribution map. *Check List* 4 (4), 478-484

Correa, C., Pastenes, L., Sallaberry, M., Veloso, A. & Méndez, M. (2010): “Phylogeography of *Rhinella spinulosa* (Anura: Bufonidae) in northern Chile”. *Amphibia-Reptilia* 31, 85-96.

Correa, C., Cisternas, J. & Correa-Solís, M. (2011). “Lista comentada de las especies de anfibios de Chile (Amphibia: Anura)”. Boletín de Biodiversidad de Chile 6, 1–21.

Correa, C., Méndez, M., Veloso, A. & Sallaberry, M. (2012). “Genetic and Reproductive evidence of Natural Hybridization between the sister species *Rhinella atacamensis* and *Rhinella arunco* (Anura, Bufonidae). Journal of Herpetology 46 (4), 568-577.

Cossins, A. & Bowler, K. (1987). “Temperature Biology of Animals”. Chapman and Hall, London, United Kingdom. 329 pp.

Cowles, R. & Bogert, C. (1944). “A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. Bulletin of the American Museum of Natural History 83, 265-296.

Dawson, W. (1975). “On the physiological significance of the preferred temperatures of reptiles”. En: Perspectives in Biophysical Ecology (Eds. Gates, D. & R. Schmerl) pp. 443-473. Springer-Verlag, New York, USA.

Díaz, J., Bauwens, D. & Asensio, B. (1996). “A comparative study of the relation between heating rates and ambient temperatures in lacertid lizards”. Physiological Zoology 69, 1359-1383.

Di Castri, F. & Hajek, E. (1976). “Bioclimatología de Chile”. Ediciones Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

Di Rienzo, J., Casanoves, F., Balzarini, M., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C. (2012). “InfoStat versión 2012”. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL: <http://www.infostat.com.ar>

Duellman, W. & Trueb, L. (1986). "Biology of Amphibians". Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA. 670 pp.

Dunson, W. & Travis, J. (1991). "The role of abiotic factors in community organization". *American Naturalist* 138, 1067–1091.

Eckert, R., Randall, D. & Augustine, G. (1991) "Fisiología animal: mecanismos y adaptaciones". Interamericana. McGraw-Hill, España. 683 pp.

Espinoza, R. & Quinteros, S. (2008). "A hot knot of toads: aggregation provides thermal benefits to metamorphic Andean toads". *The Journal of Thermal Biology* 33, 67-75.

Farrel, M. (1971). "Effect of temperature and photoperiod on the water economy of *Hyla crusifer*". *Herpetologica* 27, 41-48.

Feder, M. & Burggren, W. (1985). "Cutaneous gas exchange in vertebrates: design, patterns, control and implications". *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 60, 1-45.

Finke, G. (2003). "Biofísica ecológica y los modelos de transferencia de calor". En: *Fisiología ecológica y evolutiva* (Ed. Francisco Bozinovic), pp.171-185. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

Futuyma, D. & Moreno, G. (1988). "The evolution of ecological specialization". *The Annual Review of Ecology and Systematics* 19, 207-233.

Gallardo, C. (2009). "Relación entre el paisaje y la estructura genética de *Rhinella spinulosa* (Anura: Bufonidae) en la región de Antofagasta, Chile". Tesis de Magister, Universidad de Chile, Chile.

Gallardo, C., Hernández, H., Diniz-Filho, J., Palma, E. & Méndez, M. (2011). “Relationship between the genetic structure of the Andean toad *Rhinella spinulosa* (Anura: Bufonidae) and the northern Chile landscape (21°- 24° S)”. *Revista Chilena de Historia Natural* 84, 391-406

Ghalambor, C., Huey, R., Martin P., Tewksbury J. & Wang G. (2006). “Are mountain passes higher in the tropics?” Janzen’s hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology* 46, 5-17.

Gilman, S., Wetthey, D. & Helmuth, B. (2006). “Variation in the sensitivity of organismal body temperature to climate change over local and geographic scales”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* 103, 9560-9565.

Graham, C., Parra, J., Rahbek, C. & Mcguire, J. (2009). “Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America* 106, 19673–19678.

Grinnell, J. (1917). “The niche-relationships of the California Thrasher”. *Auk* 34, 427-433.

Guisan, A. & Zimmermann, N. (2000). “Predictive habitat distribution models in ecology”. *Ecological Modelling* 135, 147-186.

Guisan, A. & Thuiller, W. (2005). “Predicting species distribution: offering more than simple habitat models”. *Ecology Letters* 8, 993-1009.

Gutiérrez, N., Méndez N. & Sallaberry M. (2008). “Hábitos alimentarios de *Bufo spinulosus* Wiegmann, 1835 (Anura: Bufonidae) en la localidad de Farellones (Región Metropolitana)”. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 57, 141-147.

Hadfield, S. (1966). "Observations on body temperature and activity in the toad *Bufo woodhousei fowleri*". Copeia 1, 581-582.

Hijmans, R., Cameron, S., Parra, J., Jones, P. & Jarvis, A. (2005). "Very High Resolution Interpolated Climate Surfaces for Global Land Areas". International Journal of Climatology 25, 1965-1978.

Hillman, S., Withers, P., Drewes, R. & Hillyard, S. (2009). "Ecological and environmental physiology of amphibians". Oxford University Press, USA.

Hinojosa, F. & Villagrán, C. (1997). "Historia de los bosques del sur de Sudamérica: Antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del cono sur de América". Revista Chilena de Historia Natural 70, 225–239.

Hochachka, P. & Somero, N. (2002). "Biochemical Adaptation". Oxford university Press. Oxford.

Hua, X. & Wiens, J. (2010). "Latitudinal variation in speciation mechanisms in frogs". Evolution, 64, 429-443.

Huey, R. (1991). "Physiological consequences of habitat selection". American Naturalist 137, 91-115.

Huey, R. (1982). "Temperature, physiology, and the ecology of reptiles". En: Biology of the Reptilia (Eds. Gans, C. & F. H. Pough), pp. 25-91. Academic Press, New York.

Huey R. & Slatkin M. (1976). "Cost and benefits of lizard thermoregulation". The Quarterly Review of Biology 51, 363-384.

Hutchinson, G. (1957). "Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative" Biology 22, 415-427.

Hutchinson, G. (1981). "Introducción a la ecología de poblaciones". Editorial Blume. Barcelona. 492 pp.

Hutchison, V., H. (1961). "Critical thermal maxima in salamanders". *Physiological and Biochemical Zoology* 34, 92-125.

Hutchison, V., H. & Ferrance, M., R. (1970). "Thermal tolerances of *Rana pipiens* acclimated to daily temperature cycles". *Herpetologica* 26, 1-8.

Hutchison, V., H. & Hill, L., G. (1977). "Thermal selection of bullfrog tadpoles (*Rana catesbeiana*) at different stages of development and acclimation temperatures". *The Journal of Thermal Biology* 3, 57-60

Hutchison, V., H. & Maness, J., D. (1979). "Role of behavior in temperature acclimation and tolerance in ectotherms". *American Zoologist* 19, 367-384.

Ianiszewski, F. (2009). "Agro-industria, usos del suelo y la homogenización del paisaje". *Revista ambiente total* 3, 1-35

Ibarra-Montoya, J., Rangel-Peraza, G., González-Farías, F., De Anda, J., Martínez-Meyer, E. & Macías-Cuellar, H. (2010). "Uso del modelado de nicho ecológico como una herramienta para predecir la distribución potencial de *Microcystis sp* (Cianobacteria) en la Presa Hidroeléctrica de Aguamilpa, Nayarit, México". *Abi- Agua, Taubaté* 7 (1), 218-234

Iturra-Cid, M. (2010). "Variación geográfica de la ecología térmica de *Pleurodema thaul* (Amphibia: Leiuperidae) en Chile: adaptación local, potencial evolutivo y consecuencias en un escenario de cambio climático". Tesis de Magister, Universidad de Concepción.

Iturra-Cid, M. & Ortiz, J.C. (2010). "*Batrachyla taeniata* (NCN). Body temperatura". Herpetological Review 41, 331-333.

Jara, F., Lozada, M. & Úbeda, C. (2006). "*Bufo spinulosus papillosus* (NCN). Tadpole behavior". Herpetological Review 37 (2), 201.

Jasmin, J. & Kassen, R. (2007). "On the experimental evolution of specialization and diversity in heterogeneous environments". Ecology Letters 10(4), 272-281.

Johnston I. & Bennett, A. (1996). "Animals and temperature: phenotypic and evolutionary adaptation". Society of Experimental Biology. Seminar Series. Cambridge University Press, Cambridge, USA.

Jorgensen, C. (1992). "Growth and reproduction". En: Environmental physiology of the amphibians (Eds. Feder, M. & W. Burggren) pp. 439-466. University of Chicago Press, Chicago.

Khanum, R., Mumtaz, A. & Kumar, S. (2013). "Predicting impacts of climate change on medicinal asclepiads of Pakistan using Maxent modeling". Acta Oecologica 49, 23-31.

Kearney, M. (2006). "Habitat, environment and niche: what are we modelling?" Oikos 115, 186-191.

Kearney, M. & Porter, W. (2004). "Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard". Ecology 85, 3119-3131.

Kearney, M. & Porter, W. (2009). "Mechanistic niche modeling: combining physiological and spatial data to predict species ranges". Ecology Letters 12, 334-350.

Kozak, K. & Wiens, J. (2007). “Climatic zonation drives latitudinal variation in speciation mechanisms”. *Proceedings of the Royal Society B* 274, 2995–3003.

Kumar, S. & Stohlgren, T. (2009). “Maxent modeling for predicting suitable hábitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia”. *Journal of Ecology and Natural Environment* 1 (4), 94-98.

Labra, M., A., Soto-Gamboa, M. & Bozinovic, F. (2001). “Behavioral and physiological thermoregulation of Atacama Desert – dwelling *Liolaemus* lizards”. *Ecoscience* 8 (14), 413-420.

Labra, A. & Vidal, M., A. (2003). “Termorregulación en reptiles: un veloz pasado y un futuro lento”. En: *Fisiología ecológica y evolutiva. Teoría y casos de estudio en animales* (Ed. Bozinovic, F.), pp. 207-224. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.

Labra, A., Vidal, M., A., Solis, R. & Penna, M. (2008). “Ecofisiología de anfibios y reptiles” En: *Herpetología de Chile* (Eds. Vidal, M. & A. Labra) pp. 483-516. Ediciones Science Verlag, Chile.

Lambrinos, J. & Kleier, C. (2003). “Thermoregulation of juvenile Andean toads (*Bufo spinulosus*) at 4300 m”. *Journal of Thermal Biology* 28,15-19.

Leroi, A., Bennett, A. & Lenski, R. (1994). “Temperature acclimation and competitive fitness: an experimental test of the beneficial acclimation assumption”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America* 91, 1917–1921.

Licht P. (1968). “Response of the thermal preferendum and heat resistance to thermal acclimation under different photoperiods in the lizard *Anolis carolinensis*”. *The American Midland Naturalist*. 79, 149-158

Lillywhite, B. (1971). "Temperature selection by the bullfrog *Rana catesbeiana*". *Comparative Biochemistry and Physiology A* 40, 171-213.

Lillywhite, B., Licht, P. & Chelgren, P. (1973). "The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad, *Bufo boreas*". *Ecology* 54, 375-383.

Lobos, G., Vidal, M., Labra, A., Correa, C., Rabanal, F., Díaz-Páez, H., Alzamora, A. & Soto, C. (2011). "Protocolo para el control de enfermedades infecciosas en Anfibios durante estudios de campo". *Red Chilena de Herpetología*. URL: (<http://www.herpetologiadechile.cl/index.html>).

Loeschke, V., Bundgaard, J. & Barker, J. (2000). "Variation in body size and life history traits in *Drosophila aldrichi* and *D. buzzatii* from a latitudinal cline in eastern Australia". *Heredity* 85, 423-433.

Martínez, B., Arenas, F., Trilla, A., Viejo, R. & Carreño, F. (2014). "Combining physiological threshold knowledge to species distribution models is key to improving forecasts of the future niche for macroalgae". *Global Change Biology*. Artículo publicado primero online: 28 JUL 2014.

Mella, J. (2006). "Dinámica Poblacional de *Bufo spinulosus* (Anura: Bufonidae) en el Monumento Natural El Morado, Región Metropolitana. *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural*. 357, 19-22.

Méndez M, Soto, E., Correa, C., Veloso, A., Vergara, E., Sallaberry, M. & Iturra, P. (2004). "Diferenciación morfológica y genética entre poblaciones chilenas de *Bufo spinulosus* (Anura: Bufonidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 77, 559-567.

Méndez, M. & Correa-Solís, M. (2009). "Divergence in morphometric and life history traits in two thermally contrasting Andean populations of *Rhinella spinulosa* (Anura:Bufonidae)". *Journal of Thermal Biology* 34, 342-347.

- Mercer, J. (2001). "Glossary of terms for thermal physiology". *The Japanese Journal of Physiology* 51, 245-280.
- Miaud, C. & Merilä, J. (2001). "Local adaptation or environmental induction? Causes of population differentiation in alpine amphibians". *Biota* 2(1), 31-50.
- Ministerio del Medio Ambiente. (2011). "2ª comunicación nacional de Chile ante la convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático". Maval Chile Editora e Imprenta, Chile. 290 pp.
- Moritz, C., Patton, J., Schneider, C. & Smith, T. (2000). "Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach". *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 533-563.
- Moyes, D. & Schulte P. (2007). "Principios de fisiología animal". Pearson Educación S.A., Madrid. 766 pp.
- Moritz, C., Patton, J., Schneider, C. & Smith, T. (2000). "Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach". *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 533-563.
- Mizera, F. & Meszéna, G. (2003). "Spatial niche packing, character displacement and adaptive speciation in an environmental gradient". *Evolutionary ecology research* 5, 1-20.
- Navas, C. (1999). "Biodiversidad de anfibios y reptiles en el Páramo: una visión eco-fisiológica". *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23, 465-474.
- Navas, C., Gomes, F. & Carvalho, J. (2008). Review: thermal relationship and exercise physiology in anuran amphibians: integration and evolutionary implications. *Comparative Biochemistry and Physiology* 151, 344-362.
- Navas, C., Úbeda, C., Logares, R. & Jara, F. (2010). "Thermal tolerances in tadpoles of three species of Patagonian anurans". *South American Journal of Herpetology* 5, 89-96.

Norris, K. (1967). "Color adaptation in desert reptiles and its thermal relationship". En: Lizards ecology, a symposium (Ed Minstead, W.) pp. 162-229. University of Missouri Press, Columbia, Missouri, USA.

Nova, R. (2010). "Proyecciones sobre el estudio de la termofisiología de *Calyptocephalella gayi* en Chile y los impactos del cambio climático". Tesis de Grado, Universidad del Biobío.

Northwest Marine Technology, Inc . (2008). "Visible Implant Elastomer Tag Project Manual" 27 pp. URL: http://www.nmt.us/products/vie/manual_vie_instructions.pdf

Pearman, P., Guisan, A., Broennimann, O. & Randin, C. (2008). "Niche dynamics in space and time". Trends in Ecology & Evolution 23, 149-158.

Pearson, O. & Bradford, D. (1976). "Thermoregulation of lizards and toads at high altitudes in Peru". Copeia 1, 155-170.

Pearson, R.,G. & Dawson, T.,P. (2003). "Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?" Global Ecology and Biogeography 12, 361-371.

Pearson, R., Raxworthy, C., Nakamura, M. & Peterson, A. (2007): "Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar". Journal of Biogeography 34, 102-117.

Peterson, A., Soberon, A. & Sánchez-Cordero, V. (1999). "Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time". Science 285, 1265-1267.

Pigliucci, M., Murren, C. & Schlichting, C. (2006). "Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation". Journal of Experimental Biology 209, 2362-2367.

Phillips, S., Dudík, M. & Schapire, R. (2004). “A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling”. Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning, 655-662.

Phillips, S., Anderson, R. & Schapire, R. (2006). “Maximum entropy modeling of species geographic distributions”. Ecological Modelling 190, 231-259.

Pough, F. & Gans, C. (1982) “The vocabulary of reptilian thermoregulation”. En: Biology of reptilian (Eds. Gans, C. & F. Pough), pp. 17-23. Academic Press, London.

Rödger, D. & Lötters, S. (2009). “Niche shift versus niche conservatism? Climatic characteristics of the native and invasive ranges of the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*)”. Global Ecology and Biogeography 18, 674-687.

Ruiz, G., Rosenmann, M. & Veloso, A. (1989). “Altitudinal distribution and blood values in the toad, *Bufo spinulosus*” Wiegmann. Comparative Biochemistry and Physiology 94A, 643-646.

Salinas, H. (2013). “Patrones de diversidad genealógica en el anuro *Rhinella spinulosa*; conservación intraespecífica de sus linajes y posibles refugios pleistocénicos”. Tesis de Magister, Universidad de Chile.

Sallaberry, M., Soto, E., Correa, C. & Méndez, M. (2007). “Geographic Distribution: *Bufo atacamensis*. Herpetological Review 38, 214.

Sanabria, E., Quiroga, L. & Acosta, J. (2003). “Relación entre la temperatura corporal de adultos de *Bufo arenarum* (Anura: Bufonidae) y variables ambientales en un humedal de San Juan, Argentina”. Multequina 12, 49-53.

Sanabria, E., Quiroga, L. & Acosta, J. (2007). “*Odontophrynus occidentalis* (NCN). Body temperature”. Herpetological Review 38, 188-189.

Sanabria, E. & Quiroga L. (2011). “Thermal parameters changes in males of *Rhinella arenarum* (Anura:Bufonidae) related to reproductive periods”. *Revista de Biología Tropical* 59 (1), 347-353.

Sanabria, E., Quiroga, L. & Martino A. (2011). “Seasonal changes in the thermoregulatory strategies of *Rhinella arenarum*” in the Monte desert, Argentina. *Journal of Thermal Biology* 36, 23-28.

Sanabria, E., Quiroga, L. & Martino A. (2012). “Seasonal changes in the thermal tolerances of the toad *Rhinella arenarum* (Bufonidae) in the Monte Desert of Argentina”. *Journal of Thermal Biology* 37, 409–412.

Scheers, H. & Van Damme, R.(2002). “Micro-scale differences in thermal habitat quality and a possible case of evolutionary flexibility in the thermal physiology of lacertid lizards”. *Oecologia* 132, 323-331.

Scheiner, M. (1993). “Genetics and evolution of phenotypic plasticity”. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 24, 35-68.

Scheldeman, X. & Van Zonneveld, M. (2011). “Manual de Capacitación en Análisis Espacial de Diversidad y Distribución de Plantas”. Biodiversity International. Roma, Italia. 186 pp.

Seebacher, F. & Franklin, C. (2012). Determining environmental causes of biological effects: the need for a mechanistic physiological dimension in conservation biology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367, 1607-1614.

Sillero, N., Barbosa, M., Martínez-Freiría, F. & Real, R. (2010). “Los modelos de nicho ecológico en la herpetología ibérica: pasado, presente y futuro”. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 21, 2-24.

Sinclair, B.,J. & Roberts, S.,P. (2005). “Acclimation, shock and hardening in the cold”. *Journal of Thermal Biology* 30, 557-562.

Sinsch, U. (1989). "Behavioural thermoregulation of the Andean toad (*Bufo spinulosus*) at high altitudes". *Oecologia* 80, 32-38.

Sinsch, U. (1991). "Analysis radio-telemetrico de la regulación térmica del sapo Andino, *Bufo spinulosus*". *Boletín de Lima* 73, 65-73.

Smith, T. & Smith, R. (2007). "Ecología". Sexta edición Pearson Educación, S.A., Madrid. 776 pp.

Soberon, J. (2007). "Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species". *Ecology Letters* 10, 1115-1123.

Soberon, J. & Nakamura, M. (2009). "Niches and distributional areas: concepts, methods and assumptions". *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America* 106 (2), 19644-19650.

Soto, E. (2003). "Variación morfológica, variación genética y estructura poblacional en poblaciones de *Bufo spinulosus* (Anura: Bufonidae) en Chile". Tesis para optar al grado de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Stevenson, R. (1985). "The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling for body temperature in terrestrial ectotherms american". *Naturalist* 126, 362-386.

Stillman, J. (2003). "Acclimation capacity underlies susceptibility to climate change". *Science* 301, 65.

Tejedo, M., Duarte, H., Gutiérrez-Pesquera, L., Beltrán, J., Katzenberger, M., Marangoni, F., Navas, C., Nicieza, A., Relyea, R., Rezende, E., Richter-Boix, A., Santos, M., Simon, M. & Solé, M. (2012). "El estudio de las tolerancias térmicas para el examen de hipótesis biogeográficas y de la vulnerabilidad de los organismos ante el calentamiento global. Ejemplos en anfibios". *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 23, (2) 2-267.

Templeton, J. (1970). "Reptiles". En: Comparative physiology of thermoregulation (Ed. Whittow, G.), pp. 167-221. Academic Press, London, Francia.

Templeton, A. (1982). "Adaptation and integration of evolutionary forces". En: Perspectives on evolution (Ed. Milkman, R.), pp. 15-31. Sinauer, Sunderland.

Tewksbury, J., Huey, R. & Deutsch, C. (2008). "Putting the heat on tropical animals". Science 320, 1296–1297.

Tracy, C. (1976). "A model of the dynamic exchanges of water and energy between a terrestrial amphibian and its environment". Ecological Monographs 46, 293-326.

Tracy, C., Tracy, C. & Turner, J. (1992). "Contrasting Physiological Abilities for Heating and Cooling in an Amphibian (*Rana pipiens*) and a Reptile (*Sauromalus obesus*)". Herpetologica 48(1), 57-60.

Urbina-Cardona, J. & Flores-Villela, O. (2010). "Ecological-Niche Modeling and Prioritization of Conservation-Area Networks for Mexican Herpetofauna". Conservation Biology 24 (4), 1031–1041.

Urrea, F. (2013). "Síntesis del conocimiento actual sobre los sapos *Rhinella atacamensis*, *R. arunco* y *R. spinulosa*". La Chiricoca 16, 4-15.

Veloso, A., Sallaberry, M., Navarro, J., Iturra, P., Valencia, V., Penna, M. & Díaz, N. (1982). "Contribución sistemática al conocimiento de la herpetofauna del extremo norte de Chile". El hombre y los ecosistemas de montaña. MAB 6. Santiago, Chile, 135-265.

Veloso, A. & Navarro, J. (1988). "Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile". Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino 6, 481-539.

Vences, M., Galan, P., Vieites, D., Puente, M., Oetter, K. & Wanke, S. (2002). "Field body temperatures and heating rates in a montane frog population: the importance of black dorsal pattern for thermoregulation". *Annales Zoologici Fennici* 39, 209-220.

Via, S. & Lande, R. (1985). "Genotype–environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity". *Evolution* 39,505–22

Vidal, M., Ortiz, J., C. & Labra, M., A. (2008). "Intraspecific variation in a physiological thermoregulatory mechanism: the case of the lizard *Liolaemus tenuis* (Liolaeminae)". *Revista Chilena de Historia Natural* 81, 171-178.

Villagrán, C., Hinojosa, L.,F. (2005). "Esquema biogeográfico de Chile. En: Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines (eds Llorente Bousquets J, Morrone JJ), pp. 551-577. Jiménez Editores, México.

Wells, D. (2007). "The ecology and behavior of amphibians". The University of Chicago Press. 1146 pp.

Wiens, J. & Donoghue, M. (2004)." Historical biogeography, ecology and species richness". *Trends in Ecology and Evolution* 19, 639-644.

Wiens, J. & Graham, C. (2005). "Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology". *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36, 519.

ANEXOS

Anexo 1. Características ambientales de las localidades de *R. spinulosa*.

Zona	Región	Localidad	T° media anual (°C)	T° máxima período más caliente (°C)	T° mínima período más frío (°C)
Norte	Antofagasta	Katarpe	12,7	23,8	-0,1
Centro	Metropolitana	Farellones	7,5	21,2	-3,3
Sur	Biobío	Antuco	5,9	21,4	-1,5

Anexo 2. Gradiente térmico.



Anexo 3: Datos de ocurrencia de *R. spinulosa* en Chile utilizados para el modelamiento de nicho ecológico correlativo.

Lugar	Región	Latitud	Longitud
Visviri, General Los Lagos	Arica y Parinacota	-17° 36' 36"	-69° 29' 24"
Umaqui	Arica y Parinacota	-17° 44' 24"	-69° 22' 48"
Vioco	Arica y Parinacota	-18° 2' 24"	-69° 16' 12"
Colpa	Arica y Parinacota	-18° 3' 36"	-69° 13' 48"
Caquena	Arica y Parinacota	-18° 3' 36"	-69° 12' 0"
Pacollo	Arica y Parinacota	-18° 10' 48"	-69° 31' 12"
Putre	Arica y Parinacota	-18° 11' 24"	-69° 33' 36"
Putre	Arica y Parinacota	-18° 11' 24"	-69° 16' 12"
Putre	Arica y Parinacota	-18° 12' 0"	-69° 16' 12"
Parinacota	Arica y Parinacota	-18° 12' 36"	-69° 18' 0"
Socoroma	Arica y Parinacota	-18° 15' 36"	-69° 36' 0"
Zapahuira	Arica y Parinacota	-18° 19' 48"	-69° 35' 24"
Chivatambo	Arica y Parinacota	-18° 21' 36"	-69° 16' 48"
Azapa	Arica y Parinacota	-18° 31' 14.4"	-70° 10' 29.6"
Surire	Arica y Parinacota	-18° 40' 48"	-69° 7' 12"
Surire	Arica y Parinacota	-18° 51' 0"	-69° 8' 24"
Isluga	Tarapacá	-19° 13' 48"	-68° 48' 0"
Isluga	Tarapacá	-19° 14' 24"	-68° 51' 0"
Isluga	Tarapacá	-19° 15' 0"	-68° 42' 0"
Quebe	Tarapacá	-19° 27' 36"	-68° 48' 36"
Chusmisa	Tarapacá	-19° 40' 48"	-69° 10' 48"
Cancosa	Tarapacá	-19° 57' 36"	-68° 42' 0"
El Piga	Tarapacá	-20° 1' 48"	-68° 49' 12"
Collacahua	Tarapacá	-20° 7' 48"	-68° 50' 24"
Huasco	Tarapacá	-20° 16' 48"	-68° 53' 24"
Alconcha	Tarapacá	-20° 58' 48"	-68° 33' 0"
Guatacondo	Tarapacá	-21° 1' 48"	-69° 22' 48"
Alconcha	Tarapacá	-21° 3' 36"	-68° 29' 24"
Ollagüe	Antofagasta	-21° 13' 12"	-68° 15' 0"
Carcote	Antofagasta	-21° 16' 48"	-68° 19' 12"
Loa	Antofagasta	-21° 57' 0"	-68° 36' 36"
Volcan San Pedro	Antofagasta	-21° 58' 48"	-68° 21' 0"
Caspana	Antofagasta	-22° 19' 48"	-68° 12' 36"
El Tatio	Antofagasta	-22° 20' 24"	-68° 1' 12"
El Tatio	Antofagasta	-22° 22' 12"	-68° 3' 0"
Chita	Antofagasta	-22° 24' 36"	-68° 10' 12"
Chita	Antofagasta	-22° 25' 12"	-68° 10' 12"

El Tatio	Antofagasta	-22° 25' 48"	-68° 1' 12"
Vado Río Putana	Antofagasta	-22° 31' 48"	-68° 2' 24"
Machuca	Antofagasta	-22° 36' 0"	-68° 3' 36"
Río Grande	Antofagasta	-22° 40' 12"	-68° 13' 48"
Termas de Puritama	Antofagasta	-22° 43' 12"	-68° 2' 24"
Katarpe	Antofagasta	-22° 49' 48"	-68° 12' 0"
Vilama	Antofagasta	-22° 51' 36"	-68° 10' 48"
Pucará	Antofagasta	-22° 53' 24"	-68° 13' 12"
Pucará	Antofagasta	-22° 55' 12"	-68° 11' 24"
Quebrada de Jere	Antofagasta	-23° 11' 24"	-67° 59' 24"
Tumbre	Antofagasta	-23° 19' 12"	-67° 47' 24"
Peine	Antofagasta	-23° 40' 48"	-68° 3' 36"
Tilomonte	Antofagasta	-23° 47' 24"	-68° 6' 36"
Los Andes	Valparaiso	-32° 51' 0"	-70° 10' 12"
Farellones	Metropolitana	-33° 21' 0"	-70° 18' 0"
Lagunillas	Metropolitana	-33° 36' 0"	-70° 16' 48"
Lagunillas	Metropolitana	-33° 36' 36"	-70° 17' 24"
Embalse el Yeso	Metropolitana	-33° 37' 13"	-70° 00' 36"
Baños Morales	Metropolitana	-33° 49' 12"	-70° 3' 36"
Valle Lo Valdés	Metropolitana	-33° 49' 48"	-70° 4' 12"
Valle Lo Valdés	Metropolitana	-33° 49' 48"	-70° 3' 36"
Termas del Flaco	O'Higgins	-34° 57' 36"	-70° 26' 24"
Laguna Nieblas	Maule	-36° 6' 0"	-70° 34' 12"
Termas de Chillan	Bío Bío	36°54' 22"	-71°17'08"
Los Pangues	Bío Bío	-37° 24' 0"	-71° 25' 48"
Los Barros	Bío Bío	37°28'32"	-71°19'10"
Reserva Nacional Ralco	Bío Bío	-37° 57' 36"	-71° 19' 48"

Anexo 4: Porcentaje de contribución de las variables bioclimáticas en la pro-modelación de la distribución potencial actual de *R. spinulosa*.

Variable	Porcentaje de contribución
BIO2	63.8
BIO7	14.6
BIO18	4.6
BIO15	3.4
PET	3.1
BIO5	2.2
BIO13	1.5
BIO14	1.5
BIO9	1.4
BIO3	1.2
BIO8	0.9
BIO17	0.5
BIO19	0.4
BIO4	0.3
BIO6	0.3
BIO12	0.1
AET	0.1
BIO16	0
BIO11	0
AL	0
BIO1	0
BIO10	0

Anexo 5: Promedios y desviación estándar para la masa y el tamaño corporal en cada una de las localidades analizadas de *R. spinulosa* (Promedio±D.E.).

	Norte	Centro	Sur
Masa (g) Media ± D.E.	27±15,14	76,67±8,08	53,67±9,40
SVL (mm) Media ± D.E.	56,63±13,57	82,65±7,74	74,94±5,44

Anexo 6: Resultados de la temperatura corporal en condiciones experimentales ($T_{c_{exp}}$) de *R. spinulosa* en Chile.

Localidad	N	Media \pm D.E.	Mínimo	Máximo
Norte	100	19,76 \pm 1,57	16,60	24,80
Centro	75	20,69 \pm 1,66	18,20	23,60
Sur	206	20,28 \pm 1,67	16,60	25,40



Anexo 7. Resultados de los análisis estadísticos de los parámetros térmicos de *R. spinulosa*: $T_{c_{sel}}$: Temperatura corporal seleccionada, $T_{C_{máx}}$: Temperatura Crítica máxima, $T_{C_{mín}}$: Temperatura Crítica mínima, RTT : Rango Tolerancia Térmica, τ_{cal} : Constante de tiempo térmico de calentamiento, τ_{enf} : Constante de tiempo térmico de enfriamiento, N: norte, C: centro y S: sur, K-W: Kruskal-Wallis.

Variable térmica	Temperatura de aclimatación		Wilcoxon
	10°C	20°C	
$T_{c_{sel}}$	K-W: H=0.89	K-W: H=9.12	
	P=0.6420	$P_{N-C}=0.05$	N: Z=-2,981, P=0,00
		$P_{N-S}=2.5E-03$	C: Z=-1,726, P=0,08
		$P_{C-S}=0.51$	S: Z=-3,614, P=0,00
$T_{C_{máx}}$	K-W: H=6,57	K-W: H=37,73	
	$P_{N-C}=0,02$	$P_{N-C}=1,8E-08$	N: Z=-2,33, P=0,02
	$P_{N-S}=0,05$	$P_{N-S}=1,8E-06$	C: Z=-0,44, P=0,66
	$P_{C-S}=0,42$	$P_{C-S}=0,04$	S: Z=-0,56, P=0,57
$T_{C_{mín}}$	K-W: H=1,13	K-W: H=3,85	
	P=0,55	P=0,1419	N: Z=-0,98, P=0,32
			C: Z=-1,20, P=0,22
		S: Z=-0,66, P=0,50	
RTT	K-W: H=7,55	K-W: H=32,66	
	$P_{N-C}=0,02$	$P_{N-C}=7,7E-07$	N: Z=-2,33, P=0,02
	$P_{N-S}=0,02$	$P_{N-S}=1,5E-06$	C: Z=-0,44, P=0,66
	$P_{C-S}=0,53$	$P_{C-S}=0,21$	S: Z=-0,56, P=0,57
τ_{cal}	Ancova: h=015	Ancova: h=015	
	P=0,4123	P=0,2948	N: Z=-0,57, P=0,56
			C: Z=-0,70, P=0,48
		S: Z=-0,66, P=0,50	
τ_{enf}	Ancova: h=015	Ancova: h=015	
	P=0,4811	P=0,3368	N: Z=-2,64, P=0,00
			C: Z=-0,08, P=0,92
		S: Z=-4,00, P=0,00	

Anexo 8. Procedencia geográfica y temperatura de aclimatación sobre los parámetros térmicos de *R. spinulosa*: $T_{c_{sel}}$: Temperatura corporal seleccionada, $TC_{máx}$: Temperatura Crítica máxima, $TC_{mín}$: Temperatura Crítica mínima, τ_{cal} : Constante de tiempo térmico de calentamiento, τ_{enf} : Constante de tiempo térmico de enfriamiento.

	Norte (n=10)		Centro (n=5)		Sur (n=16)	
	10°C	20°C	10°C	20°C	10°C	20°C
$T_{c_{sel}}$ (°C)						
Media ± D.E. (Rango)	24,02±2,23 (19,33/27,53)	18,15±2,62 (13,87/21,87)	23,16±2,13 (19,27/25,53)	20,78±3,92 (16,33/ 27,40)	23,34±2,88 (17,73/28,93)	21,04±2,39 (16,53/25,53)
$TC_{máx}$ (°C)						
Media ± D.E. (Rango)	37,36±1,32 (35,20/39,80)	38,11±0,99 (37,00/41,40)	36,39±1,04 (34,60/38,40)	36,27±0,50 (35,60/37,00)	36,70±0,77 (35,40/38,80)	36,80±0,92 (34,60/ 38,80)
$TC_{mín}$ (°C)						
Media ± D.E. (Rango)	-1,01±0,52 (-2,40/-0,20)	-1,16±0,65 (-2,60/ 0,00)	-0,89±0,47 (-2,40/-0,40)	-1,03±0,32 (-1,60/-0,60)	-0,93±0,46 (-2,60/0,00)	-0,89±0,71 (-2,40/0,80)
RTT						
Media ± D.E. (Rango)	38,37±1,41 (36,00/41,60)	39,27±1,22 (37,00/ 42,40)	37,29±0,94 (35,20 /38,80)	37,29±0,63 (36,20/38,40)	37,63±0,93 (36,40 /40,20)	37,64±1,06 (34,80 /40,40)
τ_{cal} (τ /min)						
Media ± D.E. (Rango)	6,43±2,66 (2,40/13,11)	7,10±3,83 (2,55/21,20)	9,09±3,43 (5,46/16,67)	9,57±2,96 (5,28/14,19)	8,04±2,88 (4,28/13,70)	8,71±2,87 (3,49/13,89)
τ_{enf} (τ /min)						
Media ± D.E. (Rango)	11,61±2,84 (1,14/14,73)	9,57± 2,16 (6,48/14,89)	14,04±2,04 (11,17/16,68)	14,30± 3,09 (9,98/17,96)	13,81± 3,03 (7,94/19,06)	10,33±3,87 (4,01/16,88)