



**Universidad de Concepción
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Magister en Ciencias con mención en Zoología**

**VARIACIÓN ECOGEOGRÁFICA DEL TAMAÑO CORPORAL DEL ANFIBIO
SEMIDESÉRTICO *RHINELLA ATACAMENSIS***

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la
Universidad de Concepción para optar al grado de Magíster en Ciencias con
mención en Zoología

POR: Felipe Andrés Durán Garcés

Profesor Guía: Claudio Luis Correa Quezada

Julio 2020
Concepción, Chile

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento.



AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi profesor guía, Dr. Claudio Correa Quezada, por su apoyo constante en esta etapa de mi carrera. Sin sus comentarios y conversaciones esta tesis no hubiera sido concretada de igual forma. Al Dr. Juan Carlos Ortiz y Laboratorio de Sistemática y Conservación de Herpetozoos, por facilitar sus dependencias.

A mis colegas, David Espinoza y Jesús Morales, por su invaluable ayuda en terreno. Gracias a ellos los largos recorridos en automóvil a los lugares de muestreo fueron muy amenos.

A mi amigo Nicolás Muñoz, por sus comentarios sobre aspectos metodológicos, y a Camila Arriagada, ambos han sido un gran apoyo durante este proceso.

A la beca CONICYT Magister Nacional año 2018, la cual fue mi medio de subsistencia durante estos años. A los cientos de anfibios muestreados, ya que a pesar de todos los cuidados que tomamos, para realizar esta pequeña contribución a la ciencia, fue necesario perturbar su vivir.

Y especialmente a Doris Garcés Gómez, Juvenal Durán Riffo y Claudio Durán Garcés, mi familia. Su apoyo incondicional es el pilar fundamental en mi vida. Particularmente a Juvenal, mi padre, quién siempre me incentivó a llevar a cabo mis objetivos de la manera más pulcra y rigurosa. Aunque en el presente no está con nosotros, sus enseñanzas son el eje de cada uno de mis pasos.

TABLA DE CONTENIDOS

| | |
|---|-----|
| AGRADECIMIENTOS | iii |
| ÍNDICE TABLAS | v |
| ÍNDICE FIGURAS | vi |
| RESUMEN | vii |
| ABSTRACT..... | ix |
| INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| HIPÓTESIS..... | 6 |
| OBJETIVOS GENERALES | 7 |
| Objetivos específicos..... | 7 |
| MATERIALES Y MÉTODOS..... | 2 |
| Muestreo..... | 2 |
| Variación geográfica del tamaño corporal y dimorfismo sexual..... | 3 |
| Hipótesis y variables ambientales | 4 |
| Modelos | 6 |
| Autocorrelación espacial | 7 |
| RESULTADOS | 8 |
| Variación geográfica del tamaño corporal y dimorfismo sexual..... | 8 |
| Hipótesis ecogeográficas..... | 11 |
| Autocorrelación espacial | 13 |
| DISCUSIÓN | 14 |
| REFERENCIAS..... | 24 |

ÍNDICE TABLAS

| | |
|---|----|
| Tabla 1. Hipótesis propuestas en la literatura para explicar la variación geográfica del tamaño corporal en anfibios. Junto a las variables predictoras se indican entre paréntesis las variables bioclimáticas correspondientes utilizadas en la modelación teórica de información..... | 1 |
| Tabla 2. Tamaños muestrales, tamaños corporales (longitud hocico-cloaca promedio, LHC, \pm desviación estándar, D.E.), precipitación media anual (Pp) y coordenadas de cada una de las localidades muestreadas de <i>Rhinella atacamensis</i> , ordenadas de norte a sur. | 5 |
| Tabla 3. Modelos de regresión lineal entre variables climáticas y la media del tamaño corporal (LHC) de adultos por localidad de <i>Rhinella atacamensis</i> , ranqueados por los valores de AIC_c , desde el mejor al peor modelo. Se muestran solo los siete primeros modelos, ya que a partir del seis no presentan evidencia ($w_i = 0$). Para cada modelo se indican la(s) variable(s) predictora(s) y varios parámetros: R^2 ajustado, número estimado de parámetros (K), valores de AIC_c , deltas de AIC_c (Δ_i) y pesos de Akaike (w_i). Las variables ambientales son: temperatura media anual (BIO1), estacionalidad de la temperatura (BIO4), precipitación media anual (BIO12), índice de diferencia vegetacional normalizado (NDVI) y potencial de evapotranspiración (PET)..... | 13 |

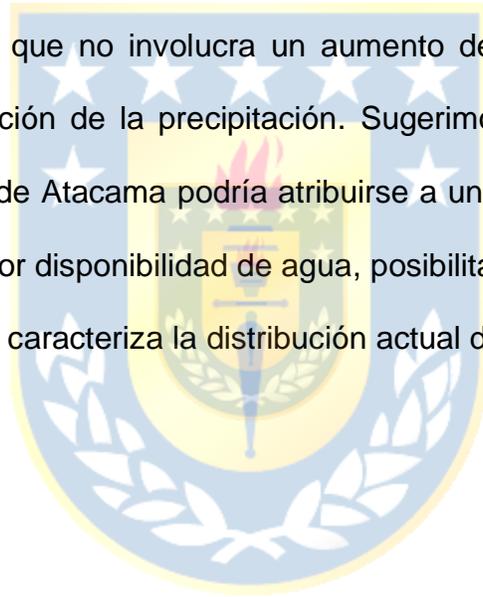
ÍNDICE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1. Localidades y tamaño corporal de <i>Rhinella atacamensis</i> . A: Ubicación geográfica de las 11 localidades incluidas en este estudio (numeradas de acuerdo con la Tabla 2). El área sombreada corresponde a la distribución aproximada de la especie. B: Variación geográfica del tamaño corporal (LHC promedio de cada localidad) en función de la latitud (R^2 ajustado: 0.90). Las fotografías muestran las diferencias de tamaños de machos y hembras de tres localidades representativas (ver Tabla 2). Las barras negras corresponden a 10 cm. | 10 |
| Figura 2. Regresión lineal (Modelo de tipo II) entre el promedio del tamaño corporal (LHC: largo hocico-cloaca) de machos y hembras de <i>Rhinella atacamensis</i> . Los círculos negros representan la medida combinada del tamaño corporal de machos y hembras por localidad. La línea roja representa la isometría (pendiente igual a 1). La línea negra representa la pendiente de la regresión tipo 2 (pendiente = 0.979; valor-p: 0.726). Los números indican la numeración de cada localidad (ver Tabla 2). | 11 |
| Figura 3. Correlogramas espaciales de la I de Moran para el LHC promedio (círculos negros) y los residuales (círculos blancos) del mejor modelo, para las primeras siete clases de distancia entre las 11 localidades de <i>Rhinella atacamensis</i> | 14 |
| Figura 4. Efecto independiente (en porcentaje) de las cinco variables ambientales incluidas en los 15 modelos evaluados, calculadas a través de partición jerárquica. | 16 |
| Figura 5. Regresión lineal entre la precipitación media anual y el tamaño corporal (LHC) promedio de las 11 localidades (números en rojo) de <i>Rhinella atacamensis</i> estudiadas. El área gris corresponde al intervalo de predicción de la media al 95%. | 18 |

RESUMEN

Las causas de la variación geográfica intraespecífica del tamaño corporal en vertebrados ectotermos generalmente se han atribuido a variables ambientales (e.g. temperatura, precipitación) que actúan a una escala temporal ecológica. En anfibios, la investigación de las últimas décadas ha favorecido mecanismos que involucran la disponibilidad de agua como explicación de la variación geográfica del tamaño corporal. Sin embargo, existen escasos estudios de especies terrestres que habitan ambientes desérticos o semidesérticos, donde es más probable que la escasez de agua genere importantes restricciones sobre aspectos fisiológicos y ecológicos. En este estudio se describe la variación geográfica del tamaño corporal del anfibio semidesértico *Rhinella atacamensis*. Esta especie se distribuye por más de 750 km a través de un gradiente latitudinal de aridez, que constituye la transición entre el extremo sur del desierto de Atacama y la región mediterránea de Chile central. Se midió la longitud hocico-cloaca (LHC) de 315 adultos de la especie provenientes de 11 localidades representativas de toda su distribución (25 – 32°S) y se utilizó un enfoque de modelación teórica de información para evaluar el soporte de los datos para diferentes hipótesis ecogeográficas. La modelación se basó explícitamente en ocho hipótesis propuestas en la literatura, que involucran la precipitación, la temperatura, el potencial de evapotranspiración y la productividad primaria. El patrón de variación se ajustó a una clina del tamaño corporal de Bergmann: el LHC promedio de las poblaciones incrementa consistentemente hacia

latitudes mayores. Los dos mejores modelos, junto con el análisis de partición jerárquica, mostraron que la mayor parte de la evidencia soporta la precipitación media anual como predictor del tamaño corporal, favoreciendo la hipótesis de la disponibilidad de agua inversa. Se plantea que la disminución del tamaño corporal a menores latitudes sería el resultado de una menor actividad de forrajeo en respuesta a la disminución de los niveles de precipitación en áreas que también presentan menor productividad (disponibilidad de recursos). Este constituye uno de los pocos ejemplos en anfibios a nivel intraespecífico que no se puede atribuir a la economía de agua, ya que no involucra un aumento de tamaño corporal como respuesta a la disminución de la precipitación. Sugerimos que el inusual patrón encontrado en el sapo de Atacama podría atribuirse a una respuesta adaptativa a las condiciones de menor disponibilidad de agua, posibilitada por la antigüedad del gradiente de aridez que caracteriza la distribución actual de la especie.



ABSTRACT

The causes of intraspecific geographic variation of body size in ectothermic vertebrates have generally been attributed to environmental variables (e.g. temperature, precipitation) that act on ecological time scale. In amphibians, the research of the last decades has favored mechanisms that involve the water availability as explanation of geographic variation of body size. However, there are few studies of terrestrial species that inhabit desert or semi-desert environments, where water scarcity is more likely to create important restrictions on physiological and ecological aspects. This study describes the geographic variation in body size of the semi-desert amphibian *Rhinella atacamensis*. This species is distributed for more than 750 km through a latitudinal aridity gradient that constitutes the transition between the southern tip of the Atacama Desert and the Mediterranean region of central Chile. The snout-vent length (SVL) of 315 adults of the species from 11 representative localities of its entire distribution (25 - 32 ° S) was measured and a theoretical information modeling approach was used to assess the support of the data for different ecogeographic hypotheses. The modeling was explicitly based on eight hypotheses proposed in the literature, involving precipitation, temperature, potential evapotranspiration and primary productivity. The pattern of variation was adjusted to a Bergmann body size cline: the mean SVL of populations consistently increases towards higher latitudes. The two best models, together with the hierarchical partition analysis, showed that most of the evidence supports

precipitation mean annual as predictor of body size, favoring the converse water availability hypothesis. It is proposed that the decrease in body size at lower latitudes would be the result of less foraging activity in response to the decrease in precipitation levels in areas that also have lower productivity (availability of resources). This constitutes one of the few examples in amphibians at intraspecific level that cannot be attributed to water economy since it does not involve an increase in body size in response to decrease in precipitation. We suggest that the unusual pattern found in the Atacama toad could be attributed to an adaptive response to conditions of lower water availability, made possible by the age of the aridity gradient that characterizes the current distribution of the species.



INTRODUCCIÓN

La variación geográfica conserva un rol central en evolución ya que se relaciona con la naturaleza de la especie y el proceso de especiación (Gould & Johnston, 1972). Esta variación se puede presentar como unidades discretas o en forma de gradientes geográficos, y estar relacionada con el clima o con la historia biogeográfica de las especies (Gould & Johnston, 1972; Thorpe, 1987). Las tendencias que presentan cierta regularidad espacial han sido estudiadas como reglas ecogeográficas (Lomolino et al., 2006; Gaston et al., 2008). Entre ellas destaca la relación del tamaño corporal con variables ambientales (Atkinson & Sibly, 1997), ya que el tamaño corporal es un rasgo fuertemente ligado a la ecología y evolución de los organismos (Roff, 1992). La generalización más estudiada de la variación geográfica del tamaño corporal es la regla de Bergmann (Bergmann, 1847; Mayr, 1956; Ashton et al., 2000; Ashton 200a, 2002b; Ashton & Feldman, 2003; Adams & Church, 2008). Esta regla postula que, entre animales endotermos estrechamente relacionados, el tamaño corporal aumenta a menores temperaturas, debido a que los organismos de mayores tamaños corporales tienen una menor superficie de intercambio de calor con el ambiente (menor relación área-volumen) y, por lo tanto, serán capaces de conservarlo en zonas geográficas más frías (Bergmann 1847; ver la traducción en Clauss et al., 2013). Sin embargo, por su alta

correlación a amplias escalas con la temperatura, tradicionalmente el predictor del tamaño corporal ha sido la latitud (Blackburn et al., 1999; Meiri et al., 2007).

La regla de Bergmann no es aplicable en ectotermos debido a sus requerimientos térmicos (Vinarski, 2014), ya que para este tipo de organismos es relevante tanto la conservación como la ganancia de calor (Olalla-Tárraga et al., 2006; Olalla-Tárraga & Rodríguez, 2007; Pincheira-Donoso et al., 2008). Por lo tanto, en ectotermos, la denominación de clina del tamaño corporal de Bergmann hace referencia exclusivamente al patrón de aumento del tamaño corporal a mayores latitudes o altitudes, sin considerar el mecanismo propuesto por Bergmann (Chown & Gaston, 1999; Watt & Salewski, 2011). Para explicar este y otros patrones de variación geográfica del tamaño corporal en ectotermos, se han propuesto diversos mecanismos, entre los cuales los más recurrentes se relacionan con el balance de calor (Olalla-Tárraga et al., 2006; 2007), disponibilidad de agua (Nevo, 1973; Ficetola et al., 2010), disponibilidad de recursos (Rosenzweig, 1968), estacionalidad del ambiente (Mousseau, 1997) y atributos de historia de vida (Morrison & Hero, 2003). Esta variedad de mecanismos putativos resalta las dificultades asociadas para proveer evidencia concluyente para cualquiera de ellos (Gaston & Blackburn, 1999).

Durante la última década, el estudio de estos mecanismos en anfibios ha favorecido principalmente explicaciones relacionadas con la disponibilidad de agua (Ficetola et al., 2010; Gouveia et al., 2013; Gouveia & Correia 2016; Pincheira-Donoso et al., 2018), debido a su fuerte dependencia del agua por la permeabilidad de su piel

(Navas et al., 2014) y actividad (Zug et al., 2001). Esto ha permitido la formulación y evaluación de mecanismos que predicen diferentes patrones de variación del tamaño corporal en relación con variables ambientales (Tabla 1). Entre ellos, un importante aporte surge al considerar que el balance térmico e hídrico están relacionados (e.g. la pérdida de agua a través de la superficie del cuerpo conlleva al mismo tiempo una pérdida de calor), planteando que un mejor descriptor del tamaño corporal involucraría una medida de la pérdida del agua a través de la piel, como también de la energía presente en el ambiente (potencial de evapotranspiración), en vez de la temperatura o disponibilidad de agua por sí solos (Gouveia & Correia, 2016). Sin embargo, estas hipótesis han sido pocas veces formalmente evaluadas en especies que se distribuyen dentro de gradientes de aridez (Goldberg et al., 2017; Guo et al., 2019).

Otros factores importantes que influyen en las tendencias geográficas del tamaño corporal en anfibios son el contexto geográfico y preferencia de hábitat (Olalla-Tárraga et al., 2009; Guo & Lu, 2016; Gouveia & Correia, 2016; Guo et al., 2019). Por ejemplo, en ambientes desérticos o semidesérticos las presiones impuestas por la aridez y las grandes variaciones diarias de temperatura hacen más probable que los anfibios respondan con adaptaciones morfológicas y/o de comportamiento a estas variables (Ward 2009). En contraste, en linajes de anfibios acuáticos se espera que el efecto de la disponibilidad de agua sobre el tamaño corporal sea irrelevante (Gouveia & Correia, 2016). Por lo tanto, los ambientes desérticos o semidesérticos ofrecen la oportunidad de estudiar los efectos de la disponibilidad de agua sobre la variación geográfica del tamaño corporal; sin embargo, aún son

escasos los estudios que han utilizado como modelo especies de anfibios que habitan este tipo de ambientes (Nevo 1973; Amor et al., 2009; 2011).

El Desierto de Atacama, ubicado en el extremo norte de Chile, se considera uno de los lugares más secos del planeta (Clarke, 2006). Aunque se postula que la extrema aridez de este desierto se remonta al Mioceno tardío (Dunai et al., 2005), las condiciones que presenta actualmente se habrían instalado durante el Plio-Pleistoceno (Villagrán & Hinojosa, 2005). El único anfibio que ha logrado colonizar el extremo sur del Desierto de Atacama es el sapo de Atacama (*Rhinella atacamensis*), anuro endémico de la zona semidesértica de Chile que presenta una notable variación geográfica en el tamaño corporal y el patrón de coloración (Cei, 1962; Sallaberry et al., 2007; Correa et al., 2008; 2012; 2013; Lobos et al., 2013; Figura 1). Su distribución se extiende latitudinalmente por más de 750 km entre el desierto de Atacama (25°S) y la zona mediterránea del centro del país (32°S), en una zona de transición climática en que las precipitaciones (Figura 1A) y la productividad van disminuyendo gradualmente hacia el sur, mientras que la estacionalidad se va acentuando (Armesto et al., 1993; Luebert & Plischoff, 2006). En gran parte de su distribución se encuentra en simpatria con *Pleurodema thaul*, pero solamente *R. atacamensis* tiene poblaciones en la parte más árida de este rango (25-27°S) por lo que se considera un verdadero habitante del desierto (Cei 1961, 1962, Correa et al., 2008). Inicialmente se consideraba que esta especie se restringía a unas pocas localidades aisladas entre Paposos (Región de Antofagasta) y el río Huasco (Región de Atacama) (25-29°S), donde habita principalmente en sistemas hídricos permanentes, pero de reducido tamaño. Estudios de esas

poblaciones revelaron diferencias interpoblacionales tanto de coloración y dimorfismo sexual (menos evidente en la población de Paposo), como de tamaño corporal (Cei, 1961, 1962). El grado de variación intraespecífica de la coloración y del tamaño corporal es aún mayor al considerar las poblaciones que conforman el rango sur de distribución (Región de Coquimbo, ~30-32°S; Sallaberry et al., 2007; Correa et al., 2008). Los adultos de estas poblaciones son de mayor tamaño y poseen una coloración dorsal diferente a los de las poblaciones del extremo norte (Correa et al., 2012; ejemplares de la localidad 9 de la Figura 1B), a tal punto que Cei (1961, 1962) los consideró como pertenecientes a otra especie. Aunque actualmente se conoce mejor la distribución geográfica de *R. atacamensis* (revisado en Correa et al., 2008), la magnitud y forma (e.g. patrón clinal o agrupaciones discretas) en la que se presenta la variación del tamaño corporal no ha sido investigada en toda su distribución.

El alto nivel de variación fenotípica entre las poblaciones de *R. atacamensis*, las cuales se distribuyen a través de un extenso gradiente de aridez, brinda una interesante oportunidad para estudiar las causas de la variación del tamaño corporal a nivel intraespecífico. En este estudio primero se describe la variación geográfica del tamaño corporal de esta especie, incluyendo su dimorfismo sexual, a lo largo de todo su rango de distribución. Luego, utilizando datos de localidades representativas y a través de un enfoque de modelación teórica de información, evaluamos las predicciones derivadas de las hipótesis relacionadas con la disponibilidad de agua como mecanismo principal. Sin embargo, debido a que el tamaño corporal es un rasgo complejo y su variación geográfica es un fenómeno que puede estar

influenciado por múltiples factores (Gould & Johnston, 1972), también consideramos hipótesis que involucran la temperatura, productividad primaria y estacionalidad (Tabla 1) como mecanismos que podrían interaccionar e influir en la variación de este rasgo. Nosotros hipotetizamos que la precipitación será el principal predictor del tamaño corporal en el sapo de Atacama, debido a que es un factor que comienza a ser limitante hacia el norte de la distribución de la especie y a la antigüedad del gradiente de aridez.

HIPÓTESIS

Considerando que: a) el tamaño corporal es un rasgo complejo que puede ser el resultado de la interacción de múltiples variables ambientales, b) la literatura indica que la variación geográfica del tamaño corporal a nivel intraespecífico en anuros ha sido explicada por diferentes mecanismos relacionados a la disponibilidad de agua, balance de calor, estacionalidad y productividad del ambiente y, c) el contexto ambiental donde se distribuye *R. atacamensis* muestra gradientes ambientales relacionados a cada una de las hipótesis evaluadas (Precipitación, productividad primaria, estacionalidad y temperatura), ya que corresponde a la transición entre una región desértica a una de tipo mediterránea, en el presente trabajo, se utilizó una metodología de investigación que involucra múltiple hipótesis competidoras. Las ocho hipótesis evaluadas se muestran en la Tabla 1, junto con la predicción del patrón geográfico y su mecanismo correspondiente.

OBJETIVOS GENERALES

- 1) Describir el patrón de variación geográfica del tamaño corporal de *R. atacamensis* en toda su distribución.
- 2) Identificar los potenciales factores responsables de la variación geográfica del tamaño corporal del anfibio semidesértico *R. atacamensis*.

Objetivos específicos

- Obtener medidas del LHC de localidades representativas de toda la distribución de *R. atacamensis*
- Evaluar el dimorfismo sexual del tamaño corporal a lo largo de la distribución de *R. atacamensis*.
- Extraer los valores de las diferentes variables climáticas para cada una de las localidades muestreadas.
- Generar modelos equivalentes a de cada una de las hipótesis evaluadas.

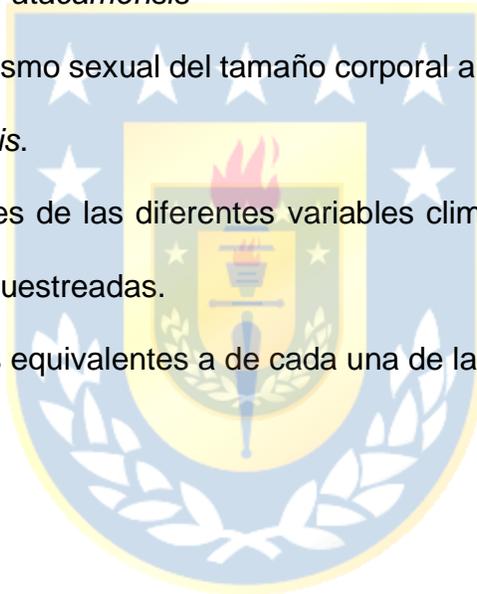


Tabla 1. Hipótesis propuestas en la literatura para explicar la variación geográfica del tamaño corporal en anfibios. Junto a las variables predictoras se indican entre paréntesis las variables bioclimáticas correspondientes utilizadas en la modelación teórica de información.

| Hipótesis | Variable predictorora | Relación predicha con el tamaño corporal | Mecanismo (Referencias clave) |
|--------------------------------|---|--|--|
| Disponibilidad de agua | Precipitación media anual (BIO12) | Negativo | Una menor relación área-volumen dada por mayores tamaños corporales determina una menor superficie de pérdida de agua (Nevo, 1973) |
| Disponibilidad de agua inversa | Precipitación media anual (BIO12) | Positivo | La actividad de los anfibios se relaciona frecuentemente con una alta disponibilidad de agua y periodos húmedos, permitiendo mayores tiempos de forrajeo que promueven mayores tamaños corporales en zonas de mayor precipitación (Zug et al., 2001) |
| Conservación del agua | Potencial de evapotranspiración (PET) | Negativo | La pérdida de agua conlleva la pérdida de calor, por lo tanto, el balance térmico está íntimamente ligado al balance hídrico en los anfibios. Así, una menor relación área-volumen dada por mayores tamaños corporales reduce la capacidad del ambiente de remover agua y calor desde la superficie corporal (Gouveia & Correia, 2016) |
| Estacionalidad | Estacionalidad de la temperatura (BIO4) | Negativo | Los individuos de poblaciones que experimentan largas temporadas de actividad favorables son más grandes que los que experimentan temporadas de actividad más cortas y fluctuantes (Mousseau, 1997) |
| Resistencia a la inanición | Estacionalidad de la temperatura (BIO4) | Positivo | Mayores tamaños corporales permiten mayores reservas de energía para hacer frente a periodos de menor disponibilidad de recursos, en comparación a menores tamaños corporales (Ashton, 2002), debido a que la tasa de almacenamiento de energía es mayor que la de consumo (ver discusión de Valenzuela-Sánchez et al., 2015) |
| Productividad primaria | NDVI máximo | Positivo | Una mayor disponibilidad de alimento otorga la posibilidad de alcanzar mayores tamaños corporales (Rosenzweig, 1968; Olalla-Tárraga & Rodríguez, 2007) |
| Balance de calor | Temperatura media anual (BIO1) | Negativo | Un mayor tamaño corporal permite una mayor inercia térmica, otorgando ventajas a ectotermos termoreguladores de mayores tamaños en climas fríos. Inversamente, en ectotermos termoconformistas, pequeños tamaños corporales son favorecidos en zonas más frías ya que permiten menores tiempos de calentamiento (Olalla-Tárraga & Rodríguez, 2007) |
| Regla del tamaño-temperatura | Temperatura media anual (BIO1) | Negativo | Los tiempos de maduración en la mayoría de los ectotermos son de mayor duración en climas fríos, lo que resulta en mayores tamaños corporales (Anguilleta & Dunham, 2003) |

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo

Se midió el tamaño corporal (LHC) de 315 adultos de *R. atacamensis* provenientes de 11 localidades representativas de toda su distribución (Figura 1A). La mayor parte de las medidas se tomaron in situ (los ejemplares fueron medidos, fotografiados y liberados en el mismo sitio de captura), pero también se incluyeron unos pocos ejemplares de las colecciones MZUC (Universidad de Concepción) y DBGUCH (Universidad de Chile). Las medidas fueron tomadas con un calliper digital con precisión de 0.01 mm. El límite sur de la distribución de *R. atacamensis* no está claro debido a que alrededor de los 32°S hay una zona de hibridación con su especie hermana *R. arunco* (Correa et al., 2013), por lo que el muestreo se restringió hasta la cuenca del río Choapa (Palquial) para incluir solamente poblaciones puras de *R. atacamensis*. En cada localidad, los individuos fueron muestreados a lo largo del mismo sistema hídrico dentro de una distancia máxima de 4 km (Palquial), con la excepción de Llanos de Challe, a la cual se agregaron unos pocos individuos de otro sitio a 22,5 km al este (Canto del Agua), ubicado en la misma cuenca hidrográfica. El sexo y madurez de los individuos fue determinado considerando algunas características externas y la presencia (machos) o ausencia de actividad vocal. Los machos adultos tienen callosidades nupciales en el primer dedo de las extremidades anteriores, coloración amarillenta de fondo y piel lisa. Las hembras

adultas tienen una coloración clara con marcadas manchas oscuras, piel con pequeñas espinas en la zona dorsal y contextura más robusta (Ceí 1961, 1962).

Variación geográfica del tamaño corporal y dimorfismo sexual

Se calculó la media, valor mínimo y máximo del LHC para cada localidad. Estas tres variables mostraron una fuerte correlación (r de Pearson > 0.89 y $p < 0.001$ en todas las comparaciones entre pares de variables), por lo que se decidió utilizar solo la media del LHC en los análisis posteriores. Esto permite la comparación con estudios previos en otras especies de anuros, ya que la media poblacional ha sido utilizada recurrentemente en estudios de la variación geográfica del tamaño corporal a nivel intraespecífico (e.g. Valenzuela-Sánchez et al., 2015, Boaratti & Rodrigues Da Silva, 2015). Para evaluar la forma y magnitud de la variación geográfica del tamaño corporal de *R. atacamensis* se obtuvo un modelo lineal utilizando el tamaño corporal y latitud como variables. La normalidad de los datos por localidad fue evaluada a través de la prueba de Shapiro-Wilk.

El dimorfismo sexual fue evaluado a través de diferentes análisis. Primero se examinó el dimorfismo sexual del tamaño corporal de todas las muestras con una prueba U de Mann-Whitney. Además, se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) considerando la latitud como variable continua y el sexo como factor, para evaluar el efecto de la interacción sobre la diferenciación entre localidades. El índice de dimorfismo sexual fue calculado como la diferencia entre el \log_{10} del

promedio del tamaño corporal por localidad entre machos y hembras (SSD; Monnet & Cherry, 2002). Luego, se evaluó la extensión geográfica del dimorfismo sexual del tamaño corporal (i.e. Regla de Rensch) a través de una regresión del eje mayor (modelo tipo II), ajustando el SSD de los machos contra el SSD de las hembras, que se comparó con la pendiente de valor 1 (la que representa la hipótesis nula de isometría entre sexos). El modelo de regresión tipo II fue realizado con el paquete “smatr” del programa R (versión 3.6.1; R Core Team, 2019).

Hipótesis y variables ambientales

Las coordenadas geográficas de cada localidad fueron utilizadas para obtener las variables climáticas desde las superficies climáticas construidas para Chile por Pliscoff et al., (2014). Estas superficies fueron construidas con las temperaturas y precipitaciones mensuales entre los años 1950 al 2000 y están disponibles con una resolución espacial de 1 km². Se analizó la relación entre las variables ambientales y el tamaño corporal para determinar qué variable explica mejor la variación geográfica del tamaño corporal, como se muestra en la Tabla 1. El NDVI proporciona valores que son altamente correlacionados con la masa fotosintética y productividad primaria (Pettorelli et al., 2005). Los datos de NDVI, disponibles con una resolución espacial de 30 segundos, fueron descargados desde <http://ivfl-info.boku.ac.at/> (Vuolo et al., 2012). Luego se obtuvo el NDVI máximo para cada localidad, el cual se utilizó como un proxy de la oferta alimenticia máxima que puede entregar el sistema. El potencial de evapotranspiración (PET)

fue obtenido desde CGIAR-CSI Soil-Water Balance Database (Trabucco & Zomer, 2010), según lo propuesto por Gouveia & Correia (2016). Para la extracción de los valores de las variables climáticas, NDVI y PET se utilizó el paquete de R “Raster” (Hijmans & Etten, 2012).

Tabla 2. Tamaños muestrales, tamaños corporales (longitud hocico-cloaca promedio, LHC, \pm desviación estándar, D.E.), precipitación media anual (Pp) y coordenadas de cada una de las localidades muestreadas de *Rhinella atacamensis*, ordenadas de norte a sur.

| N° | Localidad | Número de individuos por localidad | LHC (mm) \pm D.E. | Pp (mm) | Latitud (°S) | Longitud (°O) |
|----|--------------------|------------------------------------|---------------------|---------|--------------|---------------|
| 1 | Paposo | 48 | 71.1 \pm 5.6 | 14 | -25.026 | -70.453 |
| 2 | Las Breas | 12 | 66.6 \pm 3.3 | 17 | -25.500 | -70.401 |
| 3 | Mostazal | 27 | 70.6 \pm 4.8 | 47 | -26.682 | -69.571 |
| 4 | Vega Cebollar | 42 | 75.4 \pm 4.1 | 34 | -27.153 | -69.608 |
| 5 | Quebrada Los Sapos | 23 | 78.1 \pm 3.8 | 40 | -28.080 | -70.410 |
| 6 | Llanos de Challe | 21 | 80.8 \pm 6.6 | 40 | -28.117 | -71.086 |
| 7 | Los Pajaritos | 34 | 91.0 \pm 5.6 | 64 | -29.458 | -70.771 |
| 8 | Cochiguaz Alto | 9 | 86.3 \pm 6 | 104 | -30.261 | -70.326 |
| 9 | Socos | 25 | 93.9 \pm 8.1 | 127 | -30.731 | -71.491 |
| 10 | Canela Alta | 30 | 103.1 \pm 6.6 | 167 | -31.386 | -71.420 |
| 11 | Palquial | 46 | 97.7 \pm 7.4 | 228 | -31.888 | -70.945 |

Modelos

Para identificar los mecanismos potenciales que han producido la variación geográfica del tamaño corporal de *R. atacamensis* se utilizó un modelamiento teórico de información (Burnham & Anderson, 2002). Para esto se utilizaron como variables predictoras los datos bioclimáticos, el NDVI y el PET, generando en total 15 modelos candidatos de regresión lineal simple (múltiple en el caso de más de un predictor) para cada una de las seis hipótesis (Tabla 2), considerando sólo la interacción entre dos variables para facilitar la interpretación de los resultados en el caso de existir una interacción positiva. Los modelos fueron evaluados utilizando el Criterio de Información de Akaike corregido para pequeños tamaños de muestra (AICc; Burnham & Anderson, 1998). Luego se compararon los valores de AICc de cada modelo con el mínimo AICc ($\Delta AICc$), con el fin de interpretar fácil y rápidamente la evidencia (Burnham & Anderson, 2002). También se utilizó el AIC ponderado (AICw) para evaluar la incerteza de cada modelo (Burnham & Anderson, 2002). Se incluyeron las razones de evidencia para comparar la verosimilitud relativa de los modelos (w_a/w_b ; donde w_a es la verosimilitud para el modelo a y w_b la del modelo b; Lukacs et al., 2007). Todos los análisis fueron realizados en el programa R.

Para evaluar y obtener una interpretación simple de la contribución relativa de los factores ambientales sobre el tamaño corporal, se realizó un análisis de particionamiento jerárquico (HP; Chevan & Sutherland 1991; Olea et al., 2010). Este análisis permite identificar independientemente el porcentaje de variación explicada por cada factor causal (Chevan & Sutherland 1991; Mac Nally, 2000;

2002), eliminando los problemas producidos por la multicolinealidad. Para esto se utilizó el paquete hier.part implementado en R (v 1.0.4; Walsh & Mac Nally 2013).

Autocorrelación espacial

Finalmente, se evaluó la autocorrelación espacial del tamaño corporal y los residuales del mejor modelo usando el índice I de Moran, el cual se utilizó para construir correlogramas usando siete clases de distancia con el paquete pgirmess v1.6.9 (Giraudoux et al., 2018) implementado en el programa R.



RESULTADOS

Variación geográfica del tamaño corporal y dimorfismo sexual

La media total del LHC de los 315 individuos adultos (190 machos, 125 hembras) fue 84 mm (d.e.= 13.2 mm). El LHC promedio fue de 83.2 mm (d.e.= 11.9 mm) en machos y 85.1 mm (d.e. = 13.9 mm) en hembras, valores que no presentaron diferencias significativas entre sí ($U = 10.386$, $P = 0.0598$). Entre las 11 localidades muestreadas, el LHC promedio mínimo para machos y hembras se encontró en Las Breas (65.4 y 67.83 mm, respectivamente), mientras que el LHC promedio máximo fue alcanzado en Canela Alta, tanto para hembras como machos (112.8 mm y 110.9 mm, respectivamente). Es necesario destacar que no hay superposición entre los rangos de los individuos medidos entre estas dos localidades y que solo hay una leve superposición entre los rangos de las localidades extremas (Paposo y Palquial). En todas las localidades (excepto Mostazal) los tamaños mínimos se presentaron en machos, mientras que los máximos siempre fueron alcanzados por hembras (excepto Paposo).

El análisis de covarianza (ANCOVA) no muestra una interacción significativa entre la latitud y sexo sobre el tamaño corporal ($F = 0.075$, $P = 0.784$). Además, la regresión lineal tipo II realizada con los índices de dimorfismo sexual no muestra diferencias con la pendiente de isometría (Figura 2), indicando que no existe un patrón de dimorfismo sexual del tamaño corporal a lo largo de la distribución de la

especie. Por lo tanto, los siguientes análisis fueron realizados considerando ambos sexos por localidad.

Se observó un claro patrón de disminución del tamaño corporal (LHC) hacia el norte de la distribución de la especie ($R^2 = 0.91$; pendiente = 4.92), que es consistente con una clina del tamaño corporal de Bergmann (Figura 1B).



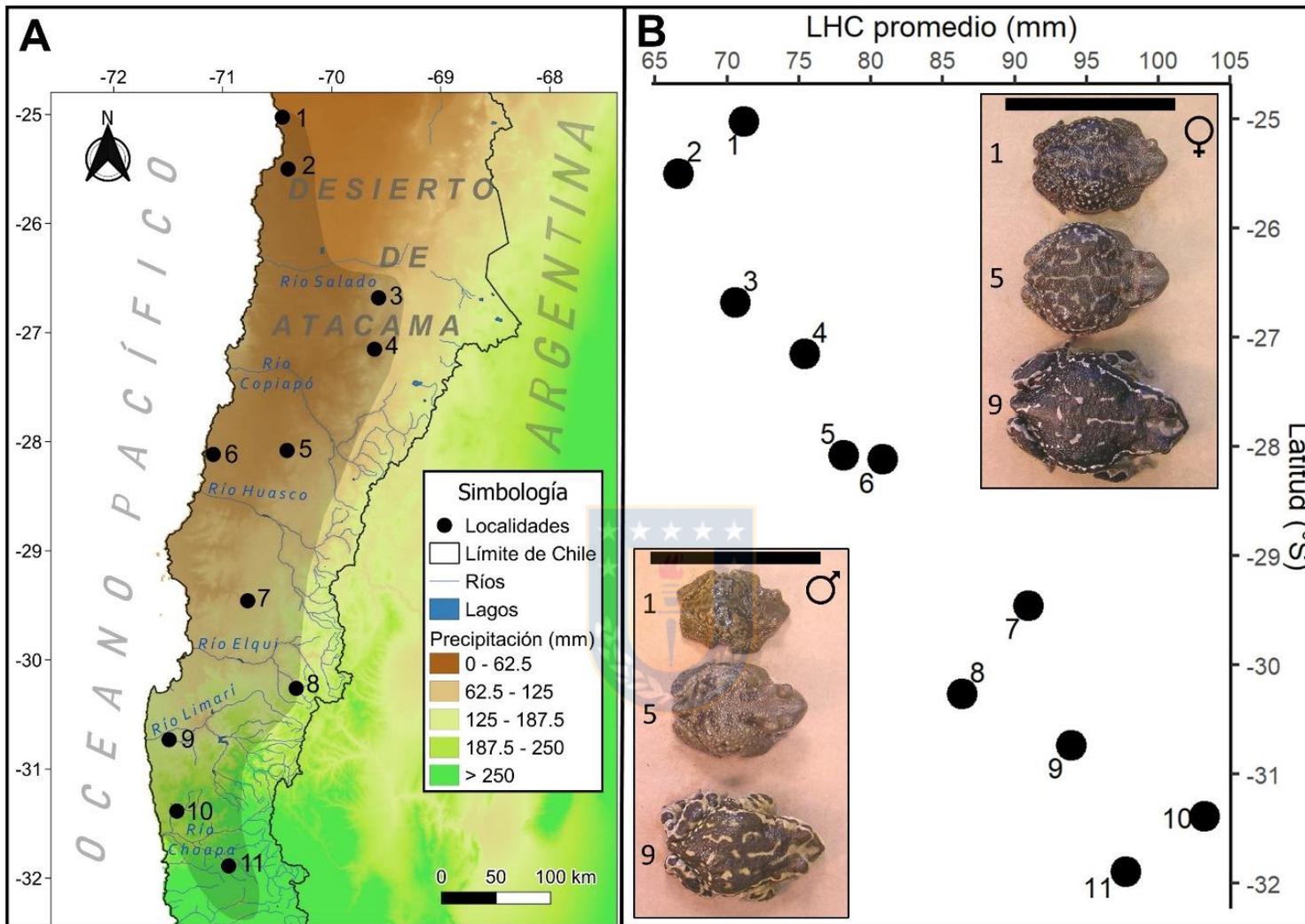


Figura 1. Localidades y tamaño corporal de *Rhinella atacamensis*. A: Ubicación geográfica de las 11 localidades incluidas en este estudio (numeradas de acuerdo con la Tabla 2). El área sombreada corresponde a la distribución aproximada de la especie. B: Variación geográfica del tamaño corporal (LHC promedio de cada localidad) en función de la latitud (R^2 ajustado: 0.90). Las fotografías muestran las diferencias de tamaños de machos y hembras de tres localidades representativas (ver Tabla 2). Las barras negras corresponden a 10 cm.

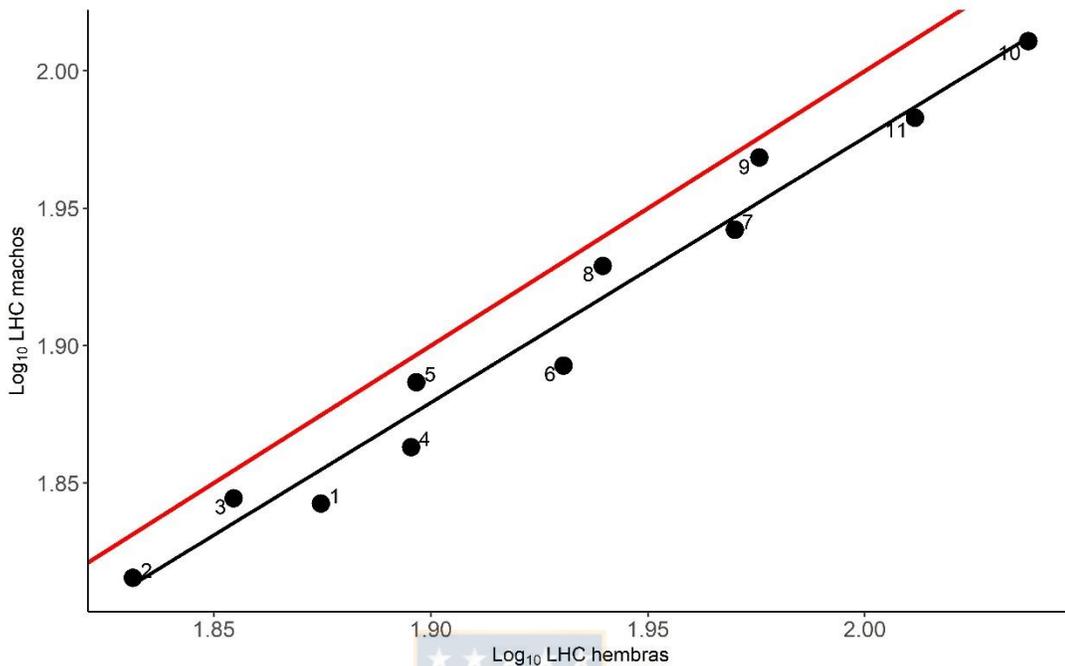


Figura 2. Regresión lineal (Modelo de tipo II) entre el promedio del tamaño corporal (LHC: largo hocico-cloaca) de machos y hembras de *Rhinella atacamensis*. Los círculos negros representan la medida combinada del tamaño corporal de machos y hembras por localidad. La línea roja representa la isometría (pendiente igual a 1). La línea negra representa la pendiente de la regresión tipo 2 (pendiente = 0.979; valor-p: 0.726). Los números indican la numeración de cada localidad (ver Tabla 2).

Hipótesis ecogeográficas

El mejor modelo obtenido con el AICc (Tabla 2) indica que la variación del tamaño corporal se explica mejor por la interacción entre la precipitación media anual (BIO12) y la estacionalidad de la temperatura (BIO4). La precipitación media

anual y NDVI fueron incluidos por sí solos en el segundo y tercer mejor modelo respectivamente. La cantidad de evidencia explicada por el primer y segundo modelo es aproximadamente la misma (0.47 y 0.41, respectivamente), lo que indica que ambos modelos tienen un similar soporte de los datos (Johnson & Omland, 2004). Por su parte, la estacionalidad de la temperatura, al ser incluida por sí sola, apareció como el sexto mejor modelo. Según las razones de evidencia, el mejor modelo fue 1.15 y 5.44 veces más probable que el segundo y tercer modelo ranqueado, y 7.81×10^4 y 2.44×10^4 veces más probable que el último y penúltimo mostrados en la Tabla 2. Al considerar la contribución independiente de cada variable ambiental se observa que la precipitación media anual explica el 41.9% de la variabilidad, seguido por el NDVI con un 31.1% (Figura 4).

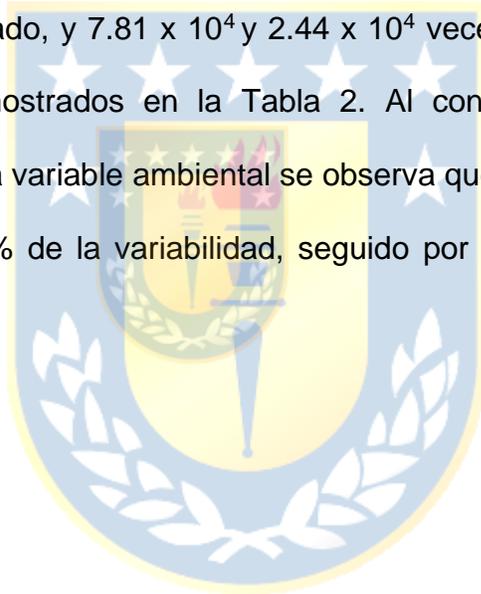


Tabla 3. Modelos de regresión lineal entre variables climáticas y la media del tamaño corporal (LHC) de adultos por localidad de *Rhinella atacamensis*, ranqueados por los valores de AIC_c, desde el mejor al peor modelo. Se muestran solo los siete primeros modelos, ya que a partir del seis no presentan evidencia ($w_i = 0$). Para cada modelo se indican la(s) variable(s) predictor(a)s y varios parámetros: R² ajustado, número estimado de parámetros (K), valores de AIC_c, deltas de AIC_c (Δ_i) y pesos de Akaike (w_i). Las variables ambientales son: temperatura media anual (BIO1), estacionalidad de la temperatura (BIO4), precipitación media anual (BIO12), índice de diferencia vegetacional normalizado (NDVI) y potencial de evapotranspiración (PET).

| | Modelo | R² ajustado | K | AIC_c | Δ_i | w_i |
|---|---------------|-------------------------------|----------|------------------------|------------------------------|-------------------------|
| 1 | BIO4, BIO12 | 0.89 | 5 | 78.52 | 0.00 | 0.47 |
| 2 | BIO12 | 0.73 | 3 | 78.8 | 0.28 | 0.41 |
| 3 | NDVI | 0.65 | 3 | 81.9 | 3.39 | 0.09 |
| 4 | BIO12, PET | 0.80 | 5 | 85.33 | 6.81 | 0.02 |
| 5 | BIO12, NDVI | 0.79 | 5 | 85.83 | 7.31 | 0.01 |
| 6 | BIO4 | 0.44 | 3 | 86.79 | 8.28 | 0.01 |
| 7 | NDVI, BIO1 | 0.69 | 5 | 90.17 | 11.66 | 0.00 |

Autocorrelación espacial

Finalmente, el tamaño corporal presentó autocorrelación espacial en las primeras dos clases de distancia (I de Moran=0.84, P = 0.001, e I de Moran = 0.56, P = 0.003, respectivamente), indicando que solo las poblaciones más cercanas

tienen tamaños corporales similares (Figura 3), lo cual es concordante con el patrón geográfico clinal que se puede observar en la Figura 1B. Por su parte, los residuales del mejor modelo no presentaron autocorrelación espacial.

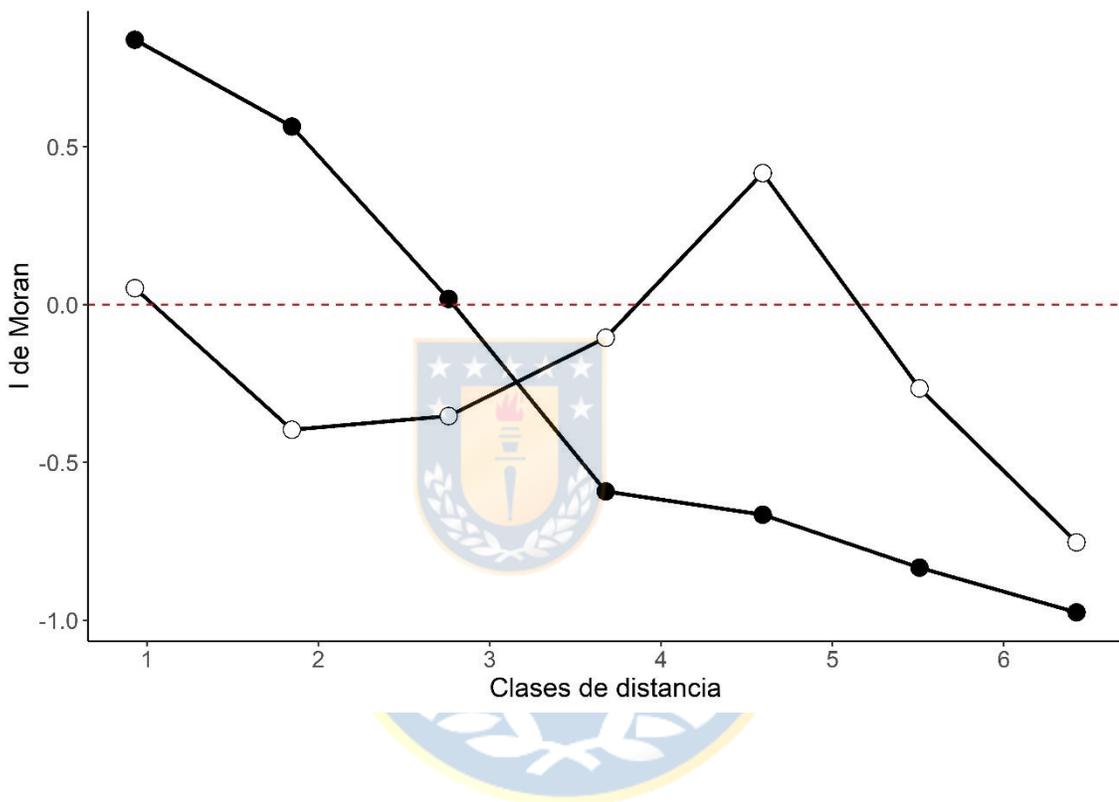


Figura 3. Correlogramas espaciales de la I de Moran para el LHC promedio (círculos negros) y los residuales (círculos blancos) del mejor modelo, para las primeras siete clases de distancia entre las 11 localidades de *Rhinella atacamensis*.

DISCUSIÓN

Los resultados muestran que la variación geográfica del tamaño corporal de *R. atacamensis* se ajusta a una clina del tamaño corporal de Bergmann (Figura 1B), la cual se asocia directamente con la precipitación (Figura 5). Además, la presencia de la precipitación en los dos mejores modelos (Tabla 3) y su alto efecto independiente (Figura 4) favorecen la hipótesis de la disponibilidad de agua inversa (Tabla 1). Este resultado constituye el ejemplo más claro de este tipo de clina descrito hasta ahora en anuros, así como también el único caso donde esta hipótesis es favorecida en anfibios. Además, este es el único estudio intraespecífico en anuros donde se han evaluado explícitamente hipótesis ecogeográficas en el contexto de un gradiente de aridez que culmina en una zona desértica (Figura 1A). También, corroboramos las observaciones hechas por Cei (1961;1962) en la zona norte de la distribución de la especie, en las cuales se describió un aumento clinal del tamaño corporal con la latitud, y mostramos que ese patrón se extiende a lo largo de toda su distribución. Adicionalmente, los datos muestran que no existe un patrón geográfico de dimorfismo sexual consistente con la Regla de Rensch (Figura 2; Liao & Chen 2012), lo que concuerda con lo hallado por Cei (1961) en tres localidades de la zona más septentrional de la especie (Paposo, Copiapó y río Huasco; 25-29°S).

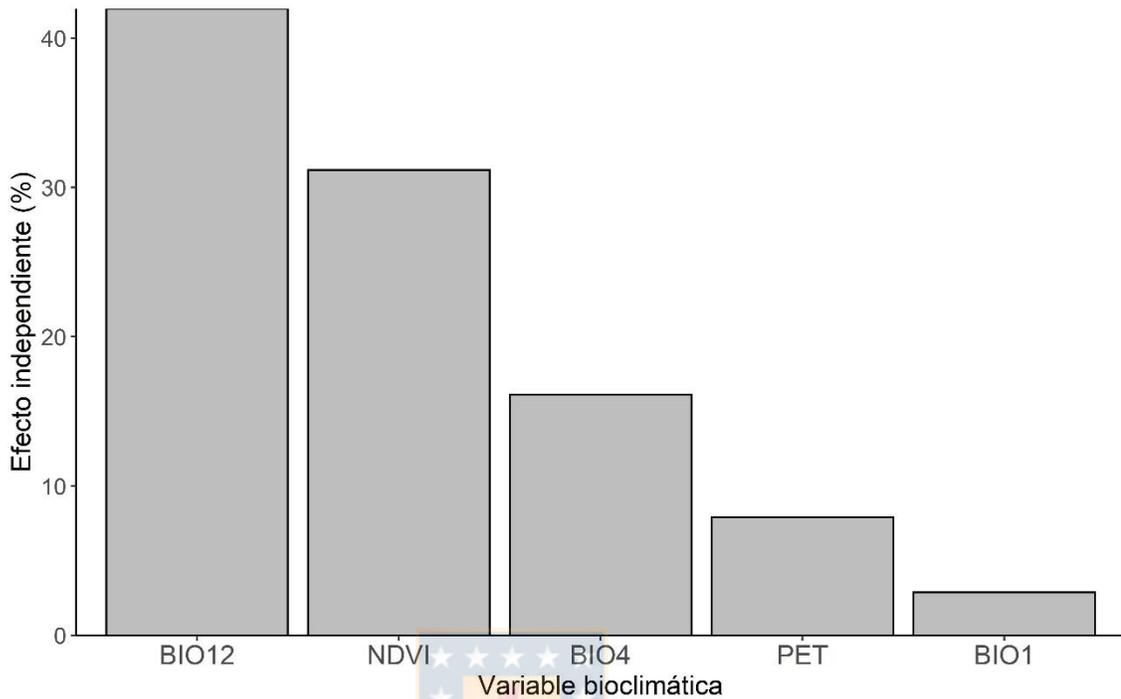


Figura 4. Efecto independiente (en porcentaje) de las cinco variables ambientales incluidas en los 15 modelos evaluados, calculadas a través de partición jerárquica.

La preponderancia de la precipitación como principal predictor del tamaño corporal es consistente con trabajos previos realizados a nivel intraespecífico en regiones desérticas. De esta manera, nuestros resultados se añaden a lo encontrado en otras especies que habitan zonas con restricciones hídricas y gradientes de aridez como *Acris crepitans*, en Norteamérica (Nevo, 1973), *Bufo viridis* en Turquía (Kutrup et al., 2006) y *Pelophylax saharicus* (Amor et al., 2009) y *Bufo boulengeri* (Amor et al., 2011) en el Sahara occidental. Sin embargo, en ninguno de esos estudios se utilizó un enfoque de modelación teórica de la

información para evaluar el soporte de la relación con esta variable, por lo que no son comparables con el presente estudio en cuanto a la evaluación explícita de hipótesis que involucren otras variables ambientales. Otros ejemplos relevantes, debido a la similitud climática con la distribución de *R. atacamensis*, son los hallazgos reportados en las especies *Dendropsophus minutus* (Oyamaguchi et al., 2016) y el sapo común asiático *Duttaphrynus melanostictus* (Guo et al., 2019). *Dendropsophus minutus* habita un gradiente climático que se extiende entre una zona de lluvia continua (Amazonas) y otra con una larga estación seca (Cerrado), escenario análogo a la transición climática dentro de la distribución de *D. melanostictus*, en Asia (Guo et al., 2019). En ambas especies, la precipitación fue propuesta como el principal predictor del tamaño corporal (aunque para *D. minutus* Boaratti & Rodrigues Da Silva, 2015 proponen la temperatura como principal predictor). Sin embargo, el patrón de disminución del tamaño corporal hacia ambientes más áridos junto con el ajuste a una clina del tamaño corporal de Bergmann y el soporte para la hipótesis de la disponibilidad de agua inversa en *R. atacamensis*, convierten a esta especie en un caso particular entre los ejemplos mencionados.

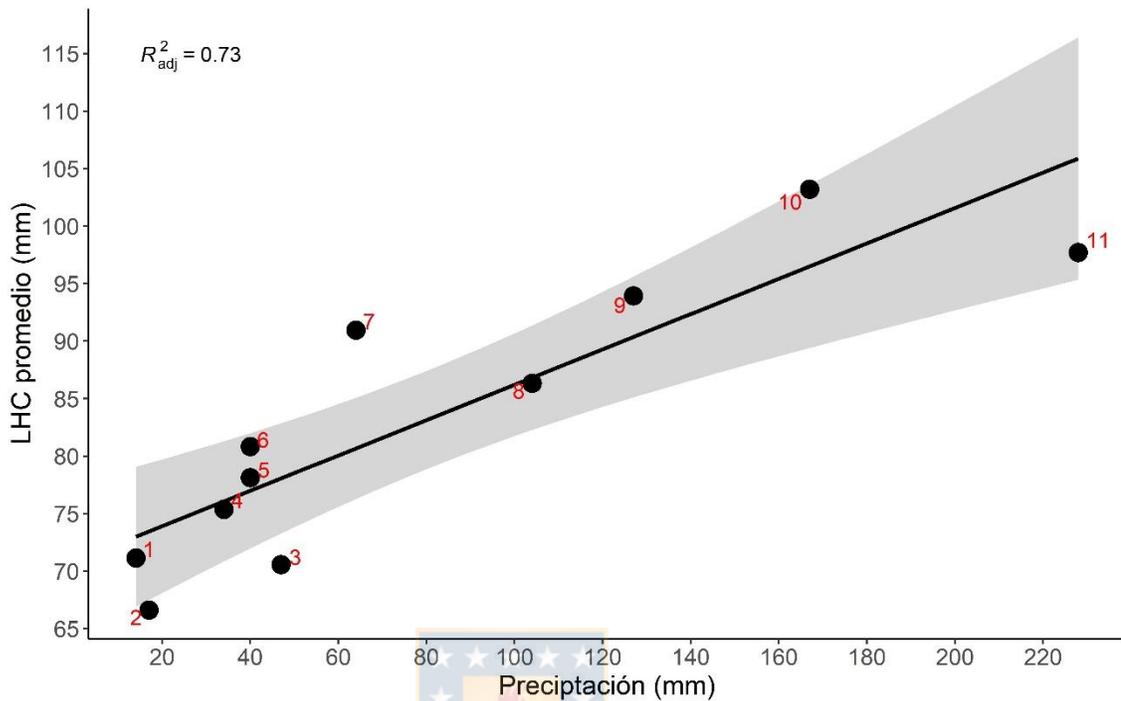


Figura 5. Regresión lineal entre la precipitación media anual y el tamaño corporal (LHC) promedio de las 11 localidades (números en rojo) de *Rhinella atacamensis* estudiadas. El área gris corresponde al intervalo de predicción de la media al 95%.

De acuerdo con el mecanismo de la disponibilidad de agua inversa (Tabla 1), las mayores precipitaciones a mayores latitudes permitirían que los individuos del sapo de Atacama permanezcan activos durante periodos más largos, otorgando mejores oportunidades de forrajeo ya que, a su vez, en estas latitudes existe una mayor disponibilidad de alimento, como se refleja en la importancia del NDVI en los resultados (ver Tabla 3 y Figura 4). Evidencia experimental indica que la

actividad de forrajeo en anfibios se ve limitada en condiciones de menor humedad ambiental (Feder & Londos, 1984) como las que experimentan las poblaciones de *R. atacamensis*, particularmente en el extremo norte de su distribución. Explicaciones similares, en donde la disponibilidad de alimento relacionada con la precipitación estaría produciendo variación geográfica del tamaño corporal, han sido planteadas para algunos reptiles (Amarello et al., 2010) y mamíferos (Tom-Yov & Geffen, 2006) que habitan regiones áridas. Por otro lado, la presencia de la estacionalidad en el mejor modelo es congruente con el clima presente hacia el sur de la distribución de la especie. Debido al clima mediterráneo, se presentan inviernos suaves y húmedos (entre abril y octubre) y veranos secos (entre diciembre y febrero; Almeyda & Sáez, 1958; Di Castri & Hajek, 1976). En estas condiciones, la estacionalidad generaría presiones selectivas en contra de los individuos de menores tamaños corporales durante las épocas de sequía y escasez de alimento (Boyce, 1978; Murphy, 1985), favoreciendo a los individuos con mayores tamaños corporales, al permitirles hacer frente a las temporadas de escasez (Mousseau, 1997; Valenzuela-Sánchez et al., 2015). Bajo este escenario, en el norte de su distribución se verían favorecidos los individuos que primero alcancen su etapa adulta, dando como resultados menores tamaños corporales (Green & Middleton, 2003). Esto concuerda con las observaciones de que los individuos de las poblaciones más septentrionales se reproducen durante todo el año (se observan larvas en todos los estadios y cordones ovígeros al mismo tiempo), las que podrían ser

adaptaciones a un acondicionamiento forzoso al limitado hábitat (Cei, 1962). Sin embargo, para evaluar directamente estas observaciones se requieren estudios de la estratificación etaria de las poblaciones a lo largo de toda la distribución de la especie (e.g. Cvetković et al., 2008; Liao & Lu, 2010; 2012).

La disminución del tamaño corporal en ambientes de menor precipitación corresponde a un patrón rara vez observado en anfibios, y sugiere que la respuesta no involucra la economía de agua, como se espera en estas condiciones ambientales. Esto podría explicarse debido a que en la distribución norte de la especie (al norte de los 29°30'S), las poblaciones habitan principalmente sistemas aislados con aguas permanentes (Correa et al., 2008) y presentan comportamientos asociados como ocultarse bajo piedras en aguas corrientes o cerca de sus orillas (Cei, 1962). Además, esta especie presenta hábitos nocturnos (Pincheira-Donoso et al., 2018), lo cual les permite evitar las mayores tasas de deshidratación producidas por las temperaturas diurnas (Ward 2009). Esto también explica la nula evidencia a favor de las hipótesis relacionadas a la temperatura y la economía del agua (Tabla 2). De esta manera, nuestros resultados son los primeros en que se ha encontrado evidencia que favorece la hipótesis de la disponibilidad de agua inversa bajo un marco de investigación de múltiples hipótesis, ya que hasta ahora la información no había sido concluyente. Por ejemplo, para las especies de caudados *Triturus carnifex* y *Salamandrina terdigitata* la evidencia que favorecía esta hipótesis no fue

categorica debido a factores de confusión (i.e. información genética) y bajos tamaños muestrales (Ficetola et al., 2010; Romano & Ficetola, 2010). El patrón predicho por esta hipótesis también fue reportado en el sapo de cuatro ojos (*Pleurodema thaul*, Rivas et al., 2018), anfibio que comparte gran parte de su distribución con *R. atacamensis* (Correa et al., 2008). A pesar de que en aquel trabajo no evaluaron directamente esta hipótesis, mostraron que su variación geográfica corresponde a una clina del tamaño corporal de Bergmann que se relaciona con las temperaturas mínimas y la precipitación (Rivas et al., 2018). Estos patrones paralelos en poblaciones simpátricas de diferentes especies aportan evidencia de que estas clinas podrían ser adaptativas (Endler 1986), sugiriendo que el gradiente de aridez ha ejercido una fuerte presión sobre el tamaño corporal de ambas especies.

Finalmente, nuestros análisis no revelaron la existencia de tendencias geográficas relacionadas al dimorfismo sexual, lo que indica que los factores ambientales que explican la variación geográfica del tamaño corporal en *R. atacamensis* afectan de forma similar a machos y hembras. Sin embargo, en un estudio de campo realizado en la localidad de Llanos de Challe (28°S), se encontró un moderado dimorfismo sexual sesgado hacia las hembras (Pincheira-Donoso et al., 2018). Estas diferencias entre los resultados a nivel local y el patrón general podrían estar reflejando diferentes procesos que ocurren a nivel de microhábitat (Shine, 1989; Blanckenhorn et al., 2006). Para reevaluar este

fenómeno a diferentes niveles, se recomienda utilizar un número sustancialmente mayor de muestras de ambos sexos y extender los estudios de campo, como los realizados por Pincheira-Donoso et al. (2018), a otras localidades.

En síntesis, nuestros resultados muestran que la clina del tamaño corporal de Bergmann observada en el sapo de Atacama podría explicarse principalmente por la influencia de la precipitación sobre la actividad de forrajeo y su interacción con la estacionalidad del ambiente. Esto aporta evidencia favorable a lo sugieren Tom-Yov & Geffen (2006), quienes proponen que en regiones áridas los factores relacionados a la disponibilidad de agua que determinan la oferta de alimento son los que principalmente producirían tendencias como las clinas del tamaño corporal de Bergmann. Aunque los enfoques correlacionales y de evaluación explícita de múltiples hipótesis son útiles para identificar los factores ambientales que estarían modulando la variación de rasgos como el tamaño corporal, se requieren enfoques experimentales (Guillaumet et al., 2008), como experimentos de jardín común, para determinar los mecanismos subyacentes y evaluar directamente la componente genética detrás de su variación geográfica. Sin embargo, la persistencia del gradiente de aridez, ligada directamente a la antigüedad del desierto de Atacama, el patrón clinal paralelo presente en *P. thaul* (Rivas et al., 2018), y la distribución ancestral de *R. atacamensis* sugerida por la distribución de su especie hermana, *R. arunco*, que la reemplaza hacia al sur (~32-38°S, Correa et al., 2012, 2013), sugieren un proceso adaptativo generado

como respuesta al establecimiento de las poblaciones de *R. atacamensis* en el límite sur del desierto de Atacama. Por otro lado, la ausencia de evidencia para soportar las hipótesis de disponibilidad y conservación del agua (Tabla 1) sugiere que la variación geográfica del tamaño corporal en el sapo de Atacama no involucra mecanismos relacionados a la economía del agua, y que otro tipo de factores, como el comportamiento nocturno y la elección de hábitat, tienen un rol importante en el estudio de los patrones de variación geográfica de anfibios (Guo & Lu, 2016). Por lo tanto, sugerimos considerar factores ecológicos y/o etológicos en futuros trabajos que investiguen los mecanismos intraespecíficos de la variación geográfica del tamaño corporal. Además, a pesar de que el enfoque de modelación teórica de información con múltiples hipótesis competidoras (Ficetola et al., 2010) ha sido una metodología utilizada frecuentemente en estudios intraespecíficos de la variación geográfica del tamaño corporal en anfibios, no ha sido aplicada en la mayoría de los estudios de especies de climas desérticos o semidesérticos, por lo que sugerimos su utilización en contextos climáticos similares para poder realizar comparaciones bajo un marco metodológico estándar.

REFERENCIAS

- Adams DC & JO Church. 2008. Amphibians do not follow Bergmann's rule. *Evolution* 62(2): 413-420.
- Almeyda E & F Sáez. 1958. Recopilación de mapas climáticos de Chile y mapas sinópticos retrospectivos. Ministerio de Agricultura, Santiago, Chile, 195 pp.
- Amarello M, EM Nowak, EN Taylor, GW Schuett, RA Repp, PC Rosen & SrDL Hardy 2010. Potential environmental influences on variation in body size and sexual size dimorphism among Arizona populations of the western diamond-backed rattlesnake (*Crotalus atrox*). *Journal of Arid Environments* 74(11): 1443-1449.
- Amor N, S Farjallah & K Said. 2009. Morphometric variation in the Tunisian green frog, *Rana saharica* Anura: Ranidae. *African Zoology* 44(2): 194-203.
- Amor N & F Sarra. 2011. Morphological variation of the African green toad, *Bufo boulengeri* (Amphibia: Anura) in Tunisia. *Pakistan Journal of Zoology* 43(5).
- Armesto JJ, PE Vidiella & JR Gutiérrez. 1993. Plant communities of the fog-free coastal desert of Chile: plant strategies in a fluctuating environment. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 271-282.
- Angilletta JrMJ & Dunham AE. 2003. The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *The American Naturalist* 162(3): 332-342.
- Ashton KG. 2002a. Do amphibians follow Bergmann's rule? *Canadian Journal of Zoology* 80(4): 708-716.

Ashton KG. 2002b. Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule. *Global Ecology and Biogeography*. 11: 505-523.

Ashton KG, MC Tracy, AD Queiroz. 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? *The American Naturalist* 156(4): 390-415.

Ashton KG & CR Feldman. 2003. Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution* 57(5):1151-1163.

Atkinson D & RM Sibly. 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends in Ecology & Evolution* 12(6): 235-239.

Bergmann C. 1847. Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien* 3: 595-708.

Blackburn TM, KJ Gaston & N Loder. 1999 Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5: 165-74.

Blanckenhorn WU, RC Stillwell, KA Young, CW Fox & KG Ashton. 2006. When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude?. *Evolution* 60(10): 2004-2011.

Boaratti AZ & FR Rodrigues-Da Silva. 2015. Relationships between environmental gradients and geographic variation in the intraspecific body size of three species of frogs (Anura). *Austral Ecology* 40(8): 869-876.

Boyce MS. 1978. Climatic variability and body size variation in the muskrats (*Ondatra zibethicus*) of North America. *Oecologia* 36(1): 1-19.

Burnham KP & DR Anderson. 2002. A practical information-theoretic approach. Model selection and multimodel inference, 2nd ed. Springer, New York.

Cei, J. M. 1961. *Bufo arunco* (Molina) y las formas chilenas de *Bufo spinulosus* Wiegmann. Investigaciones Zoológicas Chilenas 7: 59-81.

Cei, J. M. 1962. Batracios de Chile. Santiago. Ediciones Universidad de Chile. 128 + cviii p.

Chevan A & S Sutherland. 1991. Hierarchical partitioning. The American Statistician 45(2): 90-96.

Chown SL & KJ Gaston. 1999. Exploring links between physiology and ecology at macro-scales: the role of respiratory metabolism in insects. Biological Reviews 74(1): 87-120.

Clarke JDA. 2006. The antiquity of the aridity in the Chilean Atacama Desert. Geomorphology 73:101–114. doi: [10.1016/j.geomorph.2005.06.008](https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2005.06.008)

Clauss M, MT Dittmann, DW Müller, C Meloro & D Codron. 2013. Bergmann's rule in mammals: a cross-species interspecific pattern. Oikos 122(10): 1465-1472.

Correa C, M Sallaberry, P Jara-Arancio, G Lobos, ER Soto, MA Méndez. 2008b. Amphibia, Anura, Bufonidae, *Rhinella atacamensis*: altitudinal distribution extension, new records and geographic distribution map. Check List 4: 478-484.

Correa CL, MA Méndez, A Veloso & M Sallaberry. 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.

Correa, C., Mendez, MA., Araya, S., Lobos, G., & Palma, RE. 2013. A hybrid zone of two toad sister species, *Rhinella atacamensis* and *R. arunco* (Anura: Bufonidae), defined by a consistent altitudinal segregation in watersheds. Revista Chilena de Historia Natural 86(2): 115-125.

- Cvetković D, N Tomašević, GE Ficetola, J Crnobrnja-Isailović & C Miaud. 2009. Bergmann's rule in amphibians: combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among populations in the common toad *Bufo bufo*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 47(2): 171-180.
- Dunai TJ, GA González López, J Juez-Larré. 2005. Oligocene/Miocene age of aridity in the Atacama Desert revealed by exposure dating of erosion sensitive landforms. *Geology* 33: 321–324.
- Di Castri F & ER Hajek. 1976. *Bioclimatología de Chile*.
- Endler JA. 1986. *Natural selection in the wild* (No. 21). Princeton University Press.
- Feder ME & PL Londos PL. 1984. Hydric constraints upon foraging in a terrestrial salamander, *Desmognathus ochrophaeus* (Amphibia: Plethodontidae). *Oecologia* 64(3): 413-418.
- Ficetola GF, S Scali, M Denoël, G Montinaro, TD Vukov, MA Zuffi & E Padoa-Schioppa. 2010. Ecogeographical variation of body size in the newt *Triturus carnifex*: comparing the hypotheses using an information-theoretic approach. *Global Ecology and Biogeography* 19(4): 485-495.
- Gaston KJ, SL Chown & KL Evans. 2008 Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *Journal of Biogeography* 35(3): 483-500.
- Giraudoux P, MP Giraudoux & S MASS. 2018. Package 'pgirmess'.
- Gould SJ & RF Johnston. 1972. Geographic variation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3(1): 457-498.
- Gouveia SF, R Dobrovolski, P Lemes, FA Cassemiro & JAF Diniz-Filho. 2013. Environmental steepness, tolerance gradient, and ecogeographical rules in glassfrogs (Anura: Centrolenidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 108(4): 773-783.

- Gouveia SF & I Correia. 2016. Geographical clines of body size in terrestrial amphibians: water conservation hypothesis revisited. *Journal of biogeography* 43(10): 2075-2084.
- Goldberg J, D Cardozo, F Brusquetti, D Bueno Villafañe, GA Caballero & C Bianchi. 2018. Body size variation and sexual size dimorphism across climatic gradients in the widespread treefrog *Scinax fuscovarius* (Anura, Hylidae). *Austral Ecology* 43(1): 35-45.
- Guillaumet A, J Ferdy, E Desmarais, B Godelle & PA Crochet. 2008. Testing Bergmann's rule in the presence of potentially confounding factors: a case study with three species of Galerida larks in Morocco. *Journal of Biogeography* 35(4): 579-591.
- Guo C & X Lu. 2016. Lifestyle-based approaches provide insights into body size variation across environmental gradients in anurans. *Evolutionary Biology* 43(2): 208-214.
- Guo C, S Gao, A Krzton & L Zhang. 2019. Geographic body size variation of a tropical anuran: effects of water deficit and precipitation seasonality on Asian common toad from southern Asia. *BMC evolutionary biology* 19(1): 208.
- Hijmans RJ & JV Etten. 2012. raster: Geographic analysis and modeling with raster data. R package version 2.0-05. <http://CRAN.R-project.org/package=raster>.
- Johnson JB & Omland KS. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19(2): 101108.
- Kutrup B, U Bulbul & N Yilmaz. 2006. Effects of the ecological conditions on morphological variations of the green toad, *Bufo viridis*, in Turkey. *Ecological Research* 21(2): 208-214.
- Luebert F & P Plischoff. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile. Editorial Universitaria, Santiago.

- Liao WB & W Chen W. 2012. Inverse Rensch's rule in a frog with female-biased sexual size dimorphism. *Naturwissenschaften* 99(5): 427-431.
- Liao W & X Lu. 2012. Adult body size = $f(\text{initial size} + \text{growth rate} \times \text{age})$: explaining the proximate cause of Bergman's cline in a toad along altitudinal gradients. *Evolutionary Ecology* 26(3): 579-590.
- Liao WB & X Lu. 2010. Age structure and body size of the Chuanxi Tree Frog *Hyla annectans chuanxiensis* from two different elevations in Sichuan (China). *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology* 248(4): 255-263.
- Lobos G, M Vidal, C Correa, A Labra, H Díaz-Páez, A Charrier, F Rabanal, S Díaz & C Tala. 2013. Anfibios de Chile, un desafío para la conservación. Ministerio del Medio Ambiente, Fundación Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias de la Universidad de Chile y Red Chilena de Herpetología. Santiago. 104 p.
- Lomolino MV, BR Riddle & JH Brown. 2006. *Biogeography*, 3rd edn. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.
- Lukacs PM, WL Thompson, WL Kendall, WR Gould, JrPF Doherty, KP Burnham & DR Anderson. 2007. Concerns regarding a call for pluralism of information theory and hypothesis testing. *Journal of Applied Ecology* 44(2): 456-460.
- Mayr E. 1956. Geographic character gradients and climatic adaptation. *Evolution* 10: 105-108.
- Mac Nally R. 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: the distinction between—and reconciliation of—'predictive' and 'explanatory' models. *Biodiversity & Conservation* 9(5): 655-671.
- Mac Nally R. 2002. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity & Conservation* 11(8): 1397-1401.

Meiri S & GH Thomas. 2007. The geography of body size—challenges of the interspecific approach. *Global Ecology and Biogeography* 16(6): 689-693.

Morrison C. & JM Hero. 2003. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology* 72(2): 270-279.

Monnet JM & MI Cherry. 2002. Sexual size dimorphism in anurans. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 269(1507): 2301-2307.

Mousseau TA. 1997. Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. *Evolution*, 51(2): 630-632.

Murphy EC. 1985. Bergmann's rule, seasonality, and geographic variation in body size of house sparrows. *Evolution* 39(6): 1327-1334.

Navas CA, MM Antoniazzi & CA Jared. 2005. A preliminary assessment of anuran physiological and morphological adaptation to the Caatinga, a Brazilian semi-arid environment. S Morris & A Vosloo (Eds.). *Animals and Environments, Proceedings of the Third International Conference of Comparative Physiology and Biochemistry*, vol. 1275, Elsevier, Cambridge and Oxford, pp. 298-305.

Nevo E. 1973. Adaptive variation in size of cricket frogs. *Ecology* 54(6): 1271-1281.

Olalla-Tárraga MÁ & MÁ Rodríguez. 2007. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. *Global Ecology and Biogeography* 16(5): 606-617.

Olalla-Tárraga MÁ, MÁ Rodríguez, & BA Hawkins. 2006. Broad-scale patterns of body size in squamate reptiles of Europe and North America. *Journal of Biogeography* 33(5): 781-793.

- Olalla-Tárraga MÁ, JAF Diniz-Filho, RP Bastos & MÁ Rodríguez. 2009. Geographic body size gradients in tropical regions: water deficit and anuran body size in the Brazilian Cerrado. *Ecography* 32(4): 581-590.
- Olea PP, P Mateo-Tomas & Á De Frutos. 2010. Estimating and modelling bias of the hierarchical partitioning public-domain software: implications in environmental management and conservation. *PLoS One* 5(7).
- Oyamaguchi HM, E Oliveira & TB Smith. 2017. Environmental drivers of body size variation in the lesser treefrog (*Dendropsophus minutus*) across the Amazon-Cerrado gradient. *Biological Journal of the Linnean Society* 120(2): 363-370.
- Pettorelli N, JO Vik, A Mysterud, JM Gaillard, CJ Tucker & NC Stenseth. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in ecology & evolution* 20(9): 503-510.
- Pincheira-Donoso D, T Tregenza & DJ Hodgson. 2007 Body size evolution in South American *Liolaemus* lizards of the boulengeri clade: A contrasting reassessment. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 2067–2071.
- Pincheira-Donoso D, C Bachrati, S Cotter, E Brandreth, J Cole, E Daly, C King, L Montgomery, E Ortega, T Reed, A Sajez, J Smith, TJ Van Der Westhuizen, A Williams & J Canto. 2018 Field observations on the natural history and breeding behavior of the Atacama toad *Rhinella atacamensis*, (Anura: Bufonidae) from Chile. *67*: 25–31.
- Pincheira-Donoso D, S Meiri, M Jara, MA Olalla-Tárraga & DJ Hodgson. 2019. Global patterns of body size evolution are driven by precipitation in legless amphibians. *Ecography* 42(10): 1682-1690.
- Plischoff P, F Luebert, HH Hilger & A Guisan. 2014. Effects of alternative sets of climatic predictors on species distribution models and associated estimates of extinction risk: A test with plants in an arid environment. *Ecological Modelling*, 288: 166-177.

- R Core Team. 2019. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2013.
- Rivas J, A Quiero, M Penna & NA Velásquez. 2018. Body-size variation across environmental gradients in an ectothermic organism: An intraspecific approach to ecogeographic patterns. *Herpetologica* 74(3): 191-198.
- Rosenzweig ML. 1968. The strategy of body size in mammalian carnivores. *American Midland Naturalist*: 299-315.
- Romano A & GF Ficetola. 2010. Ecogeographic variation of body size in the spectacled salamanders (*Salamandrina*): influence of genetic structure and local factors. *Journal of biogeography* 37(12): 2358-2370.
- Roff D. 1992. The evolution of life histories. New York: Chapman and Hall.
- Sallaberry M, E Soto, C Correa & MA Méndez. 2007a. Geographic distribution: *Bufo atacamensis* (Atacama Toad; Sapo de Rulo). *Herpetological Review* 38(2):214.
- Shine R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64(4): 419-461.
- Yom-Tov Y. & E Geffen. 2006. Geographic variation in body size: the effects of ambient temperature and precipitation. *Oecologia* 148(2): 213-218.
- Trabucco A & RJ Zomer. 2010. Global high-resolution soil-water balance geospatial database. CGIAR-CSI GeoPortal Available: <http://www.cgiar.csi.org>.
- Valenzuela-Sánchez A, AA Cunningham & C Soto-Azat. 2015. Geographic body size variation in ectotherms: effects of seasonality on an anuran from the southern temperate forest. *Frontiers in zoology* 12(1): 37.

Villagrán C, LF Hinojosa, J Llorente-Bousquets & JJ Morrone. 2005. Esquema biogeográfico de Chile. Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y Tópicos Afines: Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática. Las prensas de Ciencias, UNAM, Mexico City, 551-557.

Vinarski MV. 2014. On the applicability of Bergmann's rule to ectotherms: the state of the art. *Biology Bulletin Reviews* 4(3): 232-242.

Vuolo F, M Mattiuzzi, A Klisch & C Atzberger. 2012. Data service platform for MODIS Vegetation Indices time series processing at BOKU Vienna: current status and future perspectives.

Walsh C & R Mac Nally. 2013. Package hier. part: hierarchical partitioning, version 1.0-4. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Ward D. 2016. *The biology of deserts*. Oxford University Press.

Watt C & V Salewski. 2011. Bergmann's rule encompasses mechanism: a reply to Olalla-Tárraga (2011). *Oikos* 120(10): 1445-1447.

Zug GR, L Vitt & JP Caldwell. 2001. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic press.

