



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES Y AGRIMENSURA

*AMPLIANDO LA INTERPRETACIÓN FUNCIONAL DE LOS ECOSISTEMAS DE
INSELBERGS: UNA PERSPECTIVA DESARROLLADA A PARTIR DEL ESTUDIO
MULTIFOCAL DE LOS ANFIBIOS Y REPTILES DEL PARAJE TRES CERROS*



Por

Piñeiro José Miguel

Director: Dr. Marangoni Federico

Co-Director: Dr. Cajade Rodrigo

*Trabajo de Tesis para optar al título de Doctor de la Universidad Nacional del
Nordeste en Biología*

-2021-

*Porque fue en ese regazo que consiguió la prestancia,
de andar con las uñas sucias, pero tener limpia el alma....*

(Pai Zini)

*Dedicado a mis padres, Silvia y José Luis.
A mis hermanos Josevi, Foli y Ceci.
A mis abuelos Popa y Popo.*

ÍNDICE GENERAL

-RESUMEN	6
-CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL- “FLORECER DE ROCAS”	
1.1. MARCO TEÓRICO.....	9
1.2. Área de estudio.....	15
1.3. <i>Hipótesis y objetivos</i>	18
1.3.1. <i>Hipótesis</i>	18
1.3.2. <i>Objetivo general</i>	18
1.3.3. <i>Objetivos específicos</i>	18
1.4. DISEÑO EXPERIMENTAL Y METODOLOGÍA DE LOS MUESTREOS.....	21
1.4.1. <i>Etapa 1</i>	22
1.4.2. <i>Etapa 2</i>	27
1.5. <i>Tratamiento de los individuos capturados en los muestreos de ambas etapas</i>	30
1.6. BIBLIOGRAFÍA.....	31
1.7. ANEXOS.....	38
-CAPÍTULO II. DIVERSIDAD- “ROCAS Y ESCAMAS”	
2.1. INTRODUCCIÓN.....	44
2.1.1. <i>Diversidad: Conceptos, relación inselbergs/herpetofauna</i>	44
2.1.2. <i>Objetivos</i>	48
2.2. METODOLOGÍA.....	49
2.2.1. <i>Muestreo de anfibios y reptiles</i>	49
2.2.2. <i>Diseño de análisis</i>	49
2.2.3. <i>Análisis de datos</i>	50
2.2.3.1. <i>Cálculo de la diversidad alfa</i>	50
2.2.3.2. <i>Cálculo de la Diversidad beta</i>	53
2.2.3.3. <i>Análisis comparativo con otras áreas de Corrientes</i>	54
2.3. RESULTADOS.....	56
2.3.1. <i>Riqueza y abundancia de especies</i>	56
2.3.1.1. <i>Etapa 1: Muestreo Inselberg</i>	56
2.3.1.2. <i>Etapa 2: Muestreo Llanura</i>	56
2.3.2. <i>Variación temporal de la riqueza de especies y abundancia de individuos</i>	59
2.3.3. <i>Comparaciones de diversidad</i>	60
2.3.3.1. <i>Inselberg vs Llanura</i>	60

2.3.3.2. Cerro vs Pedimento vs Llanura.....	63
2.3.3.3. Cerro Nazareno vs Cerro Chico.....	67
2.3.3.4. Ambientes Inselbergs.....	70
2.3.4. <i>Inventario general de especies</i>	75
2.3.5. <i>Análisis comparativo con otras áreas</i>	76
2.4. DISCUSIÓN	78
2.4.1. <i>Riqueza y abundancia de especies</i>	78
2.4.2. <i>Variación temporal de la riqueza de especies y abundancia de individuos</i>	79
2.4.3. <i>Comparaciones de diversidad</i>	80
2.4.3.1 Inselberg vs Llanura.....	80
2.4.3.2. Cerro vs Pedimento vs Llanura.....	82
2.4.3.3. Cerro Nazareno vs Cerro Chico.....	85
2.4.3.4. Ambientes Inselbergs.....	86
2.4.4. <i>Análisis comparativo de diversidad en áreas de Corrientes</i>	87
2.5. BIBLIOGRAFÍA	89
2.6. ANEXOS	98

-CAPÍTULO III. ECOLOGÍA-“TIEMPO DEL AGUA”

3.1. INTRODUCCIÓN	121
3.1.1. <i>Variación en el tamaño corporal</i>	121
3.1.2. <i>Estructura de edades y dimorfismo sexual en el tamaño corporal (SSD)</i>	123
3.1.3. <i>Objetivos</i>	124
3.2. METODOLOGÍA	125
3.2.1. <i>Muestreo de anuros</i>	125
3.2.2. <i>Medidas morfométricas</i>	126
3.2.3. <i>Técnica de esqueletocronología</i>	127
3.2.4. <i>Análisis de datos</i>	130
3.2.5. <i>Parámetros relacionados con la edad</i>	131
3.2.6. <i>Patrones de crecimiento</i>	131
3.3. RESULTADOS	132
3.3.1. <i>Tamaño corporal y dimorfismo sexual de las especies de anfibios de los inselbergs</i>	132
3.3.2. <i>Análisis de las tres especies más representada de los inselbergs: Scinax fuscovarius, Odonthophrynus americanus y Melanophryniscus atroluteus</i>	132
3.3.3. <i>Análisis óseo</i>	136
3.3.4. <i>Parámetros relacionados con la edad y patrones de crecimiento</i>	138

3.4. DISCUSIÓN	148
3.4.1. <i>Variación en el tamaño corporal</i>	148
3.4.2. <i>Dimorfismo sexual en el tamaño corporal (SSD)</i>	151
3.4.3. <i>Estructura de edades y patrones de crecimiento</i>	153
3.5. BIBLIOGRAFIA	155
3.6. ANEXOS	162

-CAPÍTULO IV. BIOGEOGRAFÍA- “AMANECER DESDE EL NAZARENO”

4.1. INTRODUCCIÓN	165
4.1.1. <i>Biogeografía: Conceptos generales, relación inselbergs</i>	165
4.1.2. <i>Objetivos</i>	169
4.2. METODOLOGÍA	170
4.2.1. <i>Muestreo de anfibios y reptiles</i>	170
4.2. 2. <i>Análisis de datos</i>	170
4.3. RESULTADOS	172
4.3.1. <i>Relación especies/área</i>	172
4.3.2. <i>Heterogeneidad del hábitat</i>	175
4.3.3. <i>Influencia de la matriz</i>	175
4.4. DISCUSIÓN	177
4.4.1. <i>Relación especies/área</i>	177
4.4.2. <i>Heterogeneidad del hábitat</i>	178
4.4.3. <i>Influencia de la matriz</i>	178
4.5. BIBLIOGRAFÍA	182

-CAPÍTULO V. CONCLUSIONES GENERALES- “YVYTY”

5.1. CONCLUSIONES GENERALES	187
5.1.1. <i>Diversidad</i>	187
5.1.2. <i>Ecología</i>	189
5.1.3. <i>Biogeografía</i>	189

-ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS	191
--	-----

-AGRADECIMIENTOS	193
-------------------------------	-----

RESUMEN

Los ecosistemas de inselbergs son reconocidos por ser sitios de gran importancia para la biodiversidad. Estos se encuentran distribuidos en diferentes regiones alrededor del mundo, representando ecosistemas de tipo isla que se caracterizan por ser centros de diversidad, así como también refugios para especies amenazadas y endémicas. Además, su condición de islas los convierte en verdaderos laboratorios evolutivos. A pesar de sus características singulares e importancia para la biodiversidad, representan ecosistemas con una historia de investigación relativamente corta y con la mayoría de sus estudios orientados a la flora.

Emplazadas en el centro oeste de la provincia de Corrientes, sobresalen de la inmensa llanura una serie de elevaciones rocosas que dan nombre al Paraje Tres Cerros. Las tres elevaciones conocidas como Cerro Nazareno, Capará y Chico, representan las mayores elevaciones de la provincia y se encuadran dentro de los ecosistemas de inselbergs. Desde el año 2010 estas elevaciones y su entorno vienen siendo foco de estudio intensivo de un grupo de investigación interdisciplinario, con varios proyectos para estudiar y demostrar la importancia que tienen para la biodiversidad, así como también en el aspecto socio-cultural y arqueológico. Como resultado del conocimiento generado, en 2014 se gestionó la creación de un área natural protegida privada que brinda un marco de protección a los cerros Nazareno y Chico. Por lo tanto, el estado del conocimiento y el escenario natural ofrecido por los inselbergs del Paraje Tres Cerros brindan un panorama promisorio para el abordaje de estudios relacionados con la diversidad, la ecología poblacional y aspectos biogeográficos de anfibios y reptiles. Esto representa una excelente oportunidad para abordar el análisis de la ecología de la herpetofauna, en función de los ecosistemas aislados (elevaciones) y del paisaje circundante (llanura).

En el presente trabajo de tesis doctoral se desarrolló el estudio de la diversidad de anfibios y reptiles de los inselbergs del Paraje Tres Cerros, realizando comparaciones de diversidad alfa y beta entre los distintos tipos de ambientes muestreados. Además, se realizó el estudio de parámetros demográficos de las especies registradas, analizando el tamaño corporal y la presencia de dimorfismo sexual, sumado a la descripción de la estructura de edades y estimación de la edad de madurez sexual y longevidad. Conjuntamente, se analiza el efecto que podría tener el Inselberg sobre estas variables. Finalmente se analizaron cuestiones biogeográficas como la variación de la diversidad en

función del tamaño del parche, la heterogeneidad del hábitat y la influencia de la matriz circundante.

Nuestros resultados demostraron que los inselbergs del Paraje Tres Cerros poseen una gran riqueza de especies, albergando un 36% de la herpetofauna conocida de la provincia de Corrientes en tan solo un 0,5% de superficie de la misma. La importancia considerable para la representatividad de especies de anfibios y reptiles observada en cada uno de los ambientes estudiados del Inselberg sugiere una valoración ambiental integral del ecosistema. En general, la mayoría de las especies de anuros analizadas no presentaron dimorfismo sexual en el tamaño corporal, excepto en *Melanophryniscus atroluteus* y *Leptodactylus latinasus*. Además, tienen tamaños corporales que se encuentran intermedios en el rango de los hallados en otros estudios. Nuestro estudio sugiere que no existe un efecto de los Inselberg sobre el tamaño corporal de las especies que lo habitan. Finalmente, nuestros resultados muestran que existe una relación positiva entre el tamaño del área y el número de especies, así como también entre la heterogeneidad del hábitat y el número de especies.

Los inselbergs del Paraje Tres Cerros repiten el patrón general de elevada biodiversidad, especies amenazadas y especies endémicas, presentes en este tipo de ecosistemas en todo el mundo. En este sentido, la creación de la Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros representa una herramienta importante para la protección de estos afloramientos y su biota. Sin embargo, el trabajo conjunto de cuidado, identidad y valoración de este ecosistema único, debe ser una actividad prioritaria para la comunidad tanto de nivel local como provincial. El abordaje en este trabajo de tesis doctoral del estudio de la diversidad, biogeografía y parámetros demográficos de anfibios y reptiles de los inselbergs del Paraje Tres Cerros, provee información importante para la interpretación funcional de estos ecosistemas, la cual resulta muy valiosa para su aplicación en planes manejo y conservación.

CAPÍTULO I

Introducción general



“FLORECER DE ROCAS”

Imponentes bloques y paredones de rocas entremezclada con la vegetación, una postal típica de la ladera sur-oeste del cerro Chico.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Marco Teórico

El término “inselberg” (del alemán insel = isla, berg = montaña) es referido a las elevaciones rocosas ubicadas en territorios continentales que se elevan abruptamente y de manera aislada por sobre tierras bajas circundantes (Bornhardt, 1900; Neuendorf et al., 2005). Los inselbergs son particularmente abundantes en ciertas regiones tropicales y varían en tamaño, forma y nombres específicos dependiendo de su geología (Porembski, 2007; Michael et al., 2010a). Estos tipos de accidentes geográficos por lo general han recibido muy poca atención por parte de los científicos. A pesar de su amplia y a veces dominante ocurrencia en un vasto espectro de paisajes, la historia de su exploración biológica es relativamente corta y representan unos de los ecosistemas más pobremente estudiados (Barthlott & Porembski, 2000; Porembski, 2007). Sin embargo, en poco tiempo se ha demostrado la importancia que poseen para el estudio de la biodiversidad y su conservación. Muchos autores coinciden que estos ecosistemas aislados representan centros de concentración de biodiversidad, refugios para flora y fauna amenazada, así como también escenarios favorables para fenómenos de endemismos y conservación de poblaciones relictuales (Porembski et al., 1998; Porembski & Barthlott, 2000; Fredericksen et al., 2003; Cajade et al., 2013a). Las características fisonómicas de los inselbergs como, la altura, pendiente, sustratos y suelos rocosos, exposición a vientos, sol y precipitaciones, producen condiciones ambientales completamente diferentes y contrastantes con las de su entorno. Esto genera un aislamiento del ecosistema, el cual varía en menor o mayor grado en cada caso. Como resultado de estas características ambientales, estos ecosistemas poseen una gran variedad de microhábitats singulares donde las especies experimentan la evolución en aislamiento, convirtiéndolos en verdaderos laboratorios evolutivos (Barthlott & Porembski, 2000; Porembski, 2007; Cajade et al., 2013a).

El estudio de los ecosistemas aislados ha proporcionado a las Ciencias Biológicas ideas fundamentales para la comprensión de los procesos ecológicos y evolutivos que afectan a la biodiversidad de los mismos (Mc Arthur & Wilson, 1967; Whittaker, 1998, Barthlott & Porembski, 2000). Por ser sistemas pequeños, discretos y replicables, a través de los cuales las especies y las variables ambientales están distribuidas en diferentes combinaciones, las islas y hábitats naturalmente aislados representan sitios ideales para la realización de experimentos naturales en el marco de estudios biogeográficos, de

conservación de la biodiversidad y de la ecología del paisaje (Barthlott & Porembski, 2000; Porembski, 2007; Michael et al., 2008). El estudio de los inselbergs, ha contribuido, entre otras cosas, a comprender la relación entre la biodiversidad local, regional y global, la relación entre la biodiversidad y la función del ecosistema, los efectos de la fragmentación de hábitats, así como comprender otros procesos biogeográficos y procesos evolutivos (Barthlott & Porembski, 2000; Burke, 2003; Michael et al., 2008; Michael & Lindenmayer, 2018).

Por las características singulares de la biodiversidad que los inselbergs albergan se considera que el escaso conocimiento de la biota sobre la gran mayoría de estos ecosistemas a nivel mundial, es una problemática con implicancias globales para la conservación de la biodiversidad (Michael et al., 2008). La principal amenaza que sufren los inselbergs se halla representada por la explotación de roca y las de actividades de turismo recreacional intensivas (Seine, 2000; Twidale, 2000; Michael et al., 2010a). Desde el punto de vista agrícola-ganadero estos ecosistemas son generalmente improductivos, por lo que están exentos de la modificación o pérdida del hábitat por estas actividades, habiendo permanecido en este sentido como hábitats relativamente inalterados (Porembski & Barthlott, 2000; Fitzsimons & Michael, 2016). Sin embargo, su paisaje circundante generalmente se halla compuesto por tierras sometidas a intensas prácticas agrícolas y ganaderas (Michael et al., 2008). Los inselbergs se ven afectados por la modificación, fragmentación y pérdida de hábitats principalmente del paisaje circundante (Michael et al., 2008). Según la teoría de la matriz en torno a un “parche” (en este caso los inselbergs), el entorno es importante para muchas especies, influyendo directamente en la ocupación del parche (Ricketts, 2001). La modificación y pérdida de hábitats naturales en la matriz inmediata de contacto (pedimentos) y matriz general de los inselbergs, produce un aumento del contraste ambiental y consecuentemente de la insularización de los inselbergs al modificarse el flujo biótico y alterarse la interrelación de procesos ecológicos que contribuyen al funcionamiento de estos ecosistemas rocosos. Considerando que las especies derivadas de la matriz son un componente importante de estos ecosistemas a lo largo del tiempo (Watson, 2002), la modificación de los hábitats en torno a los inselbergs es un punto central de la gestión para la conservación de estos hábitats (Michael et al., 2010; Michael & Lindenmayer, 2018).

Los anfibios y reptiles se encuentran representados por aproximadamente 8000 y 11000 especies respectivamente, agregándose constantemente nuevas especies descritas. Ambos representan al grupo de vertebrados terrestres que poseen mayor grado

de amenaza debido al impacto de las actividades antrópicas, con significativamente más especies en riesgo que las aves o los mamíferos (UICN, 2020). La amenazante actividad humana trae consigo grandes impactos y alteraciones al ambiente. Como consecuencia de esto, en los últimos 50 años, una de las tendencias ecológicas más dramáticas ha sido la pérdida de biodiversidad, la alteración de la estructura y procesos ecosistémicos a nivel mundial (Newbold et al., 2015). Entre las amenazas más relevantes por su magnitud, que derivan de actividades antrópicas, se encuentran la destrucción y degradación del hábitat, la sobreexplotación de especies, la introducción de especies exóticas, la contaminación, enfermedades emergentes, y el cambio climático global (Telleria, 2013). La sexta extinción, como se ha descrito al proceso por el cual el conjunto de alteraciones ya ha causado la extinción de un gran número de especies de plantas y animales, y puesto en riesgo de extinción a otros miles de especies, es un fenómeno global al que los anfibios y reptiles no están ajenos (Butchart et al., 2010; Barnosky et al., 2011; Pimm et al., 2014).

La modificación y destrucción de hábitats representa uno de los principales factores que afectan mundialmente a la pérdida de biodiversidad (WCMC, 1992; Fahrig, 2003; Fischer & Lindenmayer, 2007), incluyendo los anfibios y reptiles (Vitt & Caldwell, 2013). Para estos animales la destrucción del hábitat produce efectos de tipo inmediato y efectos poblacionales a largo plazo (Semlitsch, 2003; Vitt & Caldwell, 2013). Entre los efectos inmediatos, la pérdida de individuos, poblaciones y especies ocurre primariamente en la porción de paisaje que es destruida. Secundariamente, se pierde la conexión natural entre parches de hábitats y se generan barreras para los movimientos naturales de los animales. Por otro lado, como resultado de la degradación y destrucción del hábitat, se produce una fragmentación del hábitat que puede causar, a través del tiempo, la pérdida de diversidad genética en las poblaciones de anfibios y reptiles. Esto deriva en la acumulación de mutaciones deletéreas, pérdida del potencial adaptativo y consecuentemente reduciendo la supervivencia en poblaciones pequeñas (Lynch, 1996; Vitt & Caldwell, 2013). En poblaciones grandes, la degradación y destrucción del hábitat, reduce la habilidad de responder ante el disturbio, produciendo un cambio evolutivo adaptativo (Semlitsch, 2003).

Las mayores contribuciones sobre la biodiversidad y el funcionamiento ecológico de los inselbergs han sido realizadas a partir del estudio de la flora, generándose un amplio conocimiento al respecto (Hopper et al., 1997; Anderson et al., 1999; Porembski & Barthlott, 2000; Beeskow et al., 2005; Porembski, 2007; Speziale & Ezcurra, 2012, 2014; Cantero et al., 2016). En contraposición, el estudio de la fauna de los inselbergs ha sido

abordado en menores proporciones. Según lo resumido por Mares & Seine (2000), la literatura sobre la fauna asociada a los inselbergs posee mayor representación para los reptiles, secundariamente mamíferos y anfibios, y en menor medida para aves e invertebrados. Los inselbergs poseen una gran importancia para la diversidad y conservación de reptiles por ser ecosistemas que albergan numerosas especies endémicas, especies amenazadas y elevada diversidad (Michael et al., 2008). Estos ecosistemas rocosos son importantes para los reptiles porque proporcionan recursos (ej. gradientes climáticos o refugios entre las grietas) que a menudo son limitados en el paisaje circundante, destacándose por ello su valor para la conservación de estos vertebrados (Michael et al., 2008; 2010 a,b; Michael & Lindenmayer, 2018). Diferentes factores influyen sobre la diversidad de reptiles en los inselbergs. Según Michael et al. (2008) la diversidad de reptiles se relaciona positivamente con el tamaño de los inselbergs (efecto del tamaño de parche). Sin embargo, esta relación también depende de la cantidad de microhábitats utilizados por los reptiles que posee el inselberg. Por ejemplo, troncos caídos, parches de rocas expuestas y parches de vegetación nativa. La ecología del paisaje circundante también afecta a la diversidad de reptiles en los inselbergs, que se conoce como el “efecto de la matriz”. Michael et al. (2008) han demostrado que los paisajes circundantes variados y continuos en cuanto a la vegetación nativa, influyen positivamente en la diversidad de reptiles de los inselbergs. Diferente es el caso de aquellos Inselbergs rodeados por paisajes fragmentados, en los cuales la vegetación nativa solo está presente en forma de pequeños relictos. Así, la ecología del paisaje tiene un efecto directo sobre la colonización del inselberg por parte de especies provenientes del paisaje circundante (especies derivadas de la matriz, Watson, 2002). Por otro lado, Michael et al. (2008) observaron un efecto de la complejidad del hábitat sobre la diversidad de reptiles de los inselbergs, la cual se relaciona positivamente con la complejidad estructural y con el tipo geomorfológico del mismo, pero no con la complejidad de estructural de diferentes clases de vegetación. Además, hallaron un efecto negativo sobre la diversidad de reptiles en aquellos inselbergs con sobrepastoreo o pastoreo estacional frente aquellos sin pastoreo. La heterogeneidad y complejidad del afloramiento rocoso, así como la calidad del hábitat (recursos disponibles) dentro de cada afloramiento, no sólo influye en la diversidad de reptiles presentes en el afloramiento, sino también, en los patrones de agregaciones de algunas especies (Michael et al., 2010b).

Respecto a los anfibios, existe muy poca información en la literatura científica sobre la diversidad y ecología de este grupo de animales en inselbergs. La mayoría de los

estudios solo se limitan a menciones en listas de especies, aunque algunos autores reconocen a los inselbergs como sitios de importancia para la reproducción, alimentación y para el refugio de algunas especies (Conant & Collins, 1991; Köhler & Böhme, 1996; Mares & Seine, 2000; Fredericksen et al., 2003; Mageski et al., 2014; Michael & Lindenmayer, 2018). En el contexto de este vacío de información, el abordaje del estudio de los anfibios en los inselbergs representa uno de los principales intereses del presente trabajo.

La provincia de Corrientes presenta la mayor parte de su territorio caracterizado por un paisaje de llanura. Sin embargo, en el centro-este de la provincia existe una serie de elevaciones rocosas que dan nombre al Paraje Tres Cerros (ver mayores detalles seguidamente en Área de estudio). Considerados como Inselbergs en la concepción básica de su definición (Inselberg = montaña isla), estas elevaciones vienen siendo foco de estudio de un grupo de investigación interdisciplinario, con varios proyectos para estudiar su biodiversidad. Como resultado de ello se han descrito dos especies de animales endémicas: una lagartija, *Homonota taragui* (Cajade et al. 2013a), y un escorpión *Tityus curupi*, (Ojanguren-Afilastro et al 2017), que se suman a tres plantas endémicas previamente conocidas: *Gymnocalycium angelae* (Meregalli, 1998), *Amaryllis euriphylla* (Ravenna, 2003) y *Cypella trimontina* (Ravenna, 2009). Además, otros estudios del grupo interdisciplinario han señalado la importancia de estos ecosistemas en la conservación de las arañas (Nadal et al., 2018), mariposas (Gervazoni, 2017), aves (Fandiño et al., 2017), murciélagos (Argoitia et al., 2021), vertebrados en general y plantas (Cajade et al., 2013a; Ellis et al., 2020). El conocimiento sobre aspectos relacionados con la herpetofauna es incipiente y refiere a estudios relacionados a la ecología de lagartijas (Odriozola, 2014; Courtis et al., 2015) y un inventario de anfibios y reptiles (Piñeiro et al., en prensa). Por lo tanto, el estado del conocimiento ofrece un panorama promisorio para el abordaje de estudios relacionados con la diversidad, la ecología poblacional y aspectos biogeográficos de anfibios y reptiles de los inselbergs del Paraje Tres Cerros.

El escenario natural ofrecido por los inselbergs del Paraje Tres Cerros, representa una excelente oportunidad para abordar el análisis de la ecología de la herpetofauna, en función de los ecosistemas aislados (elevaciones) y del paisaje circundante (llanura). Así, el abordaje en este trabajo de tesis doctoral del estudio de la diversidad, biogeografía y parámetros demográficos de anfibios y reptiles de los ecosistemas rocosos del Paraje Tres

Cerros, proveerán información fundamental para comprender el rol de los ecosistemas de inselbergs en la conservación de estos grupos.

El presente capítulo presenta una descripción del área de estudio, los objetivos y de los métodos generales utilizados.

El capítulo 2, se enfoca en el estudio de la diversidad de anfibios y reptiles de los inselbergs del Paraje Tres Cerros. Realizando comparaciones de diversidad alfa y beta entre los distintos tipos de ambientes muestreados.

El capítulo 3, aborda el estudio de parámetros demográficos de las especies registradas. Se describe el tamaño corporal y se determina la presencia de dimorfismo sexual, se describe la estructura de edades y se estima la edad de madurez sexual y longevidad. Además, se analiza el efecto que podría tener el Inselberg sobre estas variables.

El capítulo 4, se dedica a analizar cuestiones biogeográficas como la variación de la diversidad en función del tamaño del parche, la heterogeneidad del hábitat y la influencia de la matriz circundante. Finalmente, se detallan las conclusiones obtenidas de este trabajo de tesis.

1.2. Área de estudio

El Paraje Tres Cerros, se halla ubicado en la región Centro-Este de la provincia de Corrientes, Argentina (29°6'36.10"S, 56°55'53.12"O). El relieve topográfico de esta localidad se caracteriza por la presencia de afloramientos rocosos (inselbergs) (Fig. 1.1), conformados por areniscas cuarzosas del período Jurásico Superior al Cretácico Inferior (Herbst & Santa Cruz, 1999; Santa Cruz et al., 2019). Los afloramientos conforman serranías que representan las mayores elevaciones de la provincia y son conocidos con los nombres de: Nazareno con 179 msnm, Capará de 158 msnm, Chico de 148 msnm, Pelón de 131 msnm (aunque este último suele ser considerado como una continuación del cerro Nazareno) (Fig. 1.1; Anexo 1.I). La temperatura media anual en esta región es de 19,5°C y la precipitación media anual se encuentra dentro de la franja de 1300 a 1500 mm (Carnevali, 1994). Desde el punto de vista biogeográfico los cerros se hallan ubicados en el distrito del Ñandubay, de la Provincia del Espinal (Cabrera & Willink, 1980). La topografía de los cerros se halla orientada longitudinalmente de Este a Oeste. Entre las cumbres, se observa el desarrollo de una ladera norte y una ladera sur, las cuales difieren en cuanto a las unidades de paisaje observadas en cada una de ellas (Fig. 1.2). La ladera norte, se caracteriza por presentar una pendiente moderada, mayor incidencia de sol, estar expuesta al viento norte y como resultado ser más seca. La vegetación es de tipo arbustiva rala con hierbas gramíneas que se desarrollan entre los afloramientos rocosos, pudiéndose observar un mosaico de pastizales de *Andropogon lateralis* Nees y prados de *Paspalum notatum* Flügge, *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. y *Desmodium incanum* DC (Carnevali, 1994). En la ladera sur, la pendiente es abrupta formando quebradas y faldones de rocas de gran tamaño, la incidencia del sol es menor y está protegida del viento norte, percibiéndose una mayor humedad en el ambiente. La vegetación está conformada por un bosque higrófilo primario, constituido por elementos florísticos de la selva paranaense misionera, aunque probablemente disminuido en cuanto a la riqueza de especies (Parodi, 1943). Con mayor representación se destacan las especies *Ruprechtia laxiflora* Meisn, *Cupania vernalis* Cambess, *Allophylus edulis* (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl, *Luehedi varicata* Mart, *Ocotea suaveolens* (Meisn.) Benth. & Hook. f. ex Hieron, *Schinus molle* L. y *Arecastrum romanzoffianum* (Cham.) Becc (Carnevali, 1994). En las llanuras que rodean los cerros la vegetación consiste en pastizales y malezales donde se desarrollan actividades agrícolas ganaderas, como la siembra de arroz, plantaciones de pino y la cría de ganado vacuno.

Desde el año 2010 a la fecha, las investigaciones desarrolladas por el grupo interdisciplinario mencionado, dieron como resultado varias contribuciones científicas que concluyen en la importancia de este ecosistema tanto en el aspecto ecológico, como en el socio-cultural y arqueológico (Cajade et al., 2013 a,b; Odriozola, 2014; Courtis et al., 2015; Argoitia, 2016; Isler, 2016; Gervazoni, 2017; Fandiño et al., 2017; Nadal et al., 2018; Oliva & Panizza, 2019). El conocimiento generado ha sido fundamento para la gestión y creación de un área natural protegida privada. En septiembre de 2014 se llevó adelante un convenio entre la empresa Forestadora S.A., propietaria de las tierras, donde se hallan ubicados los cerros Nazareno y Chico (Fig. 1.3) y la Fundación Amado Bonpland, para la creación de la Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros (RNPPTC). El principal objetivo de esta reserva es proteger la naturaleza de los cerros, la flora y la fauna asociada, así como también el patrimonio arqueológico y cultural. La RNPPTC posee una extensión total de 120 hectáreas y presenta diversos ambientes como pastizales, pastizales rocosos, bosques, bosques rocosos y tajamares (ver mayores detalles seguidamente en Diseño experimental y metodología de los muestreos). La RNPPTC ha sido reconocida como la primera área protegida privada en integrarse al sistema provincial de áreas protegidas que derivó consecuentemente en su incorporación al Sistema Federal de Áreas Protegidas (SIFAP, <https://sifap.gob.ar/areas-protegidas/tres-cerros/48>).

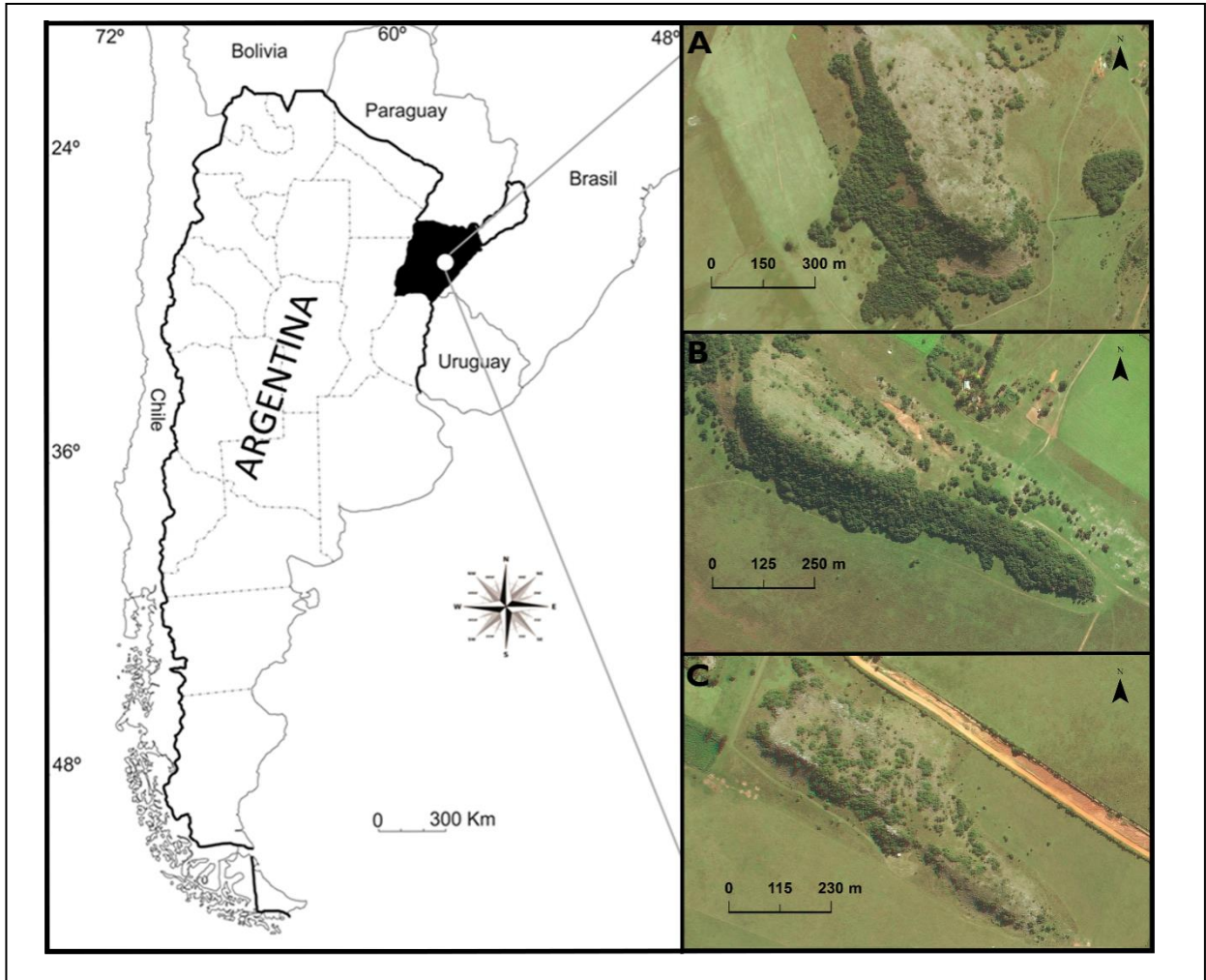


Figura 1.1. Ubicación del Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina. Vista satelital de los cerros. A: Nazareno; B: Capará; C: Chico.

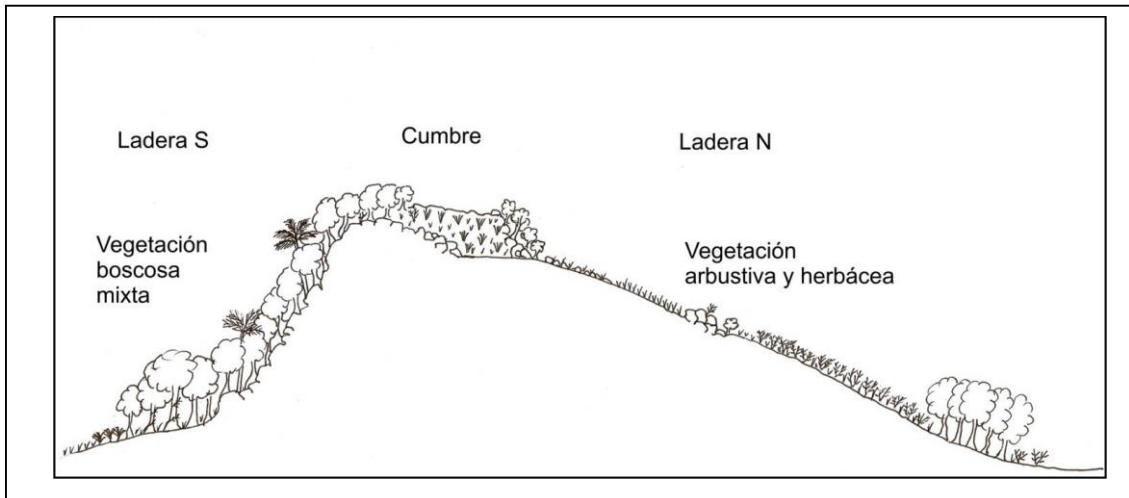


Figura 1.2. Perfil de vegetación de los inselbergs del Paraje Tres Cerros.

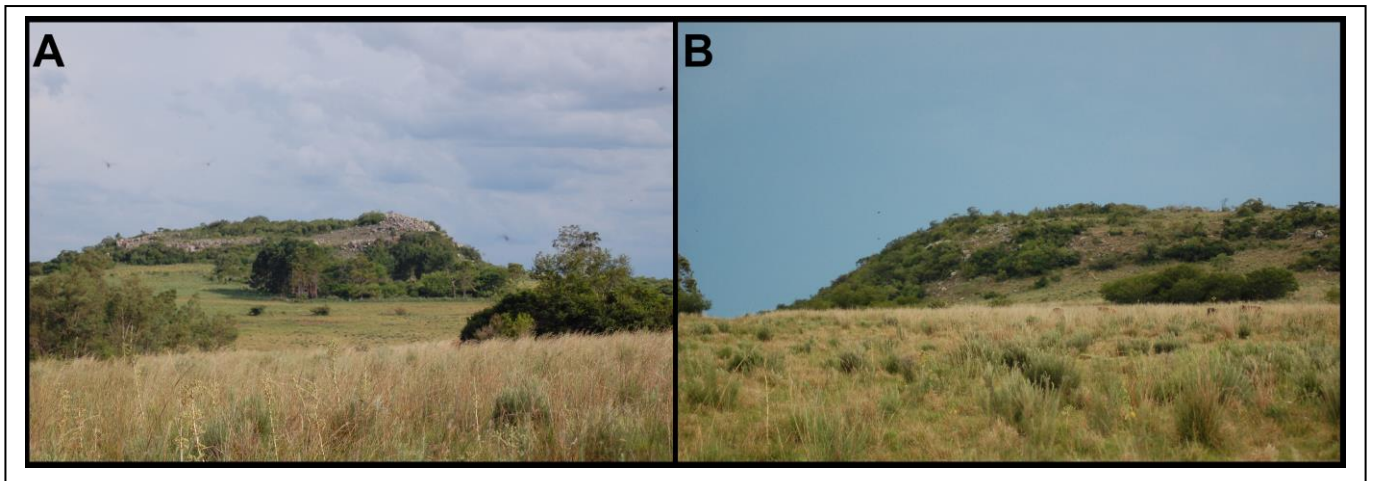


Figura 1.3. Vistas panorámicas de los cerros protegidos por la Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros (RNPPTC). A: Chico; B: Nazareno.

1.2. *Hipótesis y objetivos*

En base a lo descrito previamente se plantean las siguientes hipótesis:

1.3.1. *Hipótesis*

- Existen diferencias en la diversidad de herpetofauna entre los inselbergs del Paraje Tres Cerros.
- La diversidad entre los inselbergs variará y se correlacionará con la variación del tamaño (superficie) y con la variación en la complejidad estructural del hábitat.
- La diversidad de los inselbergs estará compuesta mayoritariamente por especies derivadas de la matriz circundante.
- Los inselbergs rodeados por una matriz con menor perturbación y modificación del paisaje serán más diversos.
- Las poblaciones de anfibios y reptiles de los inselbergs, tendrán una baja tasa de migración entre parches de hábitat, lo que podría llevar a la pérdida de diversidad genética, la pérdida del potencial adaptativo y, consecuentemente, reducción de la supervivencia en poblaciones pequeñas.
- Los inselbergs del paraje Tres Cerros representan sitios de importancia para la conservación de anfibios y reptiles.

1.3.2. *Objetivo general*

Contribuir al conocimiento e interpretación funcional de los ecosistemas de inselbergs del Paraje Tres Cerros a partir del estudio de la diversidad, biogeografía y parámetros demográficos de su herpetofauna.

1.3.3. *Objetivos específicos*

- Desarrollar un inventario de la fauna de anfibios y reptiles de los inselbergs del Paraje Tres Cerros y su entorno.
- Describir la diversidad a partir de la riqueza y abundancia de especies por ambiente en cada uno de los cerros y sus pedimentos.
- Describir la diversidad a partir de la riqueza y abundancia de especies en los pastizales de la llanura circundante y en los monocultivos forestales implantados en ésta.

- Determinar el rol en la conservación de anfibios y reptiles de los inselbergs del Paraje Tres Cerros.
- Describir la variación del tamaño adulto a nivel inter e intra-específica y entre diferentes ambientes, de las especies de anfibios de los inselbergs del Paraje Tres Cerros.
- Determinar la presencia de dimorfismo sexual en todas las especies representadas en los inselbergs.
- Estimar los parámetros demográficos de: edad, estructura de edades, edad inicial de madurez sexual, longevidad, y esperanza de vida reproductiva, de las tres especies de anfibios más representadas en los inselbergs del Paraje Tres Cerros, *Scinax fuscovarius*, *Odonthophrynus americanus* y *Melanophryniscus atroluteus*.
- Inferir si existe una correlación a nivel intra-específico entre las tasas de crecimiento y edad de madurez sexual, con la existencia de dimorfismo sexual en las tres especies más representadas.
- Analizar las implicaciones de la variación en las tasas de crecimiento y los parámetros demográficos estudiados, para comprender las diferencias en el tamaño adulto de estos anfibios.
- Evaluar el efecto del tamaño de parche (cerro) (teoría del tamaño de parche) sobre la diversidad de especies.
- Evaluar la influencia de la complejidad estructural del hábitat (teoría de la heterogeneidad del hábitat) en cada cerro sobre la diversidad de especies.
- Evaluar la influencia del paisaje circundante de los cerros (teoría de la matriz) sobre la diversidad de especies dentro de los parches (cerros).

1.4. DISEÑO EXPERIMENTAL Y METODOLOGÍA DE LOS MUESTREOS

Este trabajo se llevó a cabo en el Paraje Tres Cerros, Corrientes, en el campo perteneciente a la empresa Forestadora S.A, donde se encuentra ubicada la RNPPTC (29°6'36.10"S, 56°55'53.12"O, Anexo 1.II) la cual protege los Cerros Nazareno y Chico (Fig. 1.1 y 1.3). Los muestreos se dividieron en dos etapas, en función del tiempo, sitios de muestreo y técnicas aplicadas.

Unidades de Paisaje:

Para tener una mejor comprensión del área de estudio donde se desarrollaron las diferentes etapas de muestreo, se realizó una distinción de las unidades de paisaje consideradas, donde se encuentran los ambientes analizados:

-Inselbergs: Elemento del paisaje conformado por dos componentes, Cerro (afloramiento rocoso) y Pedimento (Anexo 1.III).

-Cerro: Corresponde a la parte más elevada y de pendiente más pronunciada. Presenta un relieve de roca aflorante, donde pueden observarse, entre otras, las estructuras rocosas como bloques, plataformas rocosas, acantilados y pedregales, de diferentes formas y tamaños. Aquí se encuentran formaciones de bosque y pastizal entremezclados con las rocas.

-Pedimento: Conformado por los depósitos de erosión del cerro, produciendo un relieve de pendiente moderada. Representa el punto de conexión entre el cerro y la llanura, siendo la continuidad del relieve que desciende desde los afloramientos hasta contactarse con la planicie. Aquí encontramos ambientes de bosques y pastizales en los que eventualmente tiene ingreso el ganado vacuno. Además, encontramos también tajamares, lo cuales representan los sitios donde se produce la acumulación de agua proveniente de zonas más elevadas.

-Matriz circundante: Se trata de las llanuras anegables que rodean los inselbergs, con un relieve de escasa o nula pendiente, con predominio de zonas bajas e inundables (Anexo 1.III). La vegetación consiste en pastizales y malezales donde se desarrollan actividades agrícolas ganaderas, como la siembra de plantaciones de pino y eucalipto y la cría de ganado vacuno.

1.4.1. Etapa 1

La primera etapa de muestreos comprendió un período entre abril de 2015 y marzo de 2017, durante el cual se realizaron un total de 24 campañas, con una frecuencia mensual (habitualmente en la última semana de cada mes), de cinco días de duración, a los cerros Nazareno y Chico.

En esta etapa los ambientes muestreados en los Inselbergs (Fig. 1.4A), identificados previamente por Cajade et al. (2013b), fueron:

Pastizal rocoso (Psr): se ubica en la ladera norte, llegando hasta la cima de los cerros. Esta caracterizado por la presencia de gramíneas que desarrollan su crecimiento entre los roquedales. En lugares con mayor profundidad de suelos es común encontrar especies arbóreas o arbustivas como lapacho amarillo (*Handroanthus albus* (Cham.) Mattos) y palo víbora (*Tabernaemontana catharinensis* A. DC.) entre otras (Fig. 1.5A).

Bosque rocoso (Bsr): se encuentra ubicado en la ladera sur de los cerros y se caracteriza por el desarrollo de vegetación entremezclada con bloques de rocas de diferentes tamaños. Las especies vegetales más representativas son guarea (*Guarea macrophylla* Vahl), laurel de monte (*Ocotea puberula* (Rich.) Nees) e higueras estranguladoras, del genero *Ficus* (Fig. 1.5B).

Pastizal (Ps): se encuentra ubicado en el pedimento de los cerros y se caracteriza por la presencia de pastos de gran porte como la paja colorada (*Andropogon lateralis*) y plantas arbustivas como el palo víbora. Eventualmente es utilizado para pastoreo de ganado vacuno (Fig. 1.5C).

Bosque (Bs): está asociado al pedimento de los cerros. Corresponde a un bosque secundario, de tipo higrófilo, con árboles de gran porte como el anchico colorado (*Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan), ombú (*Phytolacca dioica* L), higuerones y laurel, (Fig. 1.5D) y pequeños árboles como el cocu (*Allophylus edulis*), ñangapiry (*Eugenia uniflora* L).

Tajamar (Tj): corresponde a sitios donde existe acumulación de agua, proveniente del drenaje de las zonas más elevadas y retenida por albardones de tierra acumulada artificialmente. Está rodeado de especies arbóreas de mediano porte como maricá (*Mimosa bimucronata* (DC.) Kuntze), y palo víbora (Fig. 1.5E). Si bien existen otros ambientes asociados a cuerpos de agua, analizados en Piñeiro et al., (en prensa), aquí solo se tuvieron en cuenta dos sitios, acordes a la factibilidad y correcta realización de los muestreos (Fig. 1.4A).

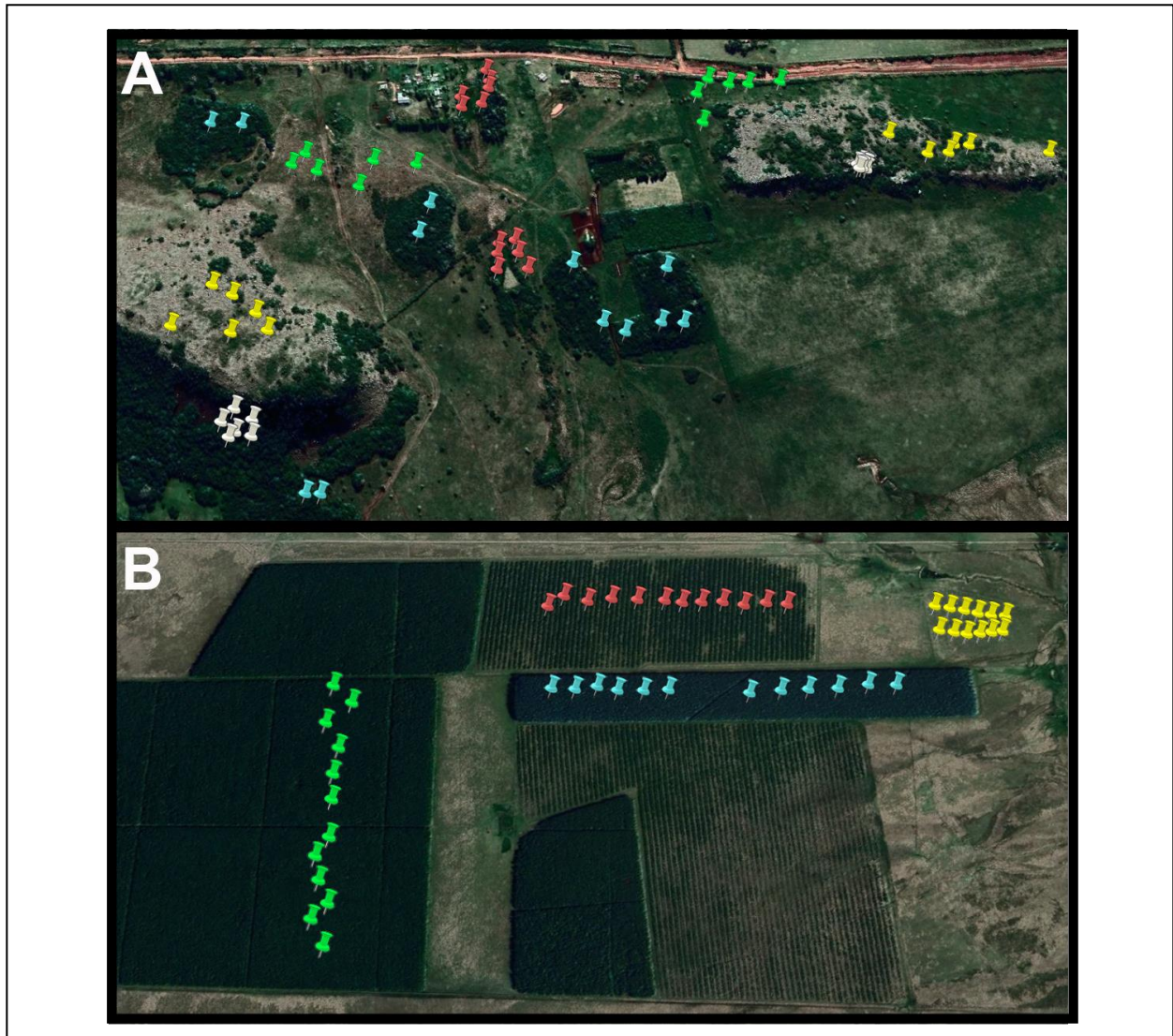


Figura 1.4. Imagen satelital de la disposición de las trampas en el área de muestreo. A: Etapa 1 - Inselbergs (Blanco: Bosque Rocoso; Amarillo: Pastizal rocoso; Celeste: Bosque; Verde: Pastizal; Rojo; Tajamar). B: Etapa 2 -Llanura circundante (Amarillo: Pastizal con ganado; Rojo: Silvopastoril; Celeste: Eucaliptal; Verde: Pinar).

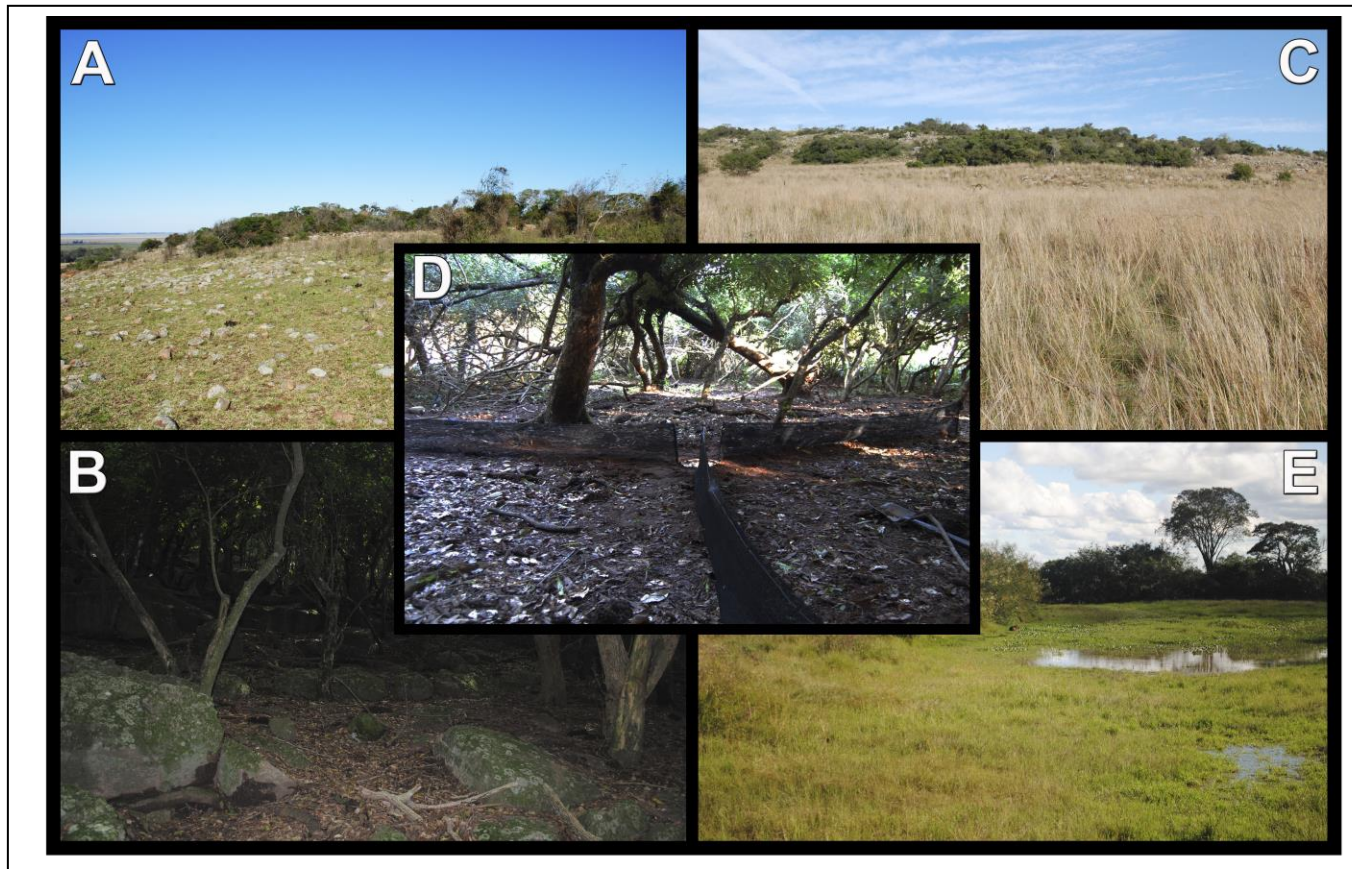


Figura 1.5. Ambientes muestreados, asociados a los inselbergs. A: Pastizal rocoso; B: Bosque rocoso; C: Pastizal; D: Bosque, E: Tajamar.

Las técnicas de muestro utilizadas en esta etapa y en cada uno de los ambientes descriptos fueron: a) Trampas de Caída y b) Refugios de chapa de Cartón.

- a) Las trampas de caída o trampas pozo (*pit-falls trap*) sirven para inventariar y monitorear entre otras, especies terrestres y semifosoriales de anfibios y reptiles (Angulo et al., 2006). Esta técnica puede ser utilizada para determinar la riqueza de especies de un lugar y para detectar la presencia de especies raras (Heyer et al., 1994). También pueden brindar información sobre la abundancia relativa y el uso del hábitat de determinadas especies. Otra de las aplicaciones de este tipo de muestreo es el seguimiento de la densidad de poblaciones, siempre y cuando se utilice junto con técnicas de marcaje-recaptura (Corn, 1994). Debe tenerse en consideración que su efectividad se ve afectada cuando las especies tienen capacidad trepadora o escaladora. Se utilizan usualmente en estudios de monitoreo a largo plazo ya que pueden ser dejadas en el sitio de estudio (Corn, 1994; Angulo et al., 2006).

En este estudio las trampas pozo estuvieron conformadas por un balde de 20 litros y tres alas compuestas por guías de mediasombra de 3 m de longitud. Estas actúan de barrera y conducen a los individuos hacia una “trampa” (balde) enterrada al ras del suelo (Fig. 1.6 y 1.7).

- b) Los refugios artificiales (*cover boards*) son métodos de muestreo que utilizan distintos tipos de materiales y diferentes diseños, como las chapas de cartón empleadas en nuestro estudio. Ellos simulan el refugio natural con el objetivo de atraer a los animales (Mitchell et al., 1993; Fellers & Drost, 1994; Willson & Gibbons, 2010). Tienen la ventaja de ser menos costosos, más fáciles de colocar y requieren menos mantenimiento que otras técnicas de muestreo (Fellers & Drost, 1994). Además, son útiles para estimar abundancia relativa y diversidad de anfibios y reptiles (Grant et al., 1992).

Los refugios artificiales (*coverboards*) de este estudio consistieron en chapas de cartón de color negro de 1,60 m de largo y 0,60 m de ancho. Fueron ubicados en el suelo con un peso apoyado sobre su superficie para afirmar su posición. Además, se colocó vegetación seca y hojarasca sobre las chapas para ocultarlas y simular condiciones naturales de refugio (Fig. 1.6 y 1.7).

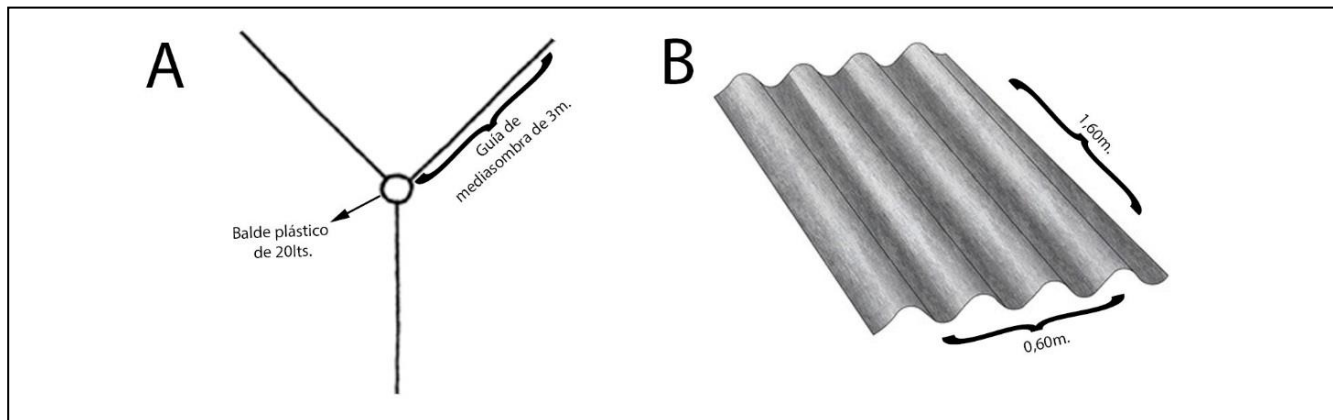


Figura 1.6. Esquema de trampa de caída formato “Y” (A) y refugio artificial de chapa cartón (B).

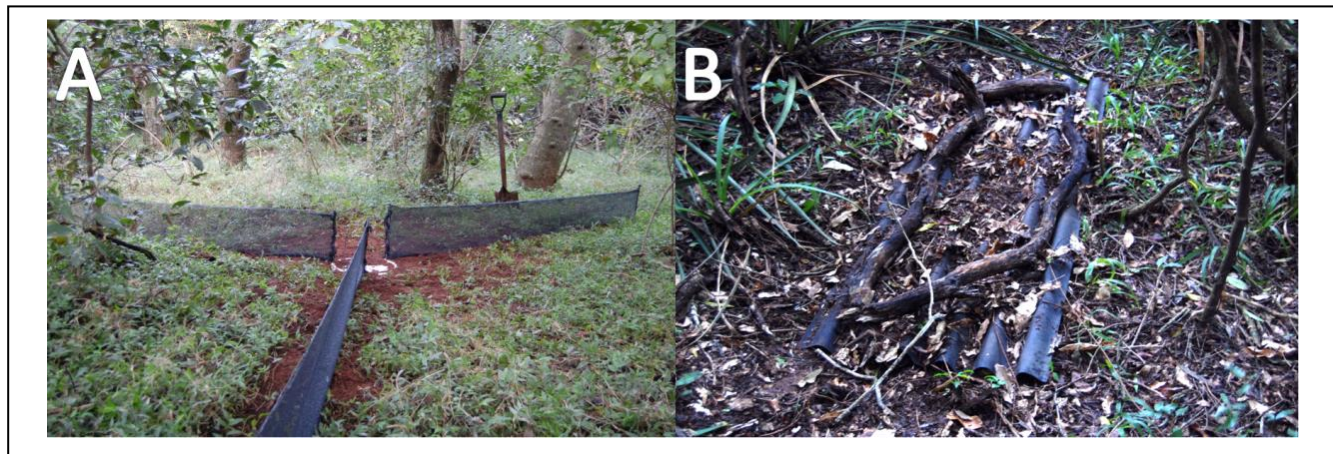


Figura 1.7. Trampa de caída (A) y refugio artificial de chapa cartón (B), instalados en el sitio de muestreo.

Por cada uno de los 5 ambientes muestreados en los dos cerros, se colocaron seis trampas pozo y seis refugios artificiales de chapa cartón, haciendo un total de 30 trampas pozo y 30 refugios por cada cerro (Fig. 1.4A)

Durante cada campaña mensual, el primer día se arribaba al sitio en horas cercanas al mediodía para activar las trampas de caída, que consistía en retirar la tapa de plástico a los baldes. El segundo día por la mañana se comenzaba con el recorrido para revisar las trampas de caída y los refugios de chapa cartón. El horario de finalización dependía de la cantidad de

ejemplares encontrados, pero usualmente comprendía entre las 11:00 hs y las 13:00 hs. En el tercer y cuarto día se repetía la rutina del día 2. Por último, el quinto día se revisaban y desactivaban las trampas de caída, colocando nuevamente las tapas. Los refugios artificiales de chapa cartón estuvieron activos durante todo el período de muestreo.

El recorrido de revisión de trampas y refugios artificiales colocados en los ambientes asociados a los cerros, tenía una distancia de 8 km aproximadamente y requería un tiempo de entre 3 a 6 horas a pie. En general, la actividad era realizada por una o dos personas.

1.4.2. Etapa 2

Esta etapa de muestreos comprendió un período entre enero y diciembre de 2017, durante el cual se realizaron un total de 12 campañas mensuales, con una duración similar a la primera etapa, es decir de cinco días de duración.

En esta segunda etapa los muestreos se realizaron en la llanura circundante, en la que se encuentran incluidos pastizales con uso ganadero, monocultivo de pino, monocultivo de eucalipto y sistema silvopastoril de pino (Fig. 1.4B).

Pinar: corresponde a 180 hectáreas de monocultivos forestal de *Pinus* sp de aproximadamente diez años de edad (Fig. 1.8A).

Silvopastoril: corresponde a 53 hectáreas donde se integran la producción silvícola para recursos maderables y el desarrollo pastoril para el uso del pastoreo vacuno (Fig. 1.8B). Los pinos poseen una altura de alrededor de 4 a 5 metros y una edad de cinco años.

Eucaliptal: corresponde a 32 hectáreas de monocultivo forestal de *Eucalyptus* sp. de diez años de edad (Fig. 1.8C).

Pastizal con ganado: corresponde a 30 hectáreas de pastizal y malezal utilizado para el pastoreo vacuno (Fig. 1.8D).

Durante el trabajo de campo los sitios de muestreo no tuvieron ningún tipo de intervención forestal por parte de la empresa. El pastizal con ganadería presentó una carga media-baja (0,5-1 animal por hectárea) de ganado de vacunos por hectárea.

La técnica de muestro utilizada en esta etapa y en cada uno de los ambientes descriptos fue solo la de Trampas de Caída. Por cada tratamiento (ambiente), fueron colocadas 12 trampas de caída (Fig. 1.4B), igual cantidad al de cada ambiente en los afloramientos rocosos, con el objetivo de poder realizar aquellas comparaciones que sean

válidas entre los afloramientos y llanura circundante. La colocación de los refugios de chapa cartón fue desestimada debido al anegamiento de la llanura luego de las lluvias. Con el mismo objetivo es que la metodología de los muestreos, en cuanto a la activación, revisión y desactivación, de las trampas, siguió el mismo procedimiento descrito para la Etapa 1. El recorrido de revisión de las trampas de la llanura circundante tenía una distancia de 10 km y requería un tiempo de entre 4 a 6 horas a pie. En general, la actividad era realizada por una o dos personas.

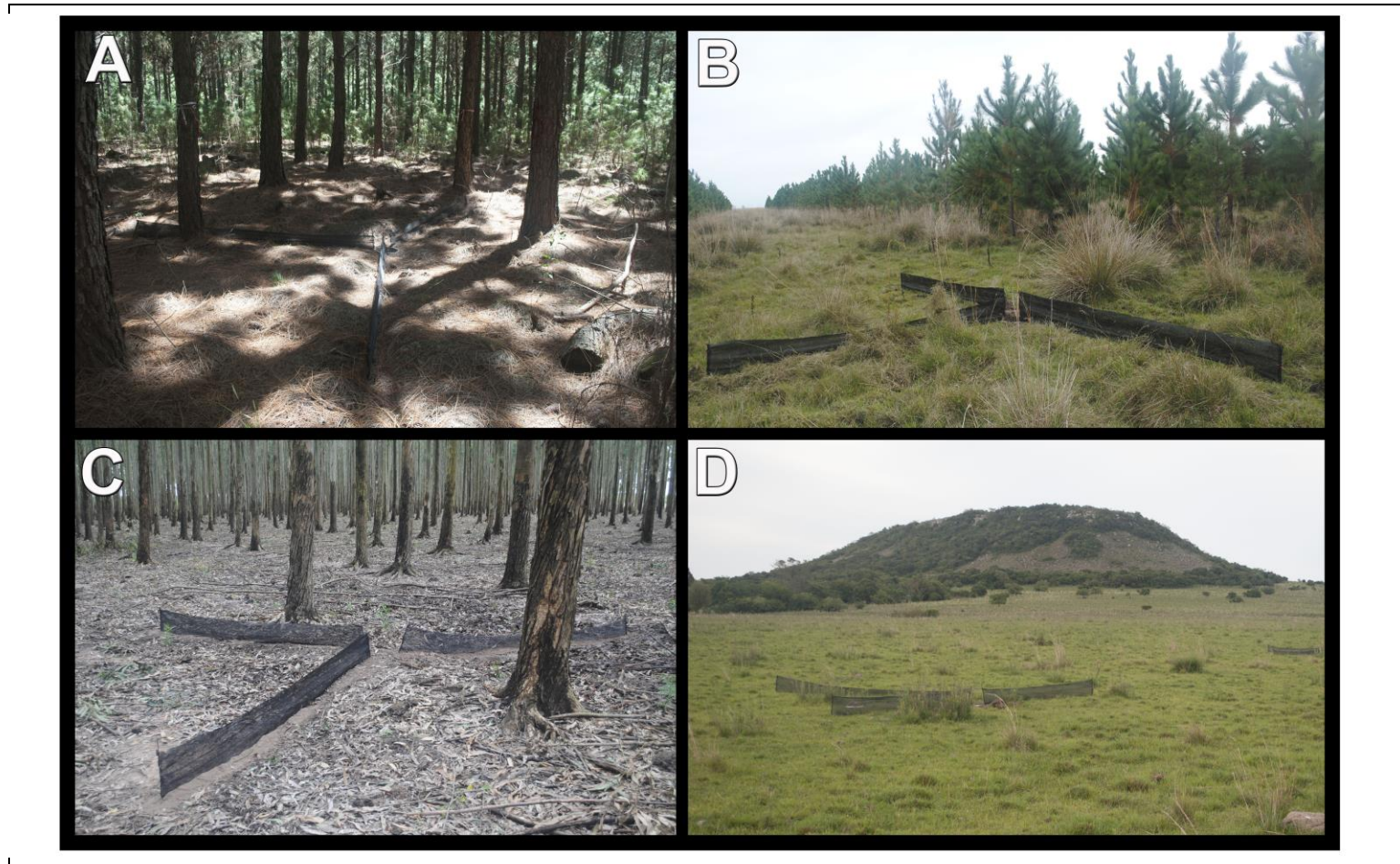


Figura 1.8. Ambientes muestreados en la llanura circundante. A: Pinar. B: Silvopastoril, C: Eucaliptal, D: Pastizal con ganado.

1.5. Tratamiento de los individuos capturados en los muestreos de ambas etapas

Los individuos encontrados en las trampas y refugios artificiales, fueron identificados taxonómicamente utilizando claves y guías de anfibios (Ceí, 1980; Zaracho et al., 2012) y reptiles (Ceí, 1993; Giraudo, 2001). Además, fueron sexados teniendo en cuenta caracteres sexuales secundarios en el caso de los anfibios y por la presencia de hemipenes en el caso de los reptiles. Seguidamente se midieron las variables morfométricas (Anexo 1.IV) (longitud hocico-cloaca, longitud tibio-fíbula y ancho de la cabeza) con un calibre de precisión 0.0 mm y pesados con una balanza digital de precisión 0.01 g, para su posterior análisis (ver capítulo III). Una vez medidos y pesados se realizó el marcaje individual mediante la técnica de cortes de dedos siguiendo el código propuesto en Donnelly et al. (1994) con algunas modificaciones (Anexo 1.V), con el fin de identificar a los individuos y obtener información sobre la trampa donde fue capturado, el ambiente, fecha, etc. Además, esto ayuda a evitar recuentos e identificar eventuales recapturas. Los dedos amputados fueron rotulados y conservados en alcohol al 70%, para posteriormente estimar la estructura de edades mediante la aplicación de la técnica esqueletocronológica (ver capítulo III). La metodología siguió los procedimientos histológicos empleados por Castanet (1982), Castanet & Smirina (1990) con ligeras modificaciones introducidas por Marangoni (2006). Toda la información fue registrada en planillas de campo (Anexo 1.IV). Finalmente, los ejemplares capturados en los ambientes asociados a los inselbergs fueron liberados en el mismo lugar de captura.

Permisos de trabajo, investigación y colección de animales

Este trabajo contó con los permisos de la empresa propietaria de los campos sitio de estudio en el marco de actas de acuerdo y convenios (FAB-Forestadora S.A.; FaCENA-Forestadora S.A.), y con los permisos de investigación y recolección de animales por parte de la Dirección de Recursos Naturales de la Provincia de Corrientes.

1.6. BIBLIOGRAFÍA

1. Anderson RC, Fralish JS & Baskin JM (eds.) 1999. Savannas, barrens, and rock outcrop plant communities of North America. 470 pp
2. Angulo A, Rueda-Almonacid JV, Rodriguez-Mahecha JV & La Marca E. 2006. Técnicas de Inventario y Monitoreo para los anfibios de la Región Tropical Andina. Conservación Internacional, Serie Manuales de Campo. Panamericana Formas e Impresos, Bogotá, Colombia.
3. Argoitia MA, Cajade R, Hernando AB & Teta P. 2021. Bat (Mammalia: Chiroptera) biodiversity in a subtropical inselberg ecosystem of Northeastern Argentina. *Revista de Biología Tropical* 69: 379-390.
4. Barthlott W & Porembski S. 2000. Why Study Inselbergs? En: Porembski S. & Barthlott W. (Eds). *Inselbergs: Biotic Diversity of Isolated Rock Outcrops in Tropical and Temperate Regions*. 1-6 pp. Ecological Studies, Springer-Verlag, Berlin.
5. Beeskow AM, Monsalve MA & Duro A. 2005. Identification of sites with higher levels of diversity in endemic vascular flora from Argentinean Patagonia. *Anales Inst Patagonia* 30: 5-20.
6. Bornhardt W. 1900. *Zur Oberflächengestaltung und Geologie Deutsch-Ostafrikas*. Reimer, Berlin.
7. Burke A. 2003. Inselbergs in a changing world-global trends. *Divers. Distrib.* 9: 375-383.
8. Cabrera AL & Willink A. 1980. *Biogeografía de América Latina*. SecFed OEA. Monogr. 13:1-122.
9. Cajade R, Etchepare EG, Falcione C, Barrasso DA & Álvarez BB. 2013a. A new species of Homonota (Reptilia: Squamata: Gekkota: Phyllodactylidae) endemic to the hills of Paraje Tres Cerros, Corrientes Province, Argentina. *Zootaxa* 3709: 162-176.
10. Cajade R, Medina W, Salas R, Fandiño B, Paracampo A, García I, Pautasso A, Piñeiro JM, Acosta JL, Zaracho VH, Avalos A, Gómez F, Odriozola MP, Ingaramo MR, Contreras FI, Rivolta MD, Hernando AB & Álvarez BB. 2013b. Las islas rocosas del Paraje Tres Cerros: un refugio de biodiversidad en el litoral mesopotámico argentino. *Biológica* 16:147-159.

11. Cantero J, Nuñez C, Mulko J, Brandolín P, Amuchastegui A, Sfragulla J, Bonalumi A, Martínez A, Zeballos S, Cabido M, Barboza G, Chiarini F & Ariza Espinar L. 2016. Vegetación y flora de afloramientos basálticos del centro de Argentina. *Arnaldoa* 23: 185-218.
12. Carnevali R. 1994. Fitogeografía de la Provincia de Corrientes. Gobierno de la Provincia de Corrientes e INTA.
13. Cei JM. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano*, N. S., Monografia. 2: i-xii + 1- 609.
14. Cei JM. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, puna y pampas. Museo Regionale di Scienze Naturali. Torino, Monografía XIV: 949 p.
15. Conant R & Collins JT. 1991. A field guide to amphibians and reptiles of eastern and central North America. Peterson Field Guide Series. Houghton Mifflin Company, Boston, USA, 450p.
16. Corn PS. 1994. Straight-line drift fences and pitfall traps. In: Heyer WR, Donnelly MA, McDiarmid RW, Hayek LC, Foster MS (eds). *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington DC. pp.109-117.
17. Courtis A, Cajade R, Piñeiro JM, Hernando A, Marangoni F. 2015. First record of albinism in the Taragüi Gecko *Homonota taragui* (Squamata: Phyllodactylidae). *Herpetology Notes* 8: 425-427.
18. Donnelly MA, Guyer G, Juterbock JE & Alford RA. 1994. Techniques for marking amphibians. In: Heyer WR, Donnelly MA, McDiarmid RW, Hayek LC, Foster MS (eds). *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press.
19. -Ellis LT, Afonina OM, Czernyadjeva IV, Konoreva LA, Potemkin AD, et al. 2020. New national and regional bryophyte records. *Journal of Bryology* 42: 1-17.
20. Fahrig L. 2003 Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 487- 515.
21. Fandiño B, Fernández JM, Thomann ML, Cajade R & Hernando AB. 2017. Comunidades de aves de bosques y pastizales en los afloramientos rocosos aislados

- del Paraje Tres Cerros Corrientes Argentina. *Revista de Biología Tropical* (International Journal of Tropical Biology) 65: 535-550.
22. Fellers GM & Drost CA. 1994. Sampling with artificial cover. In: Heyer WR, Donnelly MA, McDiarmid RW, Hayek LC, Foster MS (eds). *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians*, pp. 146-50. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
 23. Fischer J & Lindenmayer BD. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16: 265-280.
 24. Fitzsimons JA & Michael DR. 2017. Rocky outcrops: a hard road in the conservation of critical habitats. *Biological Conservation* 211: 36-44.
 25. Fredericksen NJ, Fredericksen TS, Flores B, McDonald E & Rumiz D. 2003. Importance of granitic rock outcrops to vertebrate species in a Bolivian tropical forest. *Tropical Ecology* 44: 185-196.
 26. Gervazoni PB. 2017. Diversidad de lepidópteros diurnos (Papilionoidea) del Cerro Nazareno (Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros) Corrientes Argentina. Unpublished Bachelor thesis. Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes, Argentina, 25p.
 27. Giraudo AR. 2001. Serpientes de la Selva Paranaense y del Chaco Húmedo. L.O.L.A., Buenos Aires, Argentina. 289 p.
 28. Grant BW, Tucker AD, Lovich JE, Mills AM, Dixon PM & Gibbons JW. 1992. The use of coverboards in estimating patterns of reptile and amphibian biodiversity. In D. R. McCullough, & R. H. Barrett (eds), *Wildlife 2001*, pp. 379-403. Elsevier Science, London.
 29. Herbst R & Santa Cruz JN. 1999. Mapa litoestratigráfico de la provincia de Corrientes. *D'orbignyana* 21-69.
 30. Heyer WR, Donnelly MA, McDiarmid RW, Hayek LAC & Foster MS. 1994. *Monitoring biological diversity: Standard Methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press.
 31. Hopper SD, Brown AP & Marchant NG. 1997. Plants of Western Australian granite outcrops. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 80: 141-158.

32. Isler RD. 2016. Tras la huella del ganado en las misiones jesuítas-guaraníes. Identificación de la ruta y catalogación de los caminos y estancias de la Cruz. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. 554 p. ISBN: 9788491256403
33. Köhler J & Böhme W. 1996. Anuran amphibians from the region of Pre-Cambrian rock outcrops (inselbergs) in northeastern Bolivia with a note on the gender of *Scinax Wagler 1830* (Hylidae). *Revue française d'aquariologie, herpétologie* 23: 133-140.
34. Lynch M. 1991. The genetic interpretation of inbreeding depression and outbreeding depression. *Evolution* 45: 622-629.
35. MacArthur RH & Wilson EO. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
36. Mageski M, Ferreira RB, Zocca C, Teixeira RL & Rödder D. 2014. The unusual occurrence of a population of *Dendropsophus elegans* (Anura: Hylidae) in an inselberg of southeastern Brazil. *Herpetology Notes* 7: 363-365.
37. Mares MA & Seine RH. 2000. The fauna of Inselbergs. In: Porembski S & Barthlott W (Eds). *Inselbergs Biotic Diversity of Isolated Rock Outcrops in Tropical and Temperate Regions*. Ecological Studies vol. 146 Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 483-491.
38. Meregalli M. 1998. *Gymnocalycium angelae* spec. nov. eine neue Art aus Argentinien. *Kakteen und andere Sukkulenten* 49: 283-290.
39. Michael DR & Lindenmayer DB. 2018. *Rocky Outcrops in Australia: Ecology Conservation and Management*. Csiro Publishing, 176 p.
40. Michael DR, Cunningham RB & Lindenmayer DB. 2008. A forgotten habitat? Granite inselbergs conserve reptile diversity in fragmented agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 45: 1742-1752.
41. Michael DR, Cunningham RB & Lindenmayer BD. 2010b. The social elite: Habitat heterogeneity, complexity and quality in granite inselbergs influence patterns of aggregation in *Egernia striolata* (Lygosominae: Scincidae). *Austral Ecology* 35: 862-870.
42. Mitchell JC, Erdle SY & Pagels JF. 1993. Evaluation of capture techniques for amphibian, reptile, and small mammal communities in saturated forested wetlands. *Wetlands* 13:130-136.

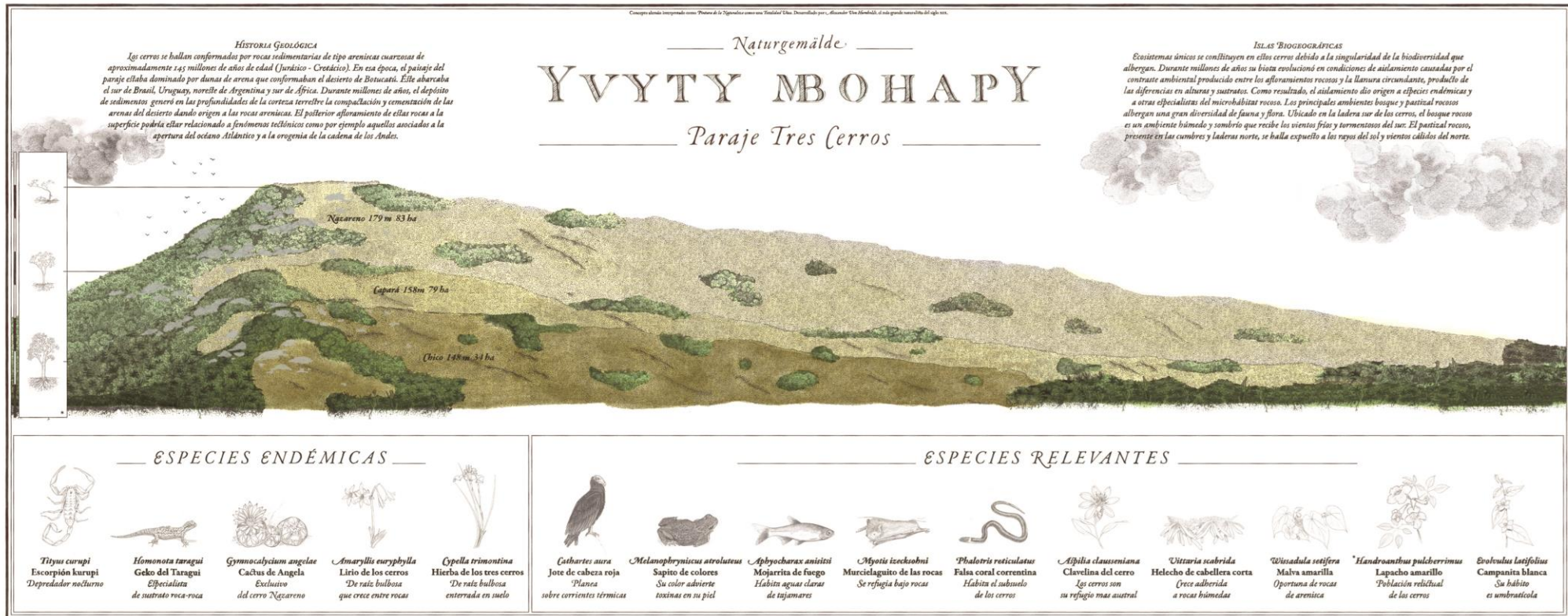
43. Michael DR, Lindenmayer DB & Cunningham RB. 2010a. Managing rock outcrops to improve biodiversity conservation in Australian agricultural landscapes. *Ecological management & restoration* 11: 43-50.
44. Nadal MF, Achitte-Schmutzler HC, Zanone I, Gonzalez PY & Avalos G. 2018. Diversidad estacional de arañas en una reserva natural del Espinal en Corrientes Argentina. *Caldasia* 40:129-143.
45. Neuendorf KKE, Mehl JP Jr & Jackson JA. 2005. Glossary of geology, fifth edition, American Geological Institute, Alexandria.
46. Odriozola MP. 2014. Complementariedad y solapamiento entre los nichos espacial y temporal de tres especies sintópicas de lagartijas del Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina. Unpublished Bachelor thesis Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes, Argentina, 37p.
47. Ojanguren-Affilastro AA, Adilardi RS, Cajade R, Ramírez MJ, Ceccarelli FS & Mola LM. 2017. Multiple approaches to understanding the taxonomic status of an enigmatic new scorpion species of the genus *Tityus* (Buthidae) from the biogeographic island of Paraje Tres Cerros (Argentina). *PLoS ONE*.12:e0181337.
48. Oliva F. & Panizza M. C. 2019. Visibilidad y paisaje en el sector centro-oriental de la provincia de Corrientes. *Anuario de Arqueología, Rosario* 11:77-90
49. Parodi LR. 1943. La vegetación del departamento San Martín en Corrientes, Argentina. *Darwiniana* 6: 127-178.
50. Piñeiro JM, Cajade R, Hernando AB, Curtis A, Ingaramo MR & Marangoni F. 2021. The isolated rocky outcrops of northeastern Argentina and their role on the herpetofauna conservation. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. En prensa.
51. Porembski S & Barthlott W. 2000. *Inselbergs: Biotic Diversity of Isolated Rock Outcrops in Tropical and Temperate Regions*. Ecological Studies, Springer-Verlag, Berlin.
52. Porembski S. 2007. Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 579-586.
53. Porembski S, Martinelli G, Ohlemiller R & Barthlott W. 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. *Diversity and Distributions* 4: 107 -119.

54. Ravenna P. 2003. Decisive proof on the validity of *Amaryllis* over *Hippeastrum* as mainly a South American genus including new species and new records of Amaryllidaceae from Argentina Brazil and Paraguay. *Onira* 9: 9- 22.
55. Ravenna P. 2009. A survey in the genus *Cypella* and its allies (Iridaceae). *Onira* 12: 1-10.
56. Ricketts TH. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist* 158: 87-99.
57. Santa Cruz JN, Orfeo O, Gulisano F. 2019. Geología de la provincia de Corrientes Argentina- y cuencas geotectónicas relacionadas. Gobierno de la provincia de Corrientes-ICAA-FaCENA-UNNE. 269 p.
58. Seine R. 2000. Human Dimensions and Conservation. En: Porembski S & Barthlott W (Eds). *Inselbergs: Biotic Diversity of Isolated Rock Outcrops in Tropical and Temperate Regions*. 493-506 pp. *Ecological Studies*, Springer-Verlag, Berlin.
59. Semlitsch RD. 2003. *Amphibian Conservation*. Smithsonian, Washington and London.
60. Speziale KL & Ezcurra C. 2012. The role of outcrops in the diversity of Patagonian vegetation: relicts of glacial palaeofloras? *Flora* 207: 141-149.
61. Speziale KL & Ezcurra C. 2014. Rock outcrops as potential biodiversity refugia under climate change in North Patagonia. *Plant Ecology & Diversity* 8: 353-361.
62. Twidale CR. 2000. Granite outcrops: their utilization and conservation. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 83: 115-122.
63. Vitt LJ & Caldwell JP. 2013. *Herpetology*. Academic Press/Elsevier.
64. Watson DM. 2002. A conceptual framework for studying species composition in fragments, islands and other patchy ecosystems. *Journal of Biogeography* 29: 823-834.
65. WCMC (World Conservation Monitoring Centre). 1992. *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*. Chapman & Hall, London.
66. Whittaker RJ. 1998. *Island Biogeography & Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford University Press, Oxford. 1 ISBN 0 19 850021 1. 285 p.

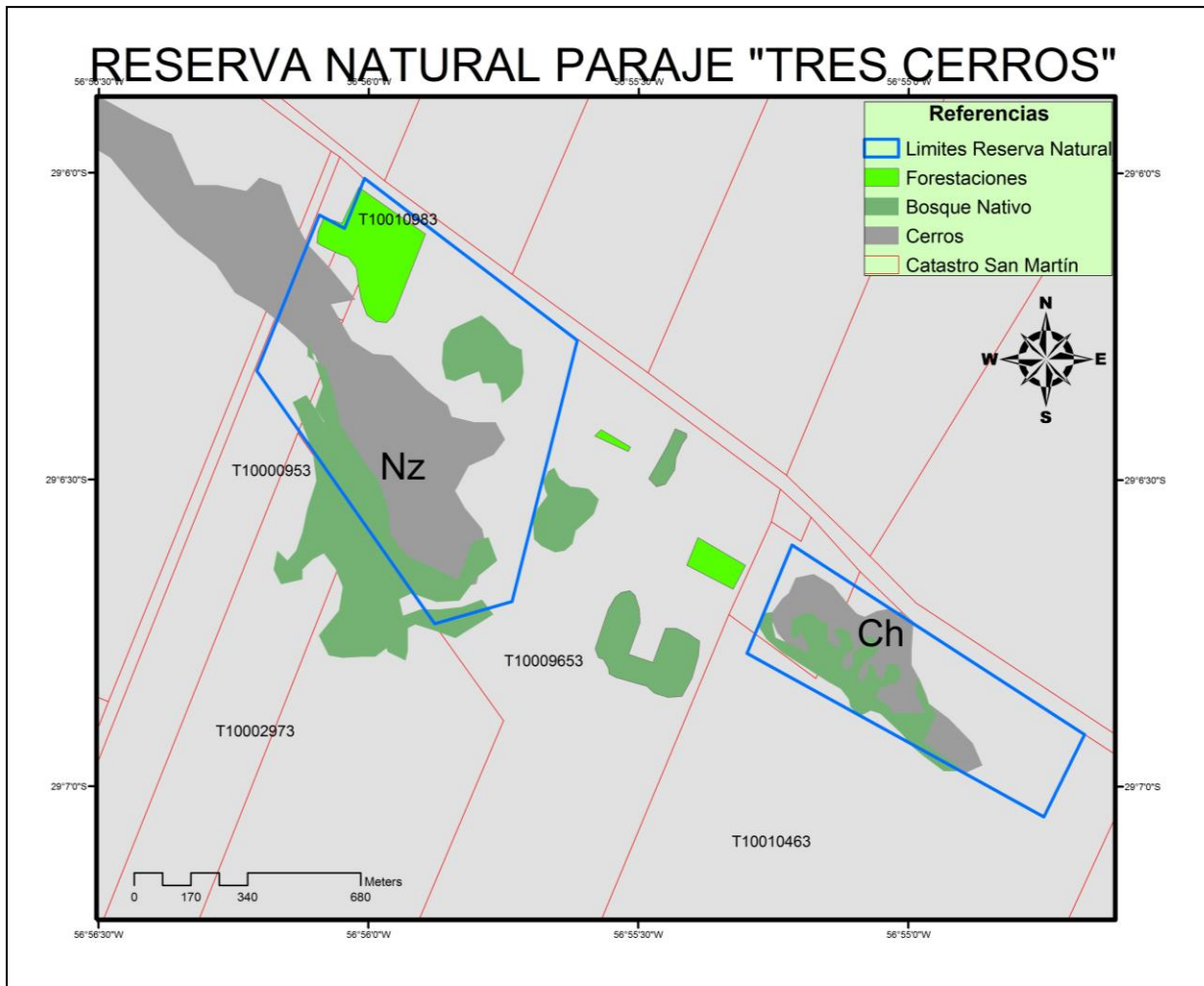
67. Willson JD & Gibbons JW. 2010. Drift fences, coverboards, and other traps. Amphibian ecology and conservation: A handbook of techniques, 229-245.
68. Zaracho VH, Céspedes JA, Álvarez BB & Lavilla EO. 2012. Guía de campo para la identificación de los anfibios de la provincia Corrientes (Argentina). Fundación Miguel Lillo. Publicación especial.

1.7. ANEXOS

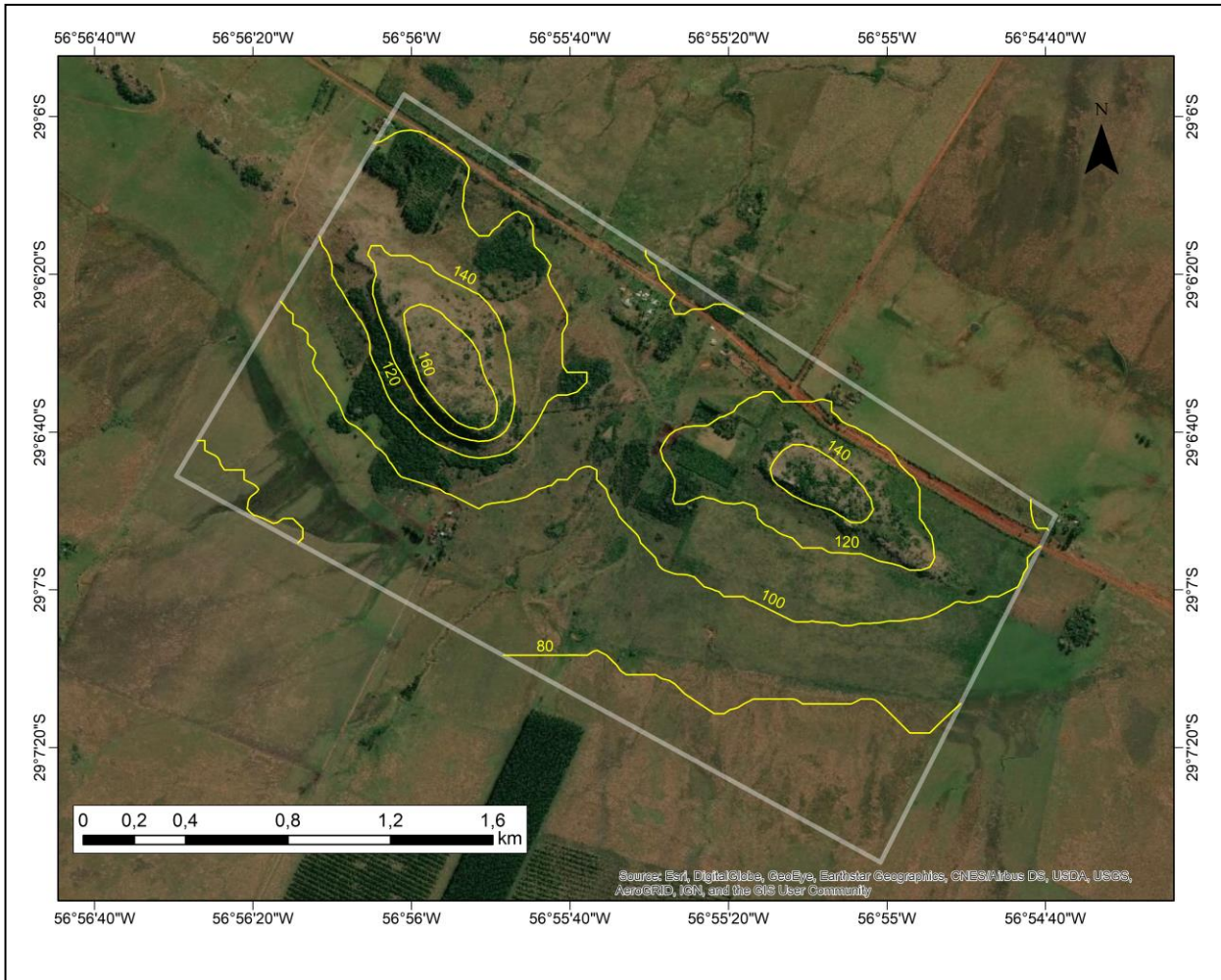
ANEXO 1.I. Representación gráfica de los Inselbergs del Paraje Tres Cerros, a través de un Naturgemälde. Concepto alemán, desarrollado por Von Humboldt, interpretado como “pintura de la naturaleza como una totalidad viva”.



ANEXO 1.II. Mapa de delimitación y ordenación de la Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros. Cerro Nazareno (Nz). Cerro Chico (Ch).



ANEXO 1.III. Imagen satelital del área de estudio donde se encuentran representadas en líneas amarillas las distintas curvas de nivel (metros sobre el nivel del mar).



ANEXO 1.IV. Planilla de campo utilizada para el registro de datos. ID: Número de Identificación de cada espécimen. LHC: Longitud hocico cloaca; TF: Longitud tibio-fíbula; AC: Ancho de la cabeza; TR/CH: Trampa/chapa.

MUESTREO EN TRAMPAS DE CAIDA

Ambiente: Punto:
 Fecha: Hora inicial: final:
 N° de obs. 1 2 3 4
 Nombre de los obs:

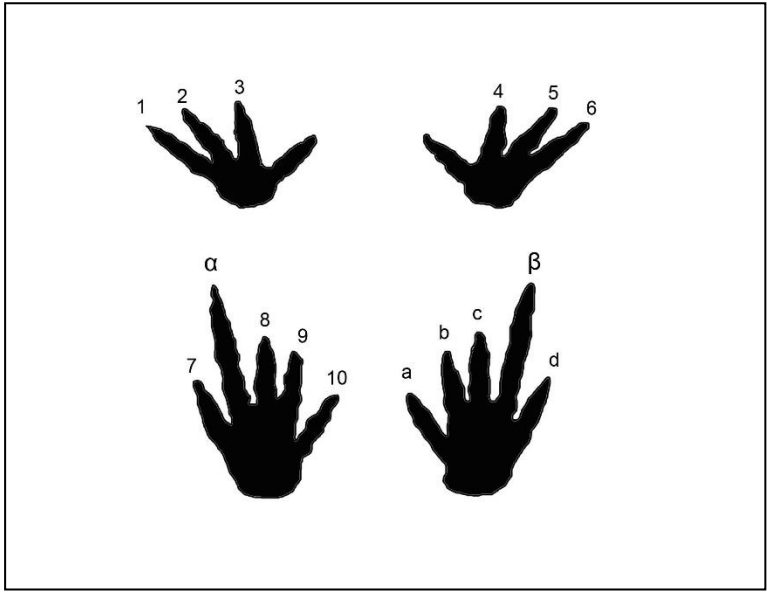
Condiciones meteorológicas

Temp. Aire: °C. Humedad: %
 Precipitación hoy: mm
 Precip en los últimos días: *seco poca lluvia mucha lluvia*

Registros

Especie	ID	Trampa	Sexo	LHC	Peso	TF	AC	TR/CH

ANEXO 1.V. Código utilizado para el marcaje de especímenes.



CAPÍTULO II

Diversidad



“ROCAS Y ESCAMAS”

Las rocas que afloran en los cerros ofrecen a los reptiles un hábitat propicio para asolearse y termoregular.

2.1. INTRODUCCIÓN

2.1.1. Diversidad: Conceptos, relación inselbergs/herpetofauna.

El concepto de diversidad biológica o biodiversidad (Wilson, 1988) reúne tres niveles de organización biológica: la variabilidad de genes, especies y ecosistemas (Colwell, 2009). Según la Convención sobre la Diversidad Biológica de Naciones Unidas (Naciones Unidas, 1992) se entiende por Biodiversidad como la variabilidad entre organismos vivos de todas las fuentes (ambientes terrestres, acuáticos y los complejos ecológicos de los que forman parte), que incluye la diversidad dentro de las especies, entre especies y de ecosistemas. La diversidad es una propiedad emergente de las comunidades biológicas, que permite describir, caracterizar y entender el funcionamiento de las mismas. La misma engloba atributos, como la riqueza específica, equitabilidad y la abundancia de individuos, entre otros, que son el resultado de la interacción de una serie de factores (clima, geografía, procesos históricos, heterogeneidad del hábitat, interacciones interespecíficas, etc) que moldean la estructura de la comunidad (Magurran, 2004). La diversidad biológica representa un tema central de la teoría ecológica y ha sido objeto de amplio debate (Magurran, 2004). Se entiende como el resultado de las interacciones ecológicas entre las especies y de sus relaciones con el medioambiente, sumado a la historia evolutiva y biogeográfica de las regiones y la biota que la habita (Halffter & Moreno, 2005).

Con el objeto de estimar la diversidad a distintas escalas o niveles Whittaker (1972), propuso los términos de diversidad alfa, beta y gamma. La diversidad alfa se entiende como la riqueza específica a nivel local de una comunidad que se considera más o menos homogénea; es una de las herramientas más utilizadas y sencillas para medir la biodiversidad de un área (Moreno, 2001). La diversidad beta o diversidad entre hábitats es el grado de reemplazo en la composición de especies o cambio biótico a través de gradientes ambientales o entre comunidades de un paisaje (Whittaker, 1972). A diferencia de las diversidades alfa y gamma que pueden ser medidas fácilmente en función del número de especies, la medición de la diversidad beta es de una dimensión diferente porque está basada en proporciones o diferencias (Magurran, 2004). La diversidad beta o β_{cc} , puede ser particionada en sus dos componentes: la diferencia en riqueza y el reemplazamiento de especies (Carvalho et al., 2012). La diferencia en riqueza (β_{rich}) se refiere a la diferencia absoluta entre el número de especies entre ensambles. El reemplazamiento de especies (β_{-3}), en cambio, ocurre cuando una especie

de un ensamble es sustituida por otra de un ensamble distinto (Carvalho et al., 2012). La diversidad gamma se define como la riqueza en especies de un grupo de hábitats (un paisaje, un área geográfica, una isla) que resulta como consecuencia de la diversidad alfa y la diversidad beta (Whittaker, 1972).

La pérdida de biodiversidad es una problemática que genera una gran preocupación actual. El constante incremento de las actividades antrópicas trae consigo una serie de efectos adversos para la naturaleza y los organismos que la integran. El continuo avance de la población humana, la fragmentación de hábitat, el cambio climático, el tráfico de fauna son algunas de las causas de la pérdida de biodiversidad. Los anfibios y reptiles no son ajenos a esta problemática y se ven afectados seriamente, presentando ambos un gran número de especies extintas y bajo algún grado de amenaza (Butchart et al., 2010; Barnosky et al., 2011; Pimm et al., 2014; IUCN, 2020). Se estima que existen aproximadamente unos 8 millones especies en el mundo, de las cuales, la mayoría aún no han sido catalogadas (Mora et al., 2011). Dentro de este número se encuentran representados los vertebrados, contabilizando alrededor de 77000 especies ya descritas, contribuyendo los anfibios y reptiles con el 11% y 14% de esta riqueza, respectivamente. Ambos se encuentran representando por aproximadamente 8000 y 11000 especies respectivamente, agregándose constantemente nuevas especies. Por otra parte, la herpetofauna representan al grupo de vertebrados terrestres que poseen mayor grado de amenaza, con significativamente más especies en riesgo que las aves o los mamíferos (IUCN, 2020). En Argentina (aprox. 170 sp. anfibios; 460 sp. reptiles), alrededor del 29% de los anfibios y 33% de los reptiles presentan especies bajo algún grado de amenaza (Abdala et al., 2012; Giraudo et al., 2012; Prado et al., 2012a, b; Vaira et al., 2012). Así, debido al impacto de las actividades antrópicas un gran número de especies están bajo constante amenazadas y las tasas de extinción han aumentado drásticamente, llevando a un fenómeno que ha sido denominado como la sexta extinción masiva (Ceballos et al., 2015). Sumado a lo anterior, el lento avance de la descripción de las especies en relación con las tasas de extinción, hace que varias especies desaparezcan sin ser conocidas (Mora et al., 2011). En relación esto, los ecosistemas biológicamente inexplorados, como por ejemplo los inselbergs, son oportunidad para aumentar el conocimiento de nuevas especies, sumado a que gran parte de ellos son considerados como hotspots de diversidad. Teniendo en cuenta esta problemática, la realización de estudios de diversidad es de gran importancia para aumentar el conocimiento de la riqueza, abundancia y distribución de las especies.

En los últimos 20 años, varios estudios han demostrado la importancia de los inselbergs en la biodiversidad y conservación de la naturaleza (Fitzsimons & Michael, 2017; Michael & Lindenmayer, 2018). En este sentido, son varias las menciones sobre estos ecosistemas como puntos calientes (hotspots) de biodiversidad y la necesidad inmediata de su exploración y protección (Porembski & Barthlott, 2000; Porembski et al., 2016; Michael & Lindenmayer, 2018). Las características singulares de los inselbergs en relación a su fisonomía y condiciones ambientales (microclimáticas) generan un entorno que difiere y contrasta en gran medida con el ambiente circundante (matriz), lo cual produce en mayor o menor medida, un aislamiento del ecosistema. Debido a esto, los inselbergs son considerados como verdaderos laboratorios evolutivos en los cuales existen gran variedad de microhábitats singulares, donde las especies experimentan la evolución en aislamiento (Barthlott & Porembski, 2000; Porembski, 2007; Cajade et al., 2013a).

Las investigaciones realizadas en los ecosistemas de inselbergs han tenido como foco principal el estudio de la flora, quedando en un plano secundario las investigaciones sobre diferentes grupos de animales, aunque en un número creciente. En dichos estudios se mencionan varios atributos por los cuales los afloramientos rocosos aislados son importantes como hábitats para varias especies animales. El entorno rocoso ofrece condiciones favorables para la termorregulación, la alimentación, hábitats especiales y refugio contra los depredadores (Fredericksen et al., 2003; Michael et al., 2008; Michael et al., 2010a, b, c; Cajade et al., 2013a, b), así también sitios de reproducción, tales como las piscinas de rocas como reservorios de agua para anfibios (Köhler & Böhme, 1996; Mares & Seine, 2000; Fredericksen et al., 2003; Mageski, 2014; Michael and Lindenmayer, 2018). Michael et al. (2008) destacan la importancia que poseen los inselbergs para la diversidad y conservación de reptiles, debido a la elevada riqueza y a las numerosas especies endémicas y amenazadas que estos ecosistemas albergan. La fisiología de los reptiles requiere de bajos niveles de agua para sobrevivir, condiciones tales como las que habitualmente ocurren en hábitats rocosos. Los inselbergs ofrecen recursos muy apreciados por los reptiles y que en el paisaje circundante son limitados, como por ejemplo gradientes climáticos y otros que proporciona el hábitat rocoso como refugios en grietas, oquedades y sitios para termorregulación. (Michael et al., 2008; 2010a, b).

En contraposición a los reptiles, los anfibios son un grupo que posee mayor dependencia al agua y la humedad para su supervivencia y reproducción, por lo que la

importancia de estos ecosistemas está supeditada a la disponibilidad de este recurso. En inselbergs de regiones cálidas el agua es un recurso escaso debido a la rápida infiltración, escurrimiento y evapotranspiración (Szarzynski, 2000). Probablemente debido a esto, la literatura científica respecto al estudio de anfibios en inselbergs es considerablemente menor en comparación con la observada para los reptiles (ver Mares & Seine, 2002). Pese a ello, la literatura es precisa en mencionar a los inselbergs como sitios de importancia para la reproducción y para el refugio de algunas especies de anfibios (Mares & Seine, 2002). Sin embargo, no existen estudios que brinden un marco conceptual, abordando diferentes teorías, sobre el rol de los inselbergs en la conservación de la diversidad de anfibios, siendo este un gran interrogante a responder.

En Argentina, los afloramientos rocosos aislados han sido poco explorados y la mayoría de los estudios siguieron la misma tendencia que los demás estudios realizados en diferentes partes del mundo, centrándose principalmente en su diversidad florística (Parodi, 1943; Cabido et al., 1990; Kristensen & Frangi, 1995; Meregalli, 1998; Ravenna, 2003; 2009; Beeskow et al., 2005; Speziale & Ezcurra, 2012; 2014; Cantero et al., 2016; Gomez-Carella et al., 2109). En los últimos diez años, el descubrimiento biológico que se produjo en los tres afloramientos rocosos aislados del Paraje Tres Cerros (PTC) y la progresiva descripción de su biota han demostrado, al igual que la mayoría de este tipo de ecosistemas alrededor del mundo, su gran importancia para la diversidad y conservación tanto de especies vegetales como animales (ver capítulo I). Esta importancia radica en que los inselbergs plantean un escenario único, que promueve procesos de adaptación, evolución y especiación, así como también refugio para un gran número de especies amenazadas y poblaciones relictuales. Identificar qué rol ocupan los inselbergs del Paraje Tres Cerros en relación al conocimiento y conservación de la biodiversidad local y regional de anfibios y reptiles es de central atención en este capítulo.

Conocer la composición de especies de este tipo de ecosistemas, además de distintos aspectos de su ecología y distribución, es una herramienta fundamental para el entender valor que tienen los inselbergs para los anfibios y reptiles.

2.1.2. Los *objetivos* planteados en este capítulo son:

A- Desarrollar un inventario de la fauna de anfibios y reptiles de los inselbergs del Paraje Tres Cerros y su entorno.

B- Describir la diversidad a partir de la riqueza y abundancia de especies por ambiente en cada uno de los cerros y sus pedimentos.

C- Describir la diversidad a partir de la riqueza y abundancia de especies en los pastizales de la llanura circundante y en los monocultivos forestales implantados en ésta.

D- Determinar el rol en la conservación de anfibios y reptiles de los inselbergs del Paraje Tres Cerros.

2.2. METODOLOGÍA

2.2.1. Muestreo de anfibios y reptiles.

El mismo se llevó a cabo como se detalla en el Capítulo I, en la sección “Diseño experimental y metodología de los muestreos”.

Además, para los objetivos de realizar un inventario y la determinación del rol de los Inselberg del Paraje Tres Cerros en la conservación de anfibios y reptiles, se realizaron muestreos de la herpetofauna en refugios naturales, como debajo de rocas y troncos, entre vegetación, agujeros y grietas, utilizando la metodología de "inventarios completos de especies" para capturar y registrar los animales (Scott, 1994). Adicionalmente, se contabilizaron aquellas especies registradas durante muestreos previos a este trabajo de tesis doctoral, datos propios del grupo de investigación al que pertenezco. Cabe destacar que los resultados correspondientes a estos objetivos ya han sido presentados en un trabajo científico el cual se encuentra aceptado para su publicación (Piñeiro et al., en prensa) (Anexo 2.I).

2.2.2. Diseño de análisis

A partir de los datos provenientes del registro de las especies y el número de individuos por especie capturados en trampas, se realizaron cálculos y comparaciones de diversidad alfa y beta a diferentes niveles. La figura 2.1 representa el esquema donde se muestra de manera gráfica el diseño de análisis. El nivel 1 y más general, resulta de la comparación entre el inselberg y la llanura circundante (matriz). Seguidamente, se analizan los dos componentes, cerro y pedimento, que integran el ecosistema de inselberg. En otro nivel se comparan las diversidades entre los cerros Nazareno y Chico. Finalmente, se analiza y compara la diversidad entre los diferentes ambientes identificados en el ecosistema de inselberg. Para los análisis comparativos entre Inselberg y llanura, se tuvieron en cuenta solamente los datos pertenecientes a las trampas de caída (pit-falls). Además, para los análisis se utilizaron los anfibios y reptiles en conjunto (herpetofauna), debido que el número de registros de reptiles fue muy bajo y haciendo difícil realizar las comparaciones. Para una mayor fiabilidad de los análisis comparativos entre Inselberg y llanura, se tuvieron en cuenta solamente los datos pertenecientes a las trampas de caída (pit-falls), con el fin de unificar las técnicas de muestreo.

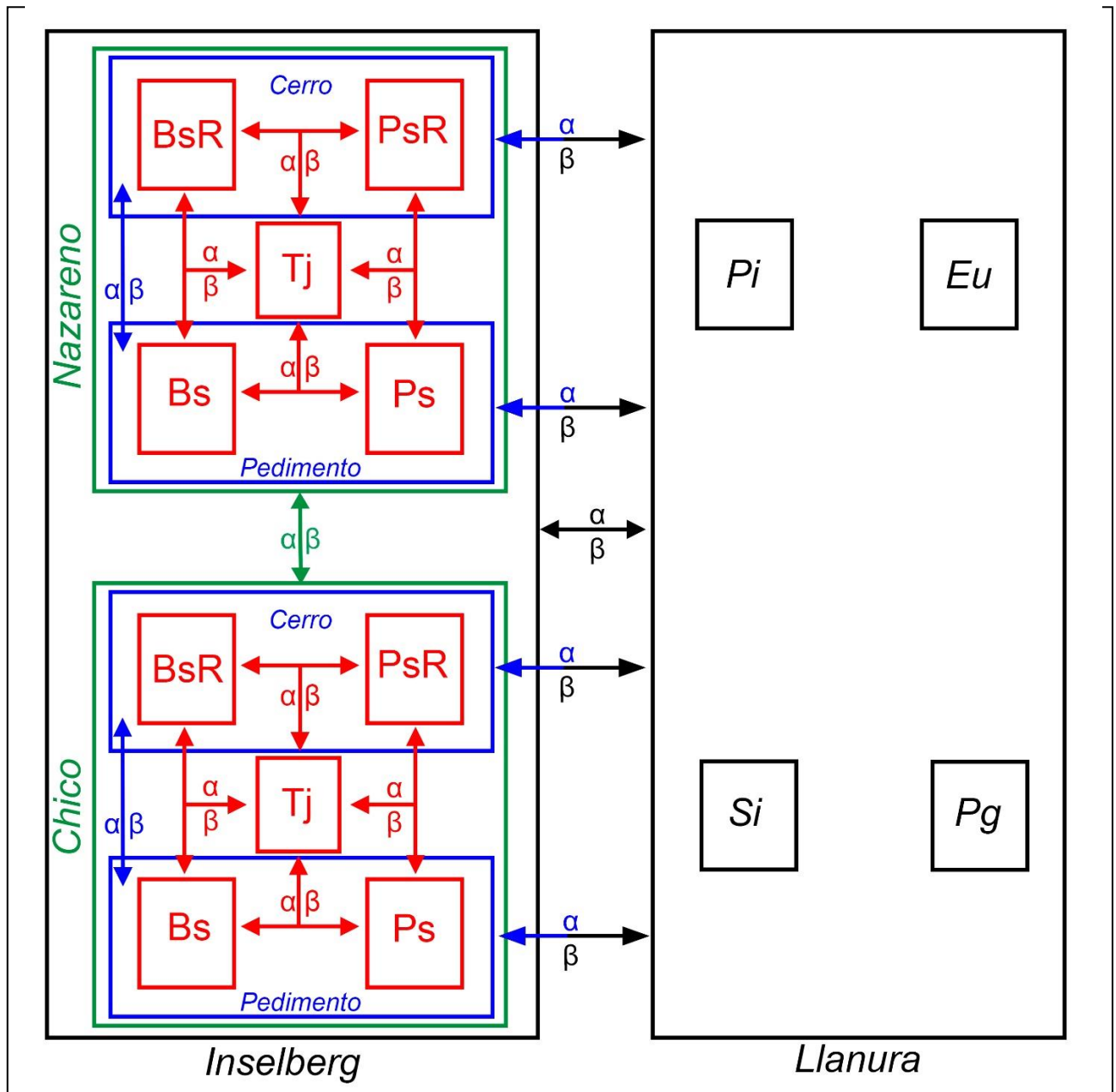


Figura 2.1: Esquema del diseño para el estudio de la diversidad. Bsr: Bosque rocoso; PsR: Pastizal rocoso; Tj: Tajamar; Ps: Pastizal; Bs: Bosque; Pi: Pinar; Si: Silvopastoril; Eu: Eucaliptal, Pg: Pastizal con ganado.

2.2.3. *Análisis de datos*

2.2.3.1. *Cálculo de la diversidad alfa*

Riqueza específica

La riqueza de especies (S) es, por varias razones, una de las formas más sencilla y más frecuentemente utilizada para medir la biodiversidad (Gaston, 1996; Moreno,

2001). En primer lugar, la riqueza refleja distintos aspectos de la diversidad. Además, el significado de “especie” es ampliamente entendido, a pesar de que existen muchas aproximaciones para definir el concepto (Aguilera & Silva 1997; Mayr, 1992). Otra cuestión es que las especies son fácilmente detectables y cuantificables, al menos para la mayoría de los grupos. La riqueza (S) se basa únicamente en el número de especies presentes, sin tomar en cuenta el valor de importancia de las mismas.

Variación temporal de la riqueza y abundancia de especies

Con el objetivo de visualizar como varía la riqueza y abundancia de especies a lo largo del año, se utilizaron gráficos (histogramas) para poder observar tanto el número de especies como de individuos, durante los meses de todo el período de muestreo.

Cobertura de la muestra

Se utilizó el concepto de cobertura de la muestra (“*sample coverage*”), propuesto por Chao & Jost (2012), para el análisis de diversidad alfa. Comúnmente las muestras son comparadas estandarizando tamaños de muestra, y a menudo presentan diferentes grados de completitud, dependiendo de las distribuciones de abundancias de las comunidades a comparar. Esto no siempre proporciona una idea significativa del verdadero grado de diferencia entre muestras, además no cumplen con el principio de replicación (ver Chao & Jost, 2012).

En este sentido comparar la riqueza utilizando niveles similares de cobertura en muestras estandarizadas, nos proporcionará una idea significativa del verdadero grado de diferencia entre ambas. Si bien la rarefacción y extrapolación tradicionales, donde las muestras son estandarizadas a igual tamaño, provee información útil, es mucho más informativo estandarizar las muestras a igual cobertura. Esto asegura que estamos comparando muestras de igual calidad e igual completitud, permitiendo inferencias más robustas y detalladas sobre las comunidades muestreadas (Chao & Jost, 2012).

Número efectivo de especies

Para caracterizar la diversidad alfa de la comunidad de anfibios y reptiles en estudio, se utilizó la propuesta de Hill (1973) como una medida de diversidad verdadera (Jost, 2010). El número efectivo de especies o serie de Hill relaciona la riqueza de especies y las abundancias relativas de las mismas en distintos órdenes de q . El exponente q determina la sensibilidad del índice a las abundancias relativas de las

especies; es decir, la influencia que pueden tener las especies comunes o las especies raras en la medida de la diversidad. Aunque q puede tomar cualquier valor por ser una medida continua, no es prudente utilizar cualquier número (Hill, 1973). Lo aconsejable es reconocer cuál aspecto de la distribución de frecuencias se desea analizar, dependiendo de las características del fenómeno estudiado y, posteriormente, seleccionar alguna de las posibilidades. En sentido figurado, es un indicador que determina cuántas especies son consideradas en la muestra analizada, dependiendo de su nivel de rareza.

Se utilizaron los órdenes de q empleados comúnmente, los cuales son: q_0 , q_1 y q_2 .

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

Ecuación 1

- q_0 = número total de especies (S)

Cuando $q=0$, las abundancias de las especies no contribuyen a la sumatoria de la ecuación 1. Sólo las presencias son contadas, haciendo referencia a la **riqueza de especies**.

q_1 = frecuencia relativa = $\sum p_i^2$

Cuando $q=1$, las especies tienen un peso proporcional a su abundancia en la comunidad. Cuando el límite de la Ec. 1 tiende a 1, se convierte en el exponencial del familiar índice de Shannon, referido también como **diversidad de Shannon**.

q_2 = número de especies muy abundantes = $1/\lambda$

Cuando $q=2$ produce el inverso del índice de Simpson, el cual otorga más peso a las frecuencias de especies abundantes y no toma en cuenta las especies raras.

Expresar la diversidad de una comunidad en números de especies efectivas, posibilita unificar el análisis haciendo comparable los resultados y también obtener una interpretación directa y más sencilla sobre cuál es la diferencia en la diversidad de 2 o más comunidades (Jost, 2007; 2010; Moreno et al., 2011).

Los análisis fueron realizados utilizando el paquete iNEXT (iNterpolation/EXTrapolation) (Hsieh et al., 2016) desarrollado para R (R Development Core Team, 2011).

Factor de equitatividad

Se calcula a partir de la ecuación, $FE=q_2/q_1$, donde q_1 y q_2 son los números de la serie de Hill (Hill, 1973). Si hay algunas especies que son muy abundantes en la comunidad, solo q_2 las considera, y casi no tiene en cuenta las especies raras de la comunidad (Jost, 2010). Esto provee una visión del significado del factor de equitatividad mediante la interpretación propuesta por Hill (1973) sobre q_1 como el “número de especies comunes o abundantes” y q_2 como el “número de especies muy abundantes”.

Curvas de rango abundancia

La curva de Whittaker o curva de rango abundancia es una representación gráfica que consiste en ordenar jerárquicamente las especies (de mayor a menor) y se desarrolló con el objetivo de determinar los patrones de distribución de la abundancia de las especies de una comunidad. Constituye una herramienta que resume una gran cantidad de información en poco espacio. Permite ver, por ejemplo, cuántas especies son las más abundantes, cuántas raras y cuál es la diferencia de abundancia entre ellas. Para comparar la composición, abundancia y uniformidad de especies, se realizaron gráficos de rango-abundancia (Whittaker, 1965; Feinsinger, 2001). Para esto, se graficó la abundancia de las especies contra el rango ocupado por cada especie desde la de mayor a la de menor abundancia (Urbina-Cardona et al., 2008). Las abundancias se representaron utilizando el Log 10, con el objetivo de estandarizarlas y reducir las diferencias entre las especies más abundantes y aquellas escasamente representadas. Este análisis se realizó con el software Infostat versión 2018 (Di Rienzo et al., 2018).

2.2.3.2. Cálculo de la diversidad beta

La **diversidad beta** o β_{cc} , es comúnmente calculada a partir de la medida de disimilitud de Jaccard, también conocida como complementariedad de Colwell & Coddington (1994).

$$\beta_{cc} = \frac{b+c}{a+b+c}$$

Donde, a es el número de especies comunes a ambos sitios, b es el número de especies exclusivas del primer sitio, y c es el número de especies exclusivas del segundo sitio. La diversidad beta (β_{cc}) varía de 0, cuando dos sitios eran idénticos en composición de

especies, a 1, cuando las especies de ambos sitios son completamente diferentes (Colwell & Coddington 1994).

La definición de diversidad beta tiene implícitos distintos fenómenos relacionados con la estructura de un ensamble y los procesos que originan la variación en la composición de especies entre ensamble. Carvalho et al. (2012, 2013) identifican a la diferencia en riqueza específica y el reemplazamiento de especies como procesos causales de esta variación por lo cual proponen la partición aditiva de la diversidad beta en estos dos componentes.

$$\beta_{cc} = \beta_{-3} + \beta_{rich}$$

La diferencia en riqueza (β_{rich}) se calcula como: $\beta_{rich} = 2 * \frac{\min(b,c)}{a+b+c}$

Para el cálculo del reemplazamiento de especies (β_{-3}) se utiliza la ecuación:

$$\beta_{-3} = \frac{[(b+a)-(c+a)]}{a+b+c} = \frac{b-c}{a+b+c}$$

Para el análisis de la diversidad beta se utilizó la metodología propuesta por Carvalho et al. (2012, 2013), ya que permite cuantificar la diversidad beta *per se* y explorar los distintos procesos involucrados. Los cálculos se realizaron mediante el software R (R Development Core Team, 2011), utilizando la función “betadiver” del paquete vegan (Oksanen et al., 2010).

2.2.3.3. Análisis comparativo con otras áreas de Corrientes.

Para dar un marco regional y contextualizar los valores de biodiversidad de los afloramientos rocosos estudiados, comparamos la herpetofauna de los inselbergs del PTC con la de otras áreas naturales de la provincia de Corrientes, que han sido bien exploradas: Reserva Natural Provincial Isla Apipé Grande (RNAG) (Zaracho et al., 2014), Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí (RPAT) (Ingaramo et al., 2014), Reserva Natural del Iberá (RNI) (Alvarez et al., 2003; Giraudo et al., 2006; Etchepare & Zaracho, 2009; Ingaramo et al., 2012; Etchepare et al., 2013) y Parque Nacional Mburucuyá (PNM) (Alvarez et al., 2000; Zaracho & Alvarez, 2005; Cano et al., 2007). Fueron considerados tres parámetros para las comparaciones: riqueza de especies, número de especies amenazadas y número de especies endémicas. Dado que la riqueza

de especies podría verse influenciada por el tamaño del área, lo que a su vez podría afectar el número de especies e individuos que podría albergar cada sitio, calculamos la importancia de cada área (IA) para anfibios y reptiles. Se propone un índice que relaciona los tres parámetros mencionados con el tamaño total del área, usando la siguiente fórmula:

$$IA = \frac{RER}{A} = \frac{\frac{1+TE+E}{\log_{10} S}}{\log_{10} A}$$

Donde, RER (riqueza relativa de especies) se compone de TE (el número de especies amenazadas), E (número de especies endémicas) y S (riqueza de especies). “A” es el tamaño total de cada área natural (hectáreas). Cuanto mayor sea el valor de la fórmula (IA), mayor es la riqueza relativa en relación con el tamaño del área.

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Riqueza y abundancia de especies

2.3.1.1. Etapa 1: Muestreo Inselberg

Se registraron un total de 286 individuos (255 anfibios y 31 reptiles), los cuales se distribuyen en 22 especies. Los anfibios corresponden a 13 especies, distribuidas en 5 familias (Leptodactylidae, Hylidae, Microhylidae, Odontophrynidae y Bufonidae). La familia Leptodactylidae fue la que presento el mayor número de individuos y de especies. Por otra parte, los reptiles corresponden a 9 especies, distribuidas en 4 familias (Colubridae, Teiidae, Scincidae y Amphisbaenidae). La familia Dipsadidae fue la que presento el mayor número de individuos y de especies (Tabla 2.I, Tabla 2.II)

En términos de abundancia absoluta, las especies de anfibios más abundantes fueron *Scinax fuscovarius* $n=90$, *Odontophrynus americanus* $n=37$, *Leptodactylus latinasus* $n=36$ y *Pseudopaludicola falcipes* $n=30$, representando respectivamente el 35, 15, 14 y 12% de las abundancias registradas. El resto de las especies presentaron abundancias menores al 6 %. Para los reptiles, las especies más abundantes fueron *Erythrolamprus poecilogyrus*, *Salvator merianae* y *Atractus reticulatus*, representando respectivamente el 41, 13 y 13% de las abundancias registradas.

2.3.1.2. Etapa 2: Muestreo Llanura

Se registraron un total de 446 individuos, todos corresponden a especies de anfibios. Se identificaron 13 especies, distribuidas en 5 familias. La familia Leptodactylidae fue la que presento el mayor número de individuos $n=392$ y de especies $s=7$ (Tabla 2.I, Tabla 2.II).

En términos de abundancia absoluta, las especies más abundantes fueron *Physalaemus riograndensis* ($n=195$) y *Pseudopaludicola falcipes* ($n=107$), representando respectivamente el 44 y 24% de las abundancias registradas. El resto de las especies presentaron abundancias menores al 10%

Tabla 2.I. Riqueza de especies de anfibios y abundancia por ambiente, registrados en trampas y refugios artificiales. Referencias: Bosque (Bs), Pastizal Rocosó (PsR), Pastizal (Ps), Bosque Rocosó (BsR). S = riqueza, A = abundancia.

	ETAPA 1 (abril 2015 – marzo 217)								ETAPA 2 (Ene-Dic.2017)		
Anura (S=14 / A=701)	Inselberg (S=13 / A=255)								Llanura (S=13 / A=446)		
	Nazareno (S=11 / A=115)				Chico (S=11/ A=74)						
	Cerro (S=9 / A=48)		Pedimento (S=8 / A=67)		Cerro (S=7/ A=37)		Pedimento (S=9 / A=37)		Tajamar (S=9 / A=66)		
	BsR	PsR	Bs	Ps	BsR	PsR	Bs	Ps		Abundancia por especie	
Bufo (S=3 / A=19)											
<i>Rhinella schneideri</i>	1	-	1	-	-	-	-	-	-	(2)	
<i>Rhinella fernandezae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	(2)	
<i>Melonophryniscus atroluteus</i>	1	3	2	1	3	-	1	2	-	(15)	
Hyla (S=2 / A=92)											
<i>Scinax fuscovarius</i>	16	7	35	-	9	5	9	1	8	(91)	
<i>Scinax squalirostris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(1)	
Leptodactylidae (S=7/ A=486)											
<i>Leptodactylus chaquensis</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	(12)	
<i>Leptodactylus latrans</i>	3	-	-	-	-	-	1	-	7	(22)	
<i>Leptodactylus gracilis</i>	-	-	1	-	-	-	1	-	1	(44)	
<i>Leptodactylus latinasus</i>	4	1	13	1	1	-	7	-	9	(60)	
<i>Physalaemus riograndensis</i>	6	1	-	-	-	1	-	-	2	(205)	
<i>Physalaemus albonotatus</i>	-	-	2	-	-	-	1	-	-	(6)	
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	-	1	3	-	-	-	1	-	25	(137)	
Odontophrynidae (S=1 / A=71)											
<i>Odontophrynus americanus</i>	1	-	7	1	11	2	6	1	8	(71)	
Microhylidae (S=1 / A=33)											
<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	1	-	-	3	1	3	3	5	(33)	
(Riqueza / Abundancia por Ambiente)	(8 /34)	(6/14)	(8/64)	(3/3)	(6/28)	(4/9)	(9/30)	(4/7)	(9/66)	(13/446)	Σ=701

Tabla 2.II. Riqueza de especies de reptiles registradas y abundancia por ambiente, registrados en trampas y refugios artificiales. Referencias: Bosque (Bs), Pastizal Rocosó (PsR), Pastizal (Ps), Bosque Rocosó (BsR). S = riqueza, A = abundancia.

Reptilia(S=9 / A=31)	ETAPA 1 (abril 2015 – marzo 217)								ETAPA 2 (Ene-Dic.2017)		Abundancia por especies
	Inselberg (S=9 / A=31)								Llanura (S=0 / A=0)		
	Nazareno (R=6 / A=13)				Chico (R=3 / A=5)						
	Cerro (S=6 / A=10)		Pedimento (S=1 / A=3)		Cerro (S=2 / A=2)		Pedimento (S=1 / A=3)		Tajamar (S=5 / A=13)		
BsR	PsR	Bs	Ps	BsR	PsR	Bs	Ps				
Squamata											
Teiidae (S=3 / A=9)											
<i>Teius ocellatus</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	(1)
<i>Ameivula sp.</i>	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	(3)
<i>Salvator merianae</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	3	-	(4)
Amphisbaenidae (S=1 / A=1)											
<i>Amphisbaena kingii</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(1)
Scincidae (S=1 / A=1)											
<i>Aspronema dorsivittata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	(1)
Colubridae (S=5 / A=22)											
<i>Atractus reticulatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	(4)
<i>Erythrolamprus poecilogyrus</i>	2	1	3	-	-	-	2	1	4	-	(13)
<i>Phalotris reticulatus</i>	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	(2)
<i>Sibynomorphus turgidus</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	(2)
(Riqueza / Abundancia por Ambiente)	(2/3)	(5 /7)	(1 /3)	-	-	(2 /2)	(1/2)	(1 /1)	(5 /13)	-	Σ= 31

2.3.2. Variación temporal de la riqueza de especies y abundancia de individuos

El análisis de la variación temporal de la riqueza de la herpetofauna entre inselberg y llanura circundante mostró que para el ecosistema de inselberg los meses con mayor riqueza de herpetofauna fueron septiembre, octubre y enero. Por otro lado, para la llanura los meses con mayor riqueza fueron agosto, octubre y diciembre (Fig. 2.2)

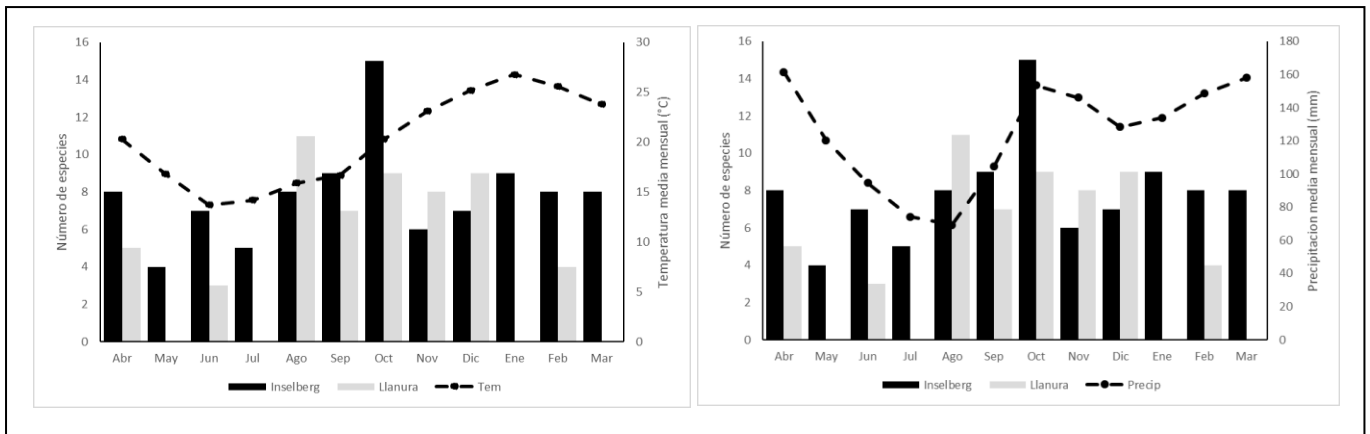


Figura 2.2. Variación temporal de la riqueza de la herpetofauna del área de estudio en el período marzo 2015 - diciembre 2017.

Teniendo en cuenta la abundancia, los meses en los que se registró el mayor número de individuos en el ecosistema de inselberg fueron agosto, octubre y enero. Para la llanura, enero, febrero y marzo fueron los meses con mayor abundancia de especímenes (Fig. 2.3).

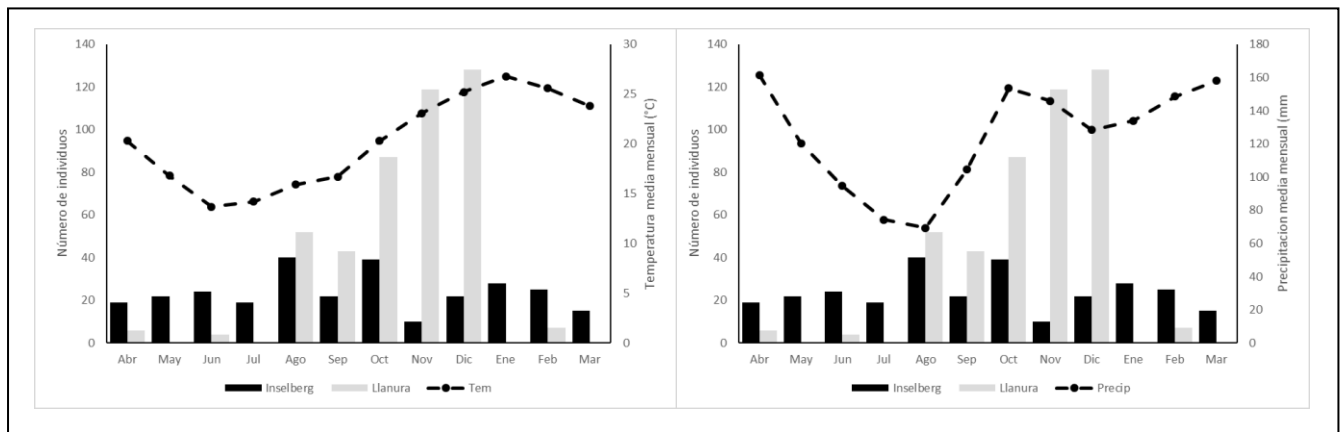


Figura 2.3. Variación temporal de la abundancia de la herpetofauna del área de estudio en el período marzo 2015 - diciembre 2017.

2.3.3. Comparaciones de diversidad

2.3.3.1. Inselberg vs Llanura

Diversidad alfa

Los análisis comparativos mostraron que el ecosistema de Inselberg presento la mayor riqueza de especies ($S=19$) en relación a la llanura ($n=13$). Sin embargo, en cuanto al número de individuos la llanura fue el lugar donde se obtuvo la mayor cantidad de colectas ($n=446$), frente a lo registrado en el Inselberg ($n=166$) (Fig. 2.4).

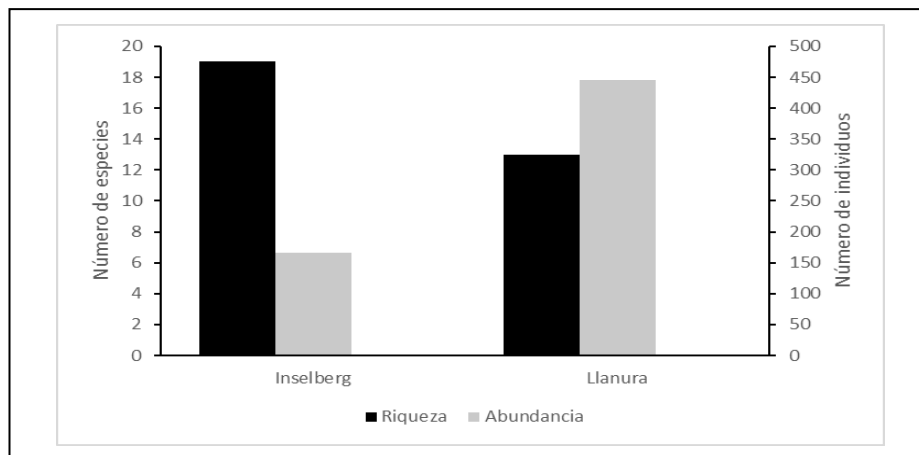


Figura 2.4. Comparación de riqueza de especies y abundancia de individuos entre Inselberg y Llanura.

Los porcentajes de cobertura para el Inselberg y la llanura circundante fueron de 97 y 99 % respectivamente. El cálculo de los números de Hill para $q=0, 1, 2$ para las especies del Inselberg fueron 19, 11.07 y 8.33 respectivamente, mientras que para la llanura fueron 13, 5.33 y 3.72. El ecosistema de inselberg fue más diverso que la llanura en todos los órdenes de q , además las diferencias en la diversidad alfa fueron significativas para todos los órdenes de q , ya que en ningún caso hay superposición de los intervalos de confianza (Tabla 2.III, Fig. 2.5). El factor de equitatividad fue de 0.752 para el Inselberg y 0.701 para la llanura.

Tabla 2.III. Valores de diversidad alfa verdadera para tres órdenes de q (qD) obtenidos para el ecosistema de Inselberg y la llanura. EE: error estándar; qD.LCL y qD.UCL: intervalo de confianza inferior y superior, respectivamente; FE: factor de equitatividad.

	Orden	qD	EE	qD.LCL	qD.UCL	FE
Inselberg	0	19	1.94	15.42	22.42	0.752
	1	11.07	0.89	9.51	12.62	
	2	8.33	0.76	7.02	9.72	
Llanura	0	13	1.23	10.52	15.30	0.701
	1	5.33	0.25	4.93	5.85	
	2	3.72	0.21	3.40	4.17	

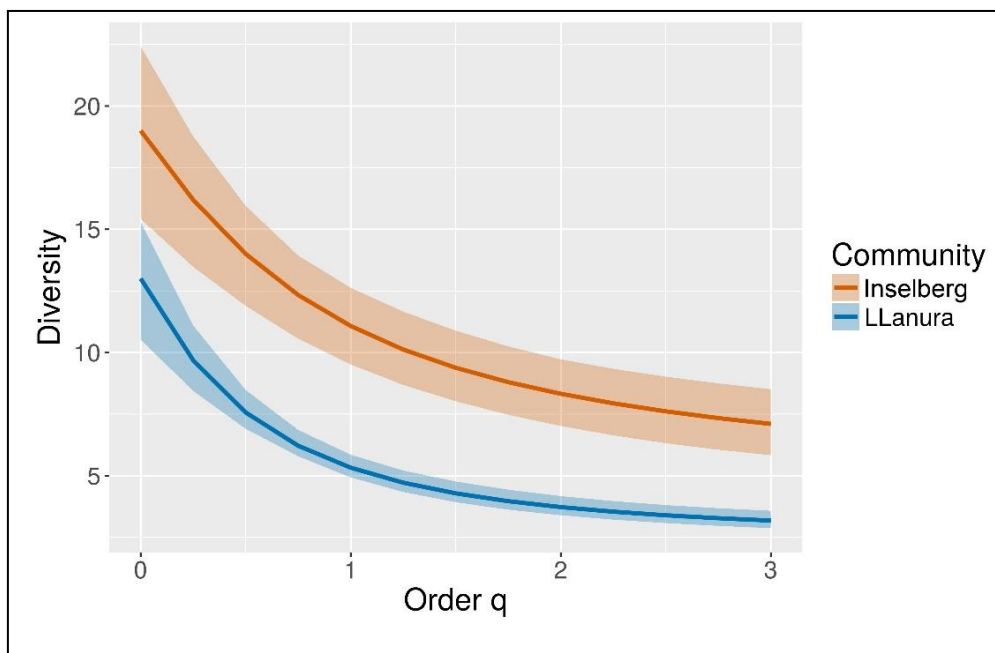


Figura 2.5. Perfil de diversidad alfa verdadera para Inselberg y Llanura.

Rango abundancia

El análisis de rango abundancia mostró una curva más pronunciada para la llanura respecto a la del Inselberg. En ambas curvas se observaron una estructura con dos especies dominantes, muchas especies medianamente representadas y varias especies raras. La especie que ocupó la posición jerárquica fue diferente para Inselberg y llanura. En la llanura, la especie dominante fue *Physalaemus riograndensis* con una abundancia relativa del 44%, seguida por *Pseudopaludicola falcipes* cuya abundancia representó el 24% del total de individuos registrados en la llanura. Por otro lado, *Odontophrynus americanus* con una abundancia relativa del 22%, fue la especie dominante del ensamble en el ecosistema de Inselberg y, al igual que en la llanura, *Pseudopaludicola falcipes* ocupó el segundo lugar en jerarquía, con una abundancia que representó el 18% del total de especímenes registrados (Fig. 2.6).

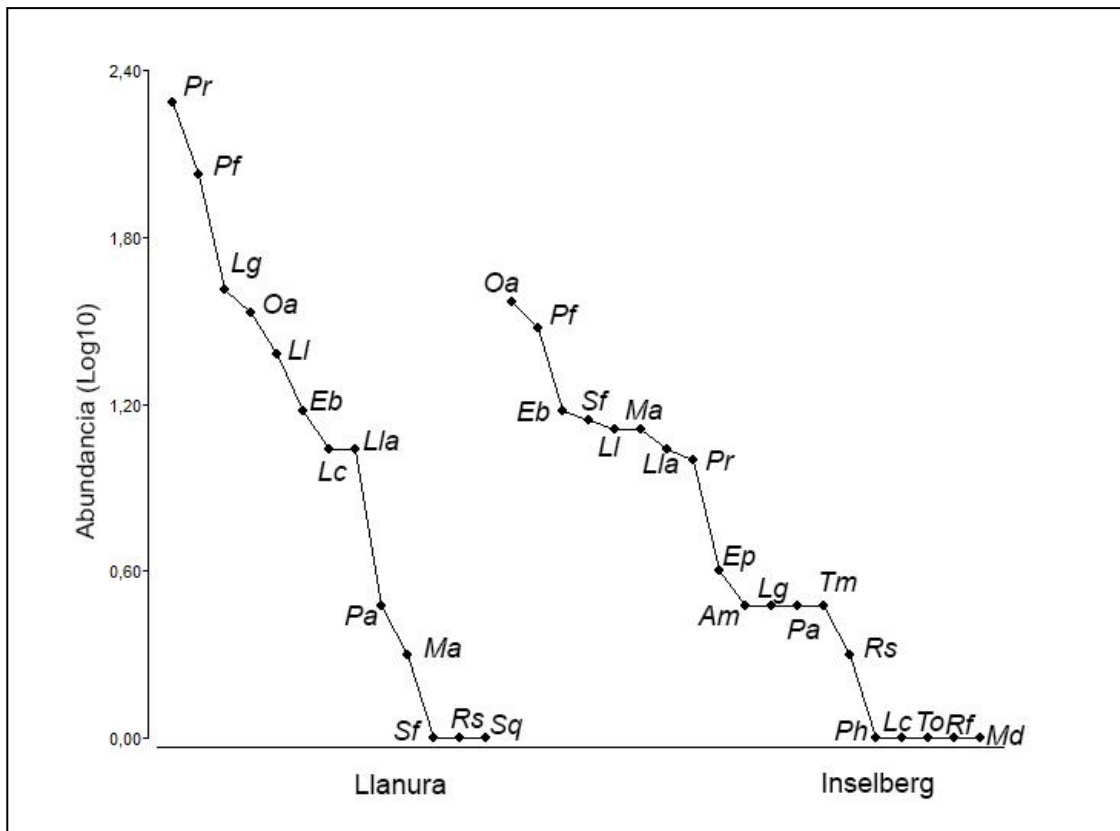


Figura 2.6. Curvas de rango abundancia para las especies registradas en Inselberg y llanura. *Physalaemus riograndensis* (Pr), *Pseudopaludicola falcipes* (Pf), *Leptodactylus gracilis* (Lg). *Odontophrynus americanus* (Oa), *Leptodactylus latinasus* (LI), *Elachistocleis bicolor* (Eb). *Leptodactylus chaquensis* (Lc), *Leptodactylus latrans* (Lla), *Physalaemus albonotatus* (Pa), *Melanophryniscus atroluteus* (Ma), *Scinax fuscovarius* (Sf), *Rhinella schneideri* (Rs), *Scinax squalirostris* (Sq), *Erythrolamprus poecilogyrus* (Ep), *Ameivula* sp. (Am), *Salvator merianae* (Tm), *Phalotris reticulatus* (Ph), *Teius ocellatus* (To), *Rhinella fernandezae* (Rf), *Aspronema dorsivittata* (Md).

Diversidad beta

La β_{cc} entre el Inselberg y Llanura fue del 40%. Tanto la diferencia en riqueza como el reemplazamiento de especies intervienen en los cambios en la composición de especies entre el Inselberg y la Llanura. La β_{cc} se explica en su mayoría (75%) por la diferencia en riqueza de especies (β_{rich}), mientras que el reemplazamiento de especies, la β_{-3} , explica el 25% (Tabla 2.IV). El Inselberg presentó siete especies exclusivas (seis corresponden a reptiles y un anfibio) respecto a la Llanura y en sentido inverso la Llanura presentó solo una especie exclusiva (*Scinax squalirostris*).

Tabla 2.IV. Valores de disimilitud (β_{cc}) para las comunidades de herpetozoos, particionados en diferencia en riqueza (β_{rich}) y remplazamiento de especies (β_{-3}).

	Inselberg vs Llanura	Cerro vs Pedimento	Cerro vs Llanura	Pedimento vs Llanura	Nazareno vs Chico
β_{cc}	0.40	0.45	0.57	0.42	0.37
β_{rich}	0.30	0.00	0.19	0.21	0.16
β_{-3}	0.10	0.45	0.38	0.21	0.21

2.3.3.2. Cerro vs Pedimento vs Llanura

Diversidad alfa

La comparación entre cerro y pedimento arrojó que el ambos presentaron la misma riqueza de especies (S=17)). Por otra parte, el pedimento presento mayor numero individuos registrados (n=189) respecto al cerro (n=97). Para la llanura fueron 13 las especies registradas y 446 individuos colectados (Fig 2.7).

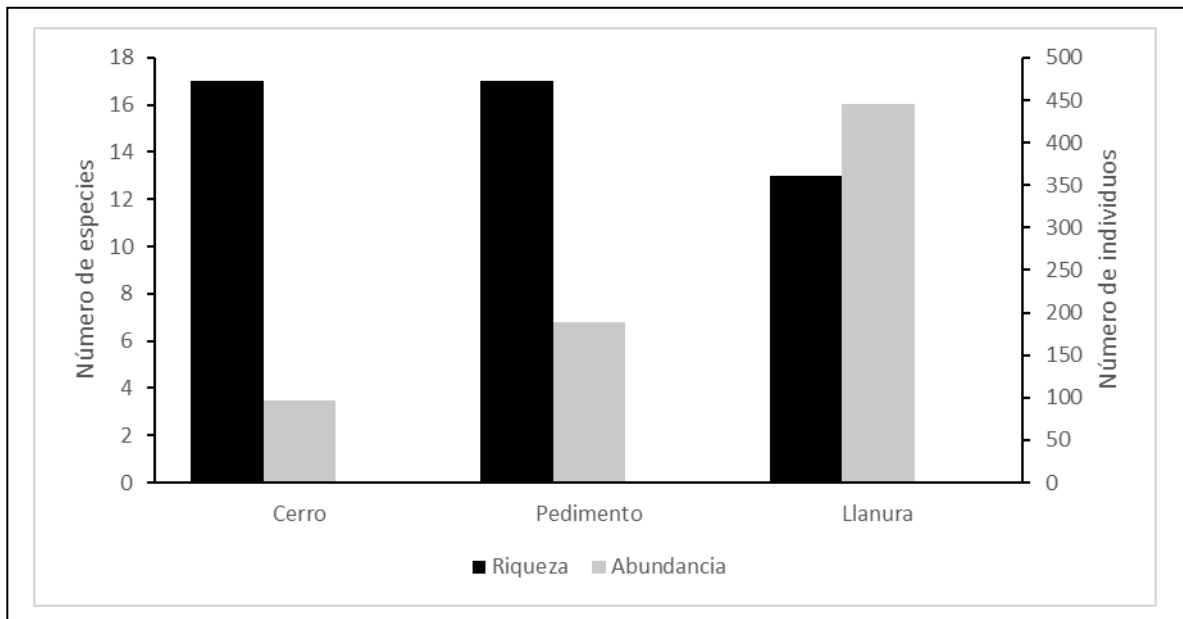


Figura 2.7. Comparación de riqueza de especies y abundancia de individuos entre Cerro y Pedimento.

Los porcentajes de cobertura para el cerro, pedimento y llanura fueron en promedio de 97%. El cerro y pedimento tuvieron el mismo valor de q_0 , pero el pedimento fue más diverso que el cerro en el resto de los órdenes de q , aunque en ningún caso se registraron diferencias significativas, ya que hubo solapamiento de los intervalos de confianza (Tabla 2.V, Fig. 2.8). Tanto el cerro como el pedimento, fueron más diversos que la llanura en todos los órdenes de q , aunque solo se registraron diferencias significativas para $q=1$ y $q=2$ (solo entre pedimento y llanura). El factor de equitatividad fue de 0.616 para el Cerro, 0.729 para el Pedimento y 0.701 para la Llanura (Tabla 2.V, Fig. 2.8).

Tabla 2.V. Valores de diversidad alfa verdadera para tres órdenes de q (qD) obtenidos para los ambientes de Cerro, Pedimento y Llanura. EE: error estándar; qD.LCL y qD.UCL: intervalo de confianza inferior y superior, respectivamente; FE: factor de equitatividad.

	Orden	qD	EE	qD.LCL	qD.UCL	FE
Cerro	0	17	2.71	12.78	22.55	0.616
	1	8.47	1.40	6.18	11.23	
	2	5.22	1.09	3.51	7.33	
Pedimento	0	17	1.90	13.86	29.86	0.729
	1	8.98	0.75	7.85	10.58	
	2	6.55	0.60	5.49	7.77	
Llanura	0	13	1.23	10.52	15.30	0.701
	1	5.33	0.25	4.93	5.85	
	2	3.72	0.21	3.40	4.17	

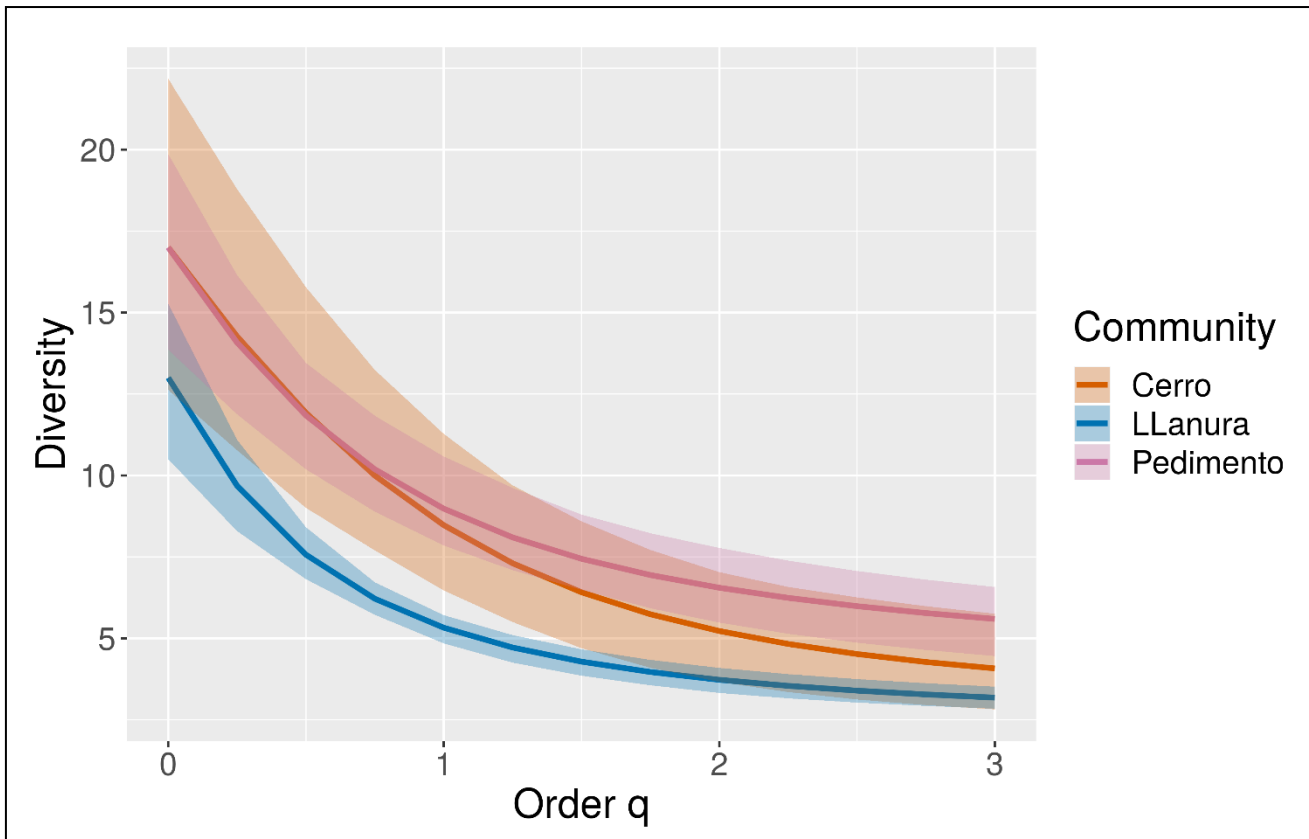


Figura 2.8: Perfil de diversidad alfa verdadera para Cerro, Pedimento y Llanura.

Rango abundancia

El análisis de rango abundancia mostró gráficas muy similares para Cerro y Pedimento, aunque se evidencia que la curva de la Cerro presenta mayor número de especies raras (especies con abundancia muy escasa). En ambos ambientes, *Scinax fuscovarius* fue la especie que ocupó la posición jerárquica. Para el Cerro, esta representación procuró una abundancia relativa del 38%, seguida por *Odontophrynus americanus*, cuya abundancia representó el 14% del total de individuos registrados. Por otro lado, para el pedimento, *S. fuscovairus* presentó una abundancia relativa del 28% y *Leptodactylus latinasus* ocupó el segundo lugar en jerarquía, con una abundancia que representó el 16% del total de especímenes registrados. En la llanura, la especie dominante fue *Physalaemus riograndensis* con una abundancia relativa del 44%, seguida por *Pseudopaludicola falcipes* (Fig. 2.9).

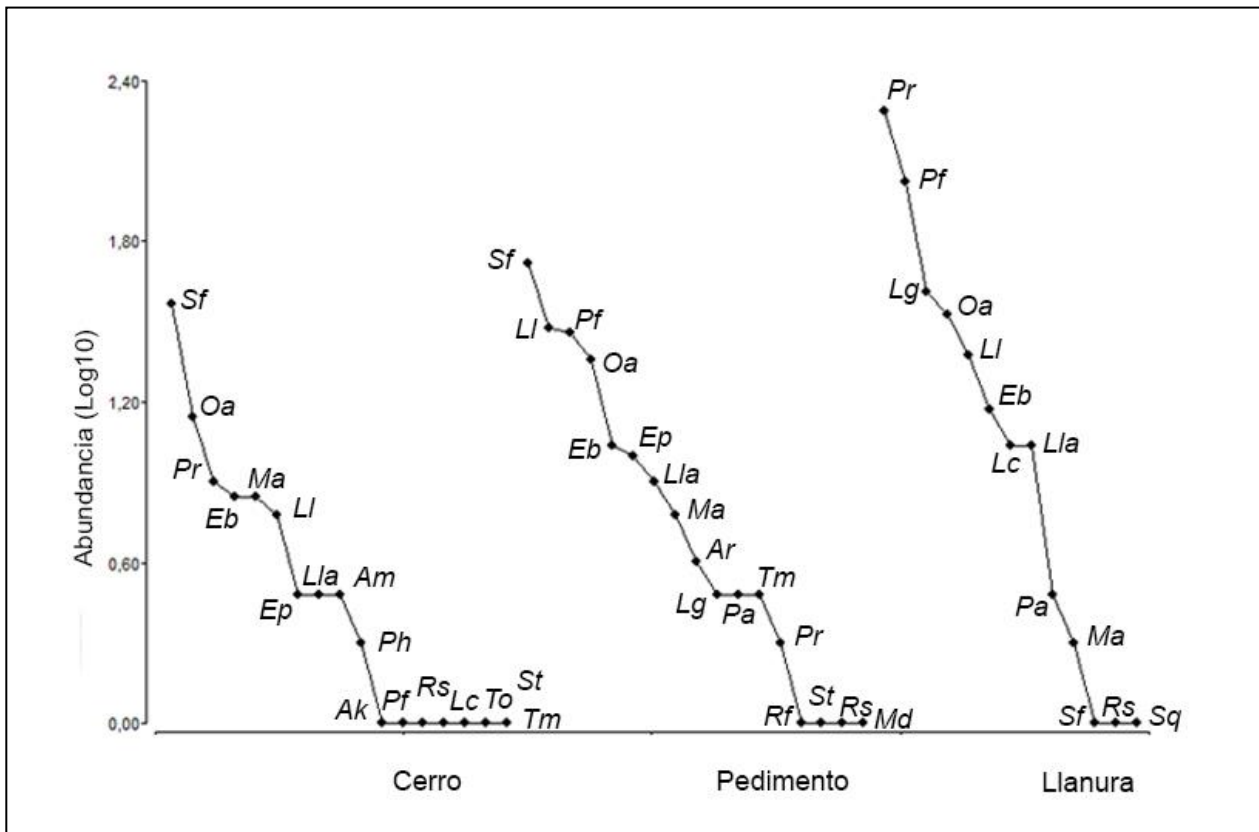


Figura 2.9. Curvas de rango abundancia para las especies registradas en Cerro, Pedimento y llanura. *Scinax fuscovarius* (Sf), *Odontophrynus americanus* (Oa), *Physalaemus riograndensis* (Pr), *Elachistocleis bicolor* (Eb), *Melanophryniscus atroluteus* (Ma), *Leptodactylus latinasus* (Ll), *Erythrolamprus poecilogyrus* (Ep), *Leptodactylus latrans* (Lla), *Ameivula* sp. (Am), *Phalotris reticulatus* (Ph), *Amphisbaena kingii* (Ak), *Pseudopaludicola falcipes* (Pf), *Rhinella schneideri* (Rs), *Leptodactylus chaquensis* (Lc), *Sibynomorphus turgidus* (St), *Teius ocellatus* (To), *Salvator merianae* (Tm), *Physalaemus albonotatus* (Pa), *Leptodactylus gracilis* (Lg), *Scinax squalirostris* (Sq).

Diversidad beta

La β_{cc} entre los cerros Cerro y Pedimento fue del 45%, y la β_{cc} estuvo dada por el reemplazamiento. Entre la Llanura y Cerro la complementariedad fue del 57%, mientras que entre la Llanura y Pedimento fue del 42%. Entre Llanura y Cerro el cambio en composición de especies es explicado en un 33% por la β_{rich} , mientras que la β_{-3} explica el 67%. Por otro lado, entre Llanura y Pedimento tanto el reemplazamiento como la diferencia en riqueza de especies intervienen de igual manera en la β_{cc} (Tabla 2.IV). Tanto el Cerro presentó mayor número de especies exclusivas con un total de cuatro especies (reptiles). Mientras que el Pedimento y la Llanura presentaron dos (reptiles) y una especie (anuro) respectivamente.

2.3.3.3. Cerro Nazareno vs Cerro Chico

Diversidad alfa

La comparación entre cerros arrojó que el cerro Nazareno fue el que presentó la mayor riqueza de especies (S=17) y la mayor abundancia de individuos (n=128). Por otra parte, en el cerro Chico el número de especies y especímenes registrados fueron S=14 y n=79 respectivamente (Fig. 2.10).

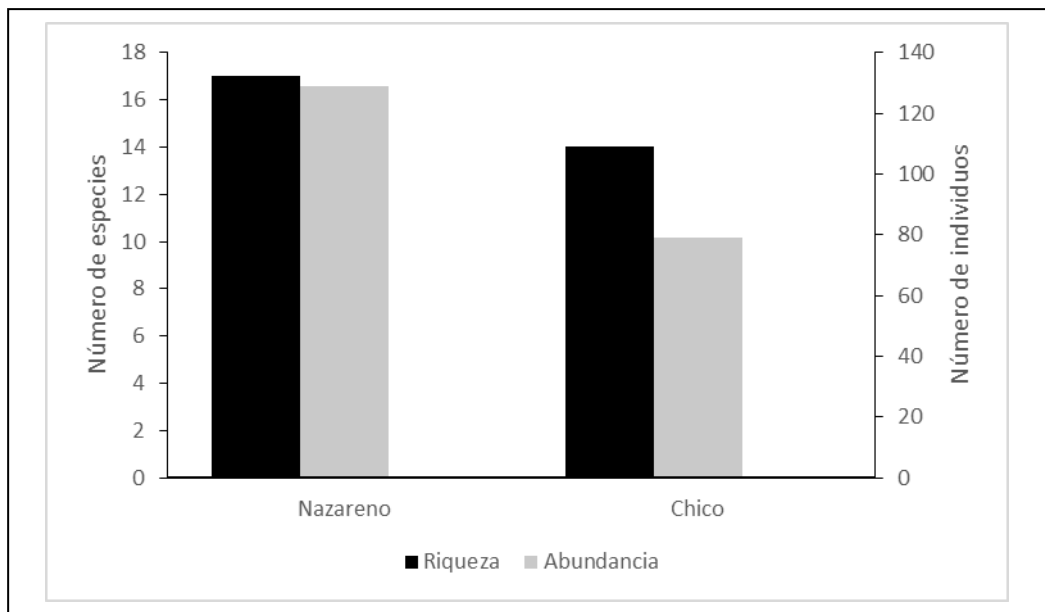


Figura 2.10. Comparación de riqueza de especies y abundancia de individuos entre cerro Nazareno y Chico.

Los porcentajes de cobertura para el cerro Nz y el cerro Ch fueron de 96 y 90%. En cuanto a la diversidad, si bien para $q=0,1$ el cerro Nz fue más diverso y para $q=2$ el cerro Ch fue el más

diverso, no se registraron diferencias significativas en la diversidad alfa entre los cerros para ningún orden de q, ya que los intervalos de confianza se superpusieron a lo largo del perfil (Tabla 2.VI, Fig. 2.11). El factor de equitatividad fue de 0.566 para el cerro Nazareno y 0.732 para el Chico.

Tabla 2.VI. Valores de diversidad alfa verdadera para tres órdenes de q (qD) obtenidos para los cerros Nazareno y Chico. EE: error estándar; qD.LCL y qD.UCL: intervalo de confianza inferior y superior, respectivamente; FE: factor de equitatividad.

	Orden	qD	EE	qD.LCL	qD.UCL	FE
Nazareno	0	17	1.78	13.72	20.50	0.566
	1	7.25	0.79	5.61	8.53	
	2	4.10	0.49	3.14	5.10	
Chico	0	14	1.99	11.08	17.08	0.732
	1	7.14	0.78	5.67	8.18	
	2	5.23	0.57	4.32	6.04	

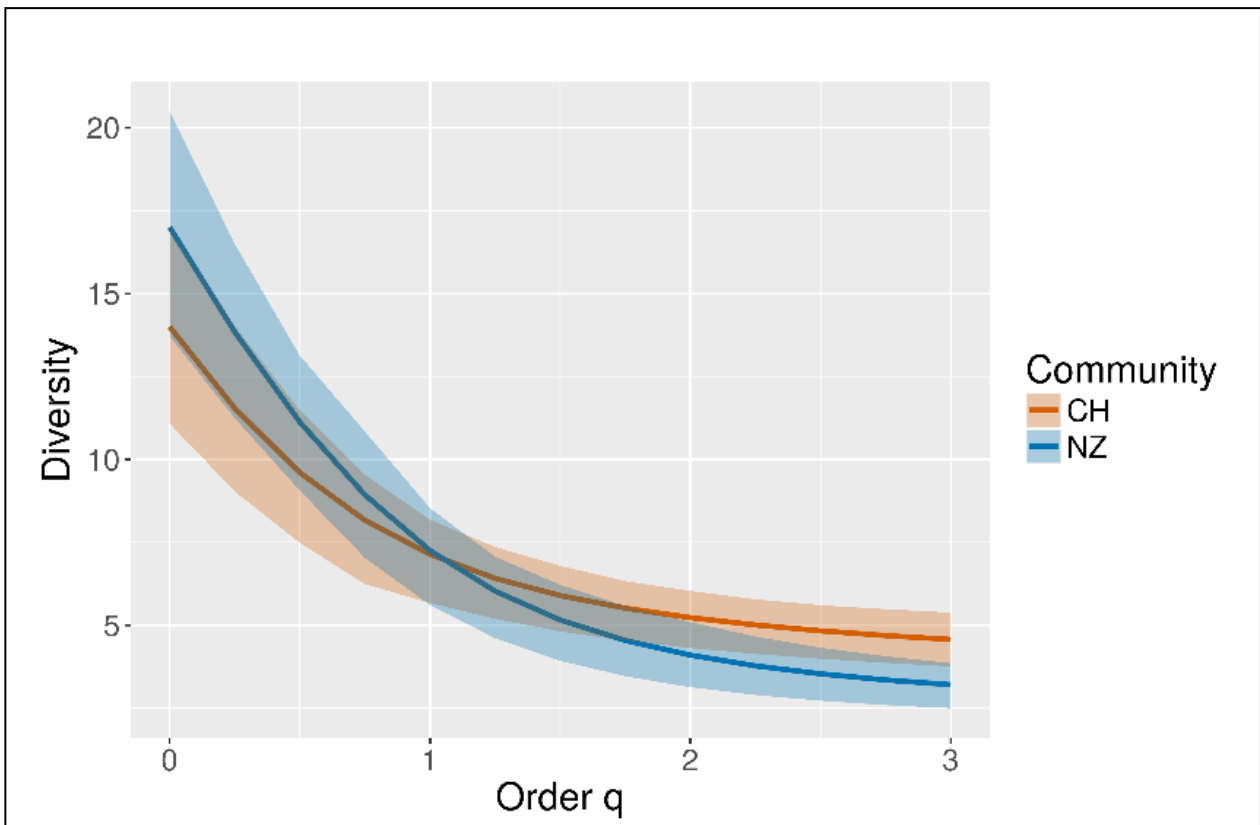


Figura 2.11: Perfil de diversidad alfa verdadera para los cerros Nazareno (NZ) y Chico (CH).

Rango abundancia

Los cerros Nazareno y Chico mostraron graficas similares en cuanto a la distribución de las abundancias de los individuos por especies, registrados en cada uno. Comparativamente, el Nz presentó una curva con una pendiente más suave respecto al Ch, teniendo este último un mayor número de especies escasamente representadas. Para el Nz, *Scinax fuscovarius* fue la especie más abundante, ocupando la posición jerárquica con una abundancia relativa del 45%, seguida por *Leptodactylus latinasus*, cuya abundancia represento el 15% del total de individuos registrados, Por otro lado, en el cerro Chico dos especies fueron las que dominaron en cuanto a número de individuos registrados. Así, *S. fuscovairus* y *Odontophrynus americanus* presentaron, respectivamente, una abundancia relativa del 30% y del 25% respecto del total de especímenes registrados (Fig. 2.12).

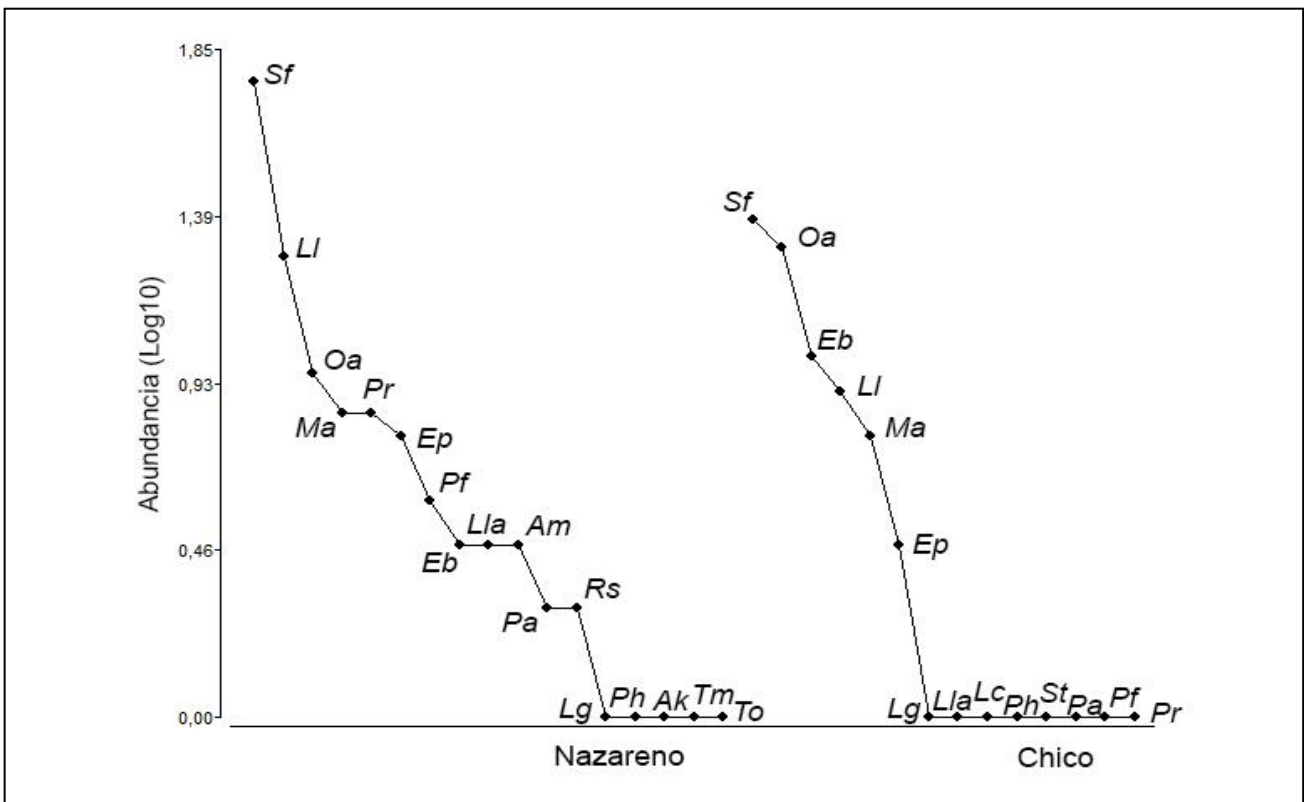


Figura 2.12. Curvas de rango abundancia para las especies registradas en los cerros Nazareno y Chico. *Scinax fuscovarius* (Sf), *Leptodactylus latinasus* (Ll), *Odontophrynus americanus* (Oa), *Melanophryniscus atroluteus* (Ma), *Physalaemus riograndensis* (Pr), *Erythrolamprus poecilogyrus* (Ep), *Pseudopaludicola falcipes* (Pf), *Elachistocleis bicolor* (Eb), *Leptodactylus latrans* (Lla), *Ameivula sp.* (Am), *Physalaemus albonotatus* (Pa), *Rhinella schneideri* (Rs), *Leptodactylus gracilis* (Lg), *Phalotris reticulatus* (Ph), *Amphisbaena kingii* (Ak), *Teius ocellatus* (To), *Salvator merianae* (Tm), *Leptodactylus chaquensis* (Lc), *Sibynomorphus turgidus* (St),

Diversidad beta

La β_{cc} entre los cerros Nazareno y Chico fue del 37%. El cambio en la composición de especies es intervenido tanto por la diferencia en riqueza ($B_{rich} = 42\%$) como por el reemplazamiento de especies ($\beta_{-3} = 58\%$) (Tabla 2.IV). El cerro Nz presentó cinco especies exclusivas (cuatro reptiles y un anuro) respecto al Ch y en sentido inverso el cerro Chico presentó dos especies exclusivas, *Leptodactylus chaquensis* y *Sibynomorphus turgidus*.

2.3.3.4. **Ambientes Inselbergs**

El ambiente en el que se registró la mayor riqueza de especies fue el tajamar (S=14), seguido por el pastizal rocoso (S=13), el bosque y el bosque rocoso (S=11), mientras que el pastizal fue el que presentó en menor número de especies S=5). En cuanto al número de individuos, el bosque fue el ambiente en el que se registró el mayor porcentaje (35%), seguido por el tajamar con el 28%, el bosque rocoso con el 23%, el pastizal rocoso con el 11% y finalmente, el pastizal también con el menor número de individuos (3%) (Fig 2.13).

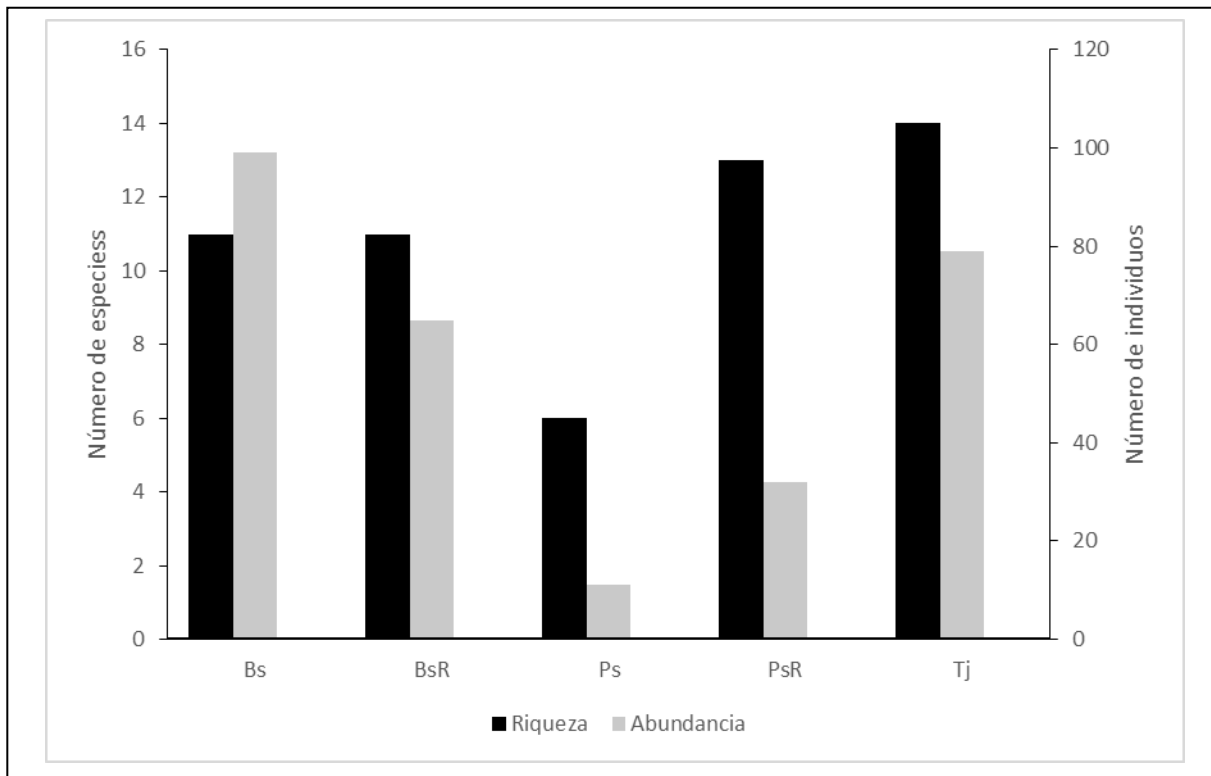


Figura 2.13. Comparación de riqueza de especies y abundancia de individuos entre los ambientes pertenecientes al Inselberg. Bs: Bosque rocoso, BsR: Bosque rocoso, Ps: Pastizal, PsR: Pastizal rocoso, Tj: Tajamar.

Los porcentajes de cobertura para los distintos ambientes fueron en promedio de 89%. En general, si bien se encontraron diferencias, la mayor parte de estas no fueron significativas, ya que los intervalos de confianza se superponían. Sin embargo, hubo casos en los que se pudo encontrar una diferencia significativa (ver seguidamente). El análisis de diversidad verdadera arrojó que las diferencias entre la diversidad de los distintos ambientes varían según el orden de “q” que tengamos en cuenta (Tabla VII). Así para distintos “q” obtenemos los siguientes resultados (Fig. 2.14):

Para q^0 (riqueza de especies): solo existen diferencias significativas en la diversidad alfa (0D) de herpetofauna entre bosque y pastizal; bosque rocoso y pastizal; pastizal rocoso y pastizal; tajamar y pastizal.

Para q^1 (frecuencia relativa): solo existen diferencias significativas en la diversidad alfa (1D) de herpetofauna entre el bosque y tajamar.

Para q^2 (dominancia): no existen diferencias significativas entre las diversidades en ninguno de los ambientes.

Al analizar la magnitud de las diferencias en la diversidad alfa entre los distintos ambientes, se observó que el tajamar fue el más diverso, seguido por el pastizal rocoso. Estos mantuvieron su posición (1 y 2, respectivamente) independientemente del orden de “q” tenido en cuenta. Sin embargo, el resto de los ambientes fue variando su “ranking” dependiendo del aspecto de la diversidad que fue analizado ($q=0,1,2$).

Tabla 2.VII. Valores de diversidad alfa verdadera para tres órdenes de q (qD) obtenidos para los ambientes presentes en el ecosistema de Inselberg. EE: error estándar; qD.LCL y qD.UCL: intervalo de confianza inferior y superior, respectivamente; FE: factor de equitatividad.

	Orden	qD	EE	qD.LCL	qD.UCL	FE
Bosque	0	11	1.16	8.71	13.26	0.678
	1	5.53	0.64	4.45	6.62	
	2	3.75	0.46	2.97	4.48	
Bosque Rocoso	0	11	1.39	8.47	14.02	0.706
	1	6.74	0.74	5.41	8.07	
	2	4.76	0.60	3.87	6.08	
Pastizal	0	6	1.16	4.6	8.38	0.908
	1	5.33	1.15	3.56	7.72	
	2	4.84	1.21	3.01	7.03	
Pastizal Rocoso	0	13	1.13	10.84	14.84	0.645
	1	8.63	1.31	6.68	11.55	
	2	5.57	1.41	3.65	8.97	
Tajamar	0	14	1.74	11.56	16.56	0.719
	1	9.07	0.83	7.68	10.53	
	2	6.52	0.81	5.00	7.84	

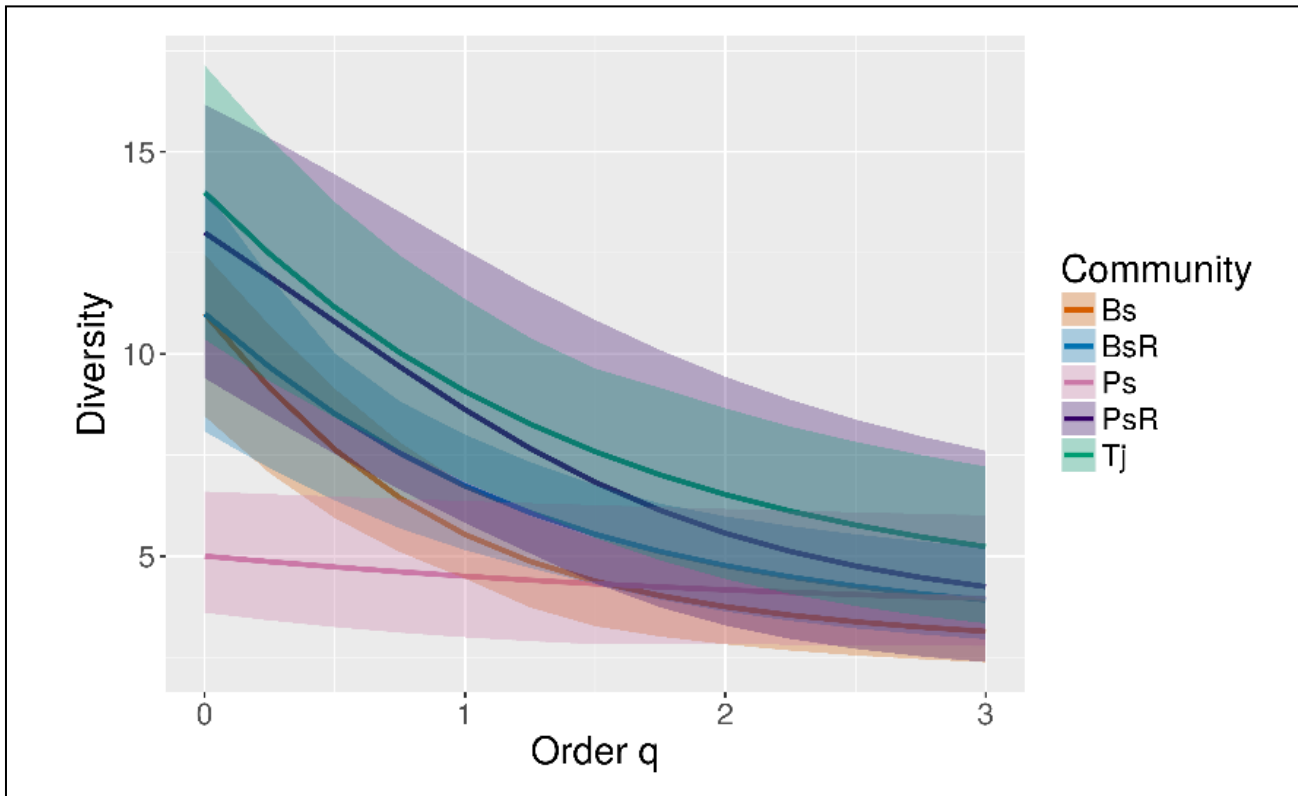


Figura 2.14. Perfil de diversidad alfa verdadera para los distintos ambientes presentes en el ecosistema de Inselberg. Bs: Bosque rocoso, BsR: Bosque rocoso, Ps: Pastizal, PsR: Pastizal rocoso, Tj: Tajamar.

Rango abundancia

El análisis de rango abundancia mostró gráficas con curvas que en la mayoría de los ambientes desarrollaron pendientes similares, con una especie dominante, muchas especies medianamente representadas y un número variable de especies raras. *Scinax fuscovarius* fue la especie dominante en tres de los cinco ambientes (BsR, Bs, PsR) con abundancias que representaron el 38, 44 y 38% del número total de individuos registrados para cada ambiente. Sin embargo, en el pastizal las que ocuparon la posición jerárquica en la gráfica fueron dos especies, *Elachistocleis bicolor* y *Melanophryniscus atroluteus*, respectivamente, con abundancias relativas del 27% respecto al total de especímenes registrados en dicho ambiente. Por último, la especie mejor representada en el tajamar, con una abundancia que representó el 33% de total, fue *Pseudopaludicola falcipes* (Fig. 2.15).

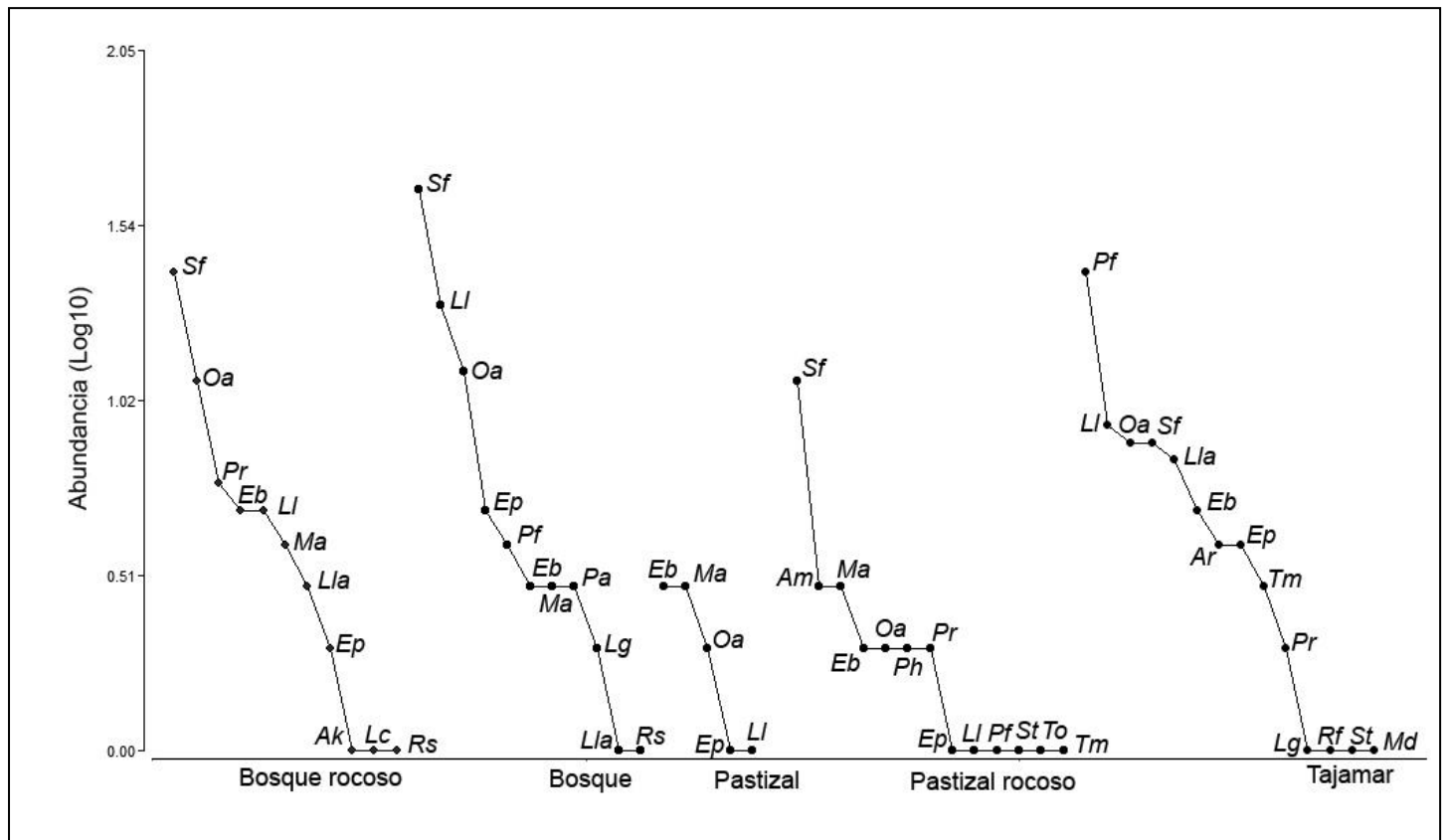


Figura 2.15. Curvas de rango abundancia para las especies registradas en los ambientes pertenecientes al ecosistema de Inselberg. *Scinax fuscovarius* (Sf), *Odontophrynus americanus* (Oa), *Physalaemus riograndensis* (Pr), *Elachistocleis bicolor* (Eb), *Leptodactylus latinasus* (LI), *Melanophryniscus atroluteus* (Ma), *Leptodactylus latrans* (Lla), *Amphisbaena kingii* (Ak), *Leptodactylus chaquensis* (Lc), *Rhinella schneideri* (Rs), *Erythrolamprus poecilogyrus* (Ep), *Pseudopaludicola falcipes* (Pf), *Ameivula* sp. (Am), *Physalaemus albonotatus* (Pa), *Leptodactylus gracilis* (Lg), *Phalotris reticulatus* (Ph), *Teius ocellatus* (To), *Salvator merianae* (Tm), *Sibynomorphus turgidus* (St), *Atractus reticulatus* (Ar), *Rhinella fernandezae* (Rf), *Aspronema dorsivittata* (Md).

Diversidad beta

La β_{cc} entre ambientes varió entre 43 y 73 %, en promedio tuvo un porcentaje de 56%. La mayor diferencia en β_{cc} fue entre el Tajamar y el Pastizal, mientras que la menor diferencia fue entre el Bosque y el Bosque rocoso. En la mayoría de los casos, en la β_{cc} es intervienen tanto el reemplazamiento como la diferencia en riqueza de especies. La β_{cc} en el 60% de los casos es explicada en su mayoría por el reemplazamiento de especies (β_{-3}); y en el 40% de los casos es explicada en su mayoría por la diferencia en riqueza de especies (β_{rich}) (Tabla 2. VIII). Sin embargo, para las comparaciones en composición de especies para Ps vs Bs, Ps vs Bsr y Ps vs PsR, en la β_{cc}

solo intervino la β_{rich} . En cuanto a las especies exclusivas respecto a los demás ambientes, el bosque presentó una sola especie (*Physalaemus albonotatus*), el bosque rocoso dos (*Leptodactylus chaquensis* y *Amphisbaena kingii*), el pastizal rocoso tres (*Ameivula sp.*, *Phalotris reticulatus* y *Teius ocellatus*) y el tajamar presento tres especies (*Atractus reticulatus*, *Aspronema dorsivittata*, *Rhinella fernandezae*); mientras que es pastizal no presentó ninguna especie exclusiva en relación a los demás ambientes.

Tabla 2. VIII. Valores de disimilitud (β_{cc}) para las comunidades de herpetozoos de los distintos ambientes, particionados en diferencia en riqueza (β_{rich}) y remplazamiento de especies (β_{-3}).

		Bosque Rocosó	Pastizal	Pastizal Rocosó	Tajamar
Bosque	β_{cc}	0.43	0.55	0.59	0.53
	β_{rich}	0.00	0.55	0.12	0.18
	β_{-3}	0.43	0.00	0.47	0.35
Bosque Rocosó	β_{cc}	-	0.55	0.59	0.61
	β_{rich}	-	0.55	0.12	0.17
	β_{-3}	-	0.00	0.47	0.44
Pastizal	β_{cc}	-	-	0.62	0.73
	β_{rich}	-	-	0.62	0.60
	β_{-3}	-	-	0.00	0.13
Pastizal Rocosó	β_{cc}	-	-	-	0.50
	β_{rich}	-	-	-	0.05
	β_{-3}	-	-	-	0.45

2.3.4. *Inventario general de especies*

Sumando las técnicas de muestro del presente trabajo (trampas de caída, refugios artificiales de chapa cartón) y la metodología de "inventarios completos de especies" (Piñeiro et al., en prensa), para los Inselberg del Paraje Tres Cerros y su entorno, se registraron 23 especies de anfibios distribuidas en 6 familias y 13 géneros (Anexo 2.II), y 34 especies de reptiles distribuidas en 12

familias y 26 géneros (Anexo 2.III). En cuanto a los anfibios, las familias Hylidae y Leptodactylidae presentaron la mayor riqueza de especies ($S = 11$ y $S = 7$ respectivamente), mientras que las familias Phyllomedusidae, Mycrohylidae y Odonthophrynidae presentaron una sola especie. Dentro de los reptiles, la familia Dipsadidae presentó el mayor número de especies ($S = 19$), seguida de Teiidae ($S = 3$), Amphisbaenidae ($S = 2$) y Colubridae ($S = 2$), y siete familias (Phyllodactylidae, Gymnophthalmidae, Scincidae, Diploglossidae, Boidae, Viperidae, Emydidae y Alligatoridae) poseen solo una especie (Anexo 2.I). El análisis separado de las unidades ambientales mostró que en el cerro se registraron ocho anfibios y 14 reptiles, mientras que en el pedimento se registraron 23 y 28 especies respectivamente (Anexo 2.I).

2.3.5. Análisis comparativo con otras áreas

Los análisis comparativos realizados a partir de los valores presentes en la Tabla 2.IX, arrojaron los siguientes resultados.

En anfibios, la IA (importancia de cada área) mostró que el PTC y la Reserva Natural del Iberá obtuvieron el segundo valor más alto detrás de la Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí, aunque no hubo grandes diferencias entre los valores de las áreas. Considerando los reptiles, los afloramientos rocosos aislados de PTC tienen, en todos los casos, un valor superior al resto de las áreas naturales analizadas. Las mayores diferencias fueron las entre PTC y la Reserva Natural del Iberá y Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí (Fig. 2.16).

Tabla 2. IX. Comparación de la herpetofauna de los inselbergs del Paraje Tres Cerros (PTC) con otras áreas naturales de la provincia de Corrientes. RNAG: Reserva Natural Provincial Isla Apipe Grande, RPAT: Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí, RNI: Reserva Natural del Iberá y PNM: Parque Nacional Mburucuyá.

Áreas naturales	Riqueza	Especies amenazadas	Especies endémicas	Tamaño(ha)
PTC	57	7	2	4000
RPAT	35	-	-	554
RNAG	63	7	-	5700
PNM	74	3	-	17600
RNI	111	14	-	1230000

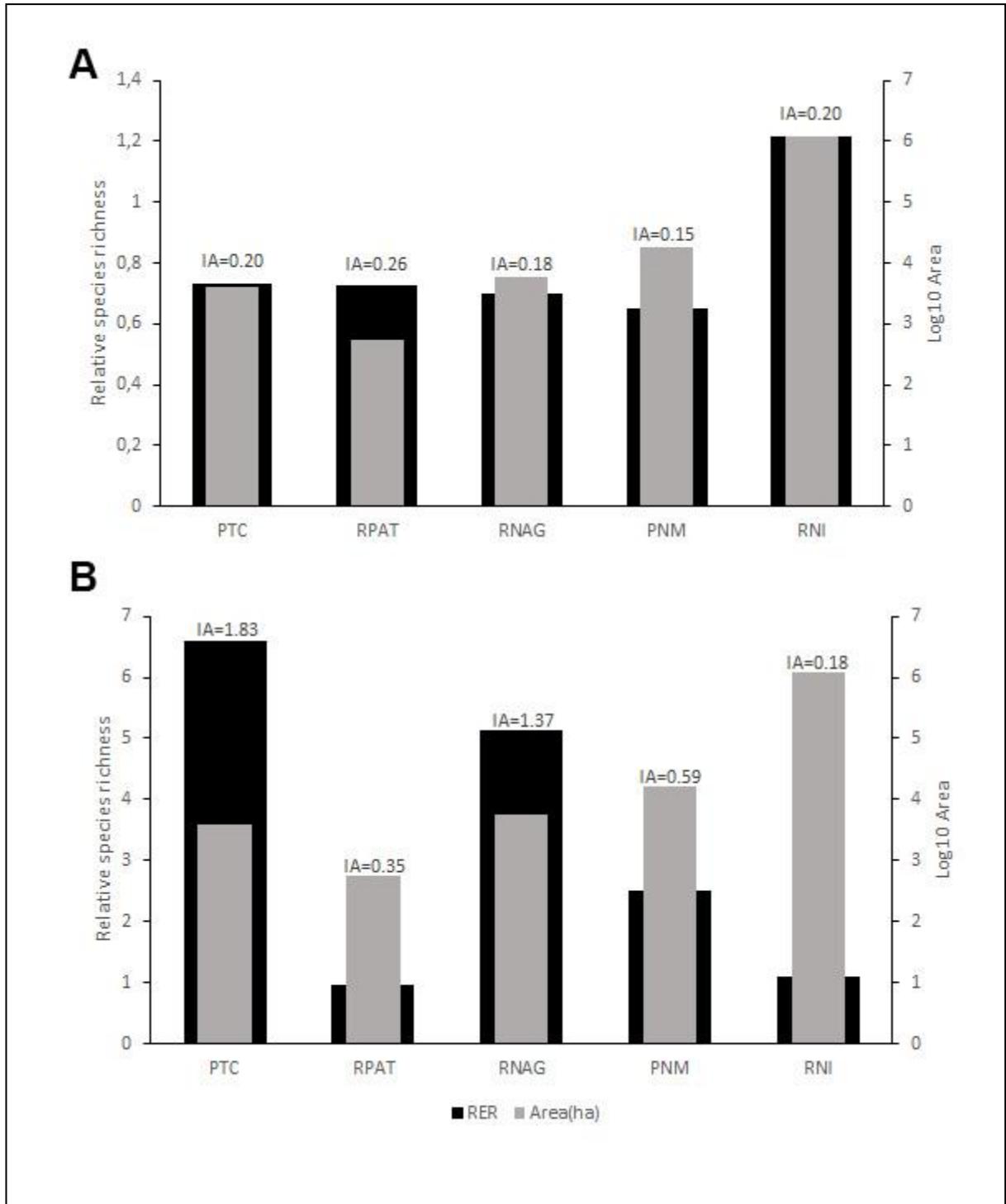


Figura 2.16. Análisis comparativo de la importancia de cada área (IA) para anfibios (A) y reptiles (B) entre los inselbergs del Paraje Tres Cerros (PTC) y otras áreas de la provincia de Corrientes. Reserva Natural Provincial Isla Apipe Grande (RNAG), Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí (RPAT), Reserva Natural del Iberá (RNI) and Parque Nacional Mburucuyá (PNM). RER: riqueza relativa de especies.

2.4. DISCUSIÓN

2.4.1. Riqueza y abundancia de especies

Desde el año 2010 a la actualidad, los Inselbergs del Paraje Tres Cerros han sido foco de estudio de un proyecto de investigación interdisciplinario para estudiar su biodiversidad. Los estudios relacionados a la herpetofauna han dado como resultado la descripción de una especie de lagartija endémica: *Homonota taragui* (Cajade et al., 2013a), además estudios relacionados a la ecología de lagartijas (Odriozola, 2014; Courtis et al., 2015; Courtis et al., en prensa) y un inventario de anfibios y reptiles (Piñeiro et al., en prensa). Este último, utilizando la metodología de registro por encuentros visuales y censos auditivos, ha citado para los Inselbergs del Paraje Tres Cerros y su entorno, un total de 23 especies de anfibios distribuidos en 6 familias y 13 géneros, y 33 especies de reptiles distribuidas en 11 familias y 25 géneros. En comparación al presente trabajo, casi la totalidad de las especies halladas ya habían sido previamente mencionadas para el área de estudio. En este sentido, las 22 especies que se han registrado en este trabajo de tesis, utilizando la metodología de trampas de caída y refugios de chapa cartón, representan el 41% de las especies previamente citadas para los Inselbergs del Paraje Tres Cerros y su entorno (Piñeiro et al., en prensa). Si bien parece ser un porcentaje bajo, esta diferencia se ve más resaltada en relación a los reptiles, debido a que solo se han registrado 8 de las 33 especies de escamados citadas por Piñeiro et al. (en prensa), representando 3 de las 11 familias. Sin embargo, en el presente trabajo de tesis, un ejemplar de *Aspronema dorsivittata* fue registrado en una trampa de caída, este hecho hace que se adicione una especie y una familia más de lagartija al inventario, resaltando la importancia de las trampas pit-falls para detectar especies raras (Angulo et al., 2006). Para los anfibios se han registrado durante el trabajo de tesis el 60% (14 de las 23) de las especies registradas con la metodología de "inventarios completos de especies" (Piñeiro et al., en prensa), con representantes de todas las familias, excepto de Phyllomedusidae. Pocas especies de hílidos han sido registradas durante el desarrollo de la tesis, probablemente a causa de los hábitos arborícolas en este grupo de anfibios, reduciendo la probabilidad de caer y ser capturadas en las trampas pozo. Estas diferencias, se encuentran en relación con las diferencias en las técnicas de muestreo empleadas, ya que los animales con capacidad trepadora (como las serpientes) pueden evadir fácilmente las trampas de caída (Corn, 1994; Angulo et al., 2006). Además, otros animales con una elevada fidelidad al microhabitat y de traslado restringido, pueden quedar fuera de las capturas de trampas pit-fall. Tal es el caso de la especie endémica *Homonota taragui*, que no fue registrada a pesar de que es conocida la abundancia y estabilidad de su población en los Inselbergs del PTC (Courtis et al., en prensa; Piñeiro et al., en prensa)

En comparación, el número de especímenes registrados en ambas etapas, **Etapa 1: Muestreo Inselberg y Etapa 2: Muestreo Llanura**, evidencia una diferencia de abundancia de casi el doble del segundo respecto al primero. Esta diferencia en abundancia está probablemente influenciada por la mayor disponibilidad de agua en la llanura, teniendo en cuenta que la mayor cantidad de registros corresponden a anuros, los cuales presentan gran dependencia a la humedad, tanto para sobrevivir como para reproducirse. Por otra parte, la riqueza de especies también presentó una amplia diferencia, sin embargo, esta fue a favor del ecosistema de Inselberg. Los comentarios sobre la comparación de diversidad entre Inselberg y llanura, serán expuestos más adelante en este capítulo.

La riqueza de especies de los inselbergs del PTC y la matriz que los rodea, contiene el 39% de los anfibios y 34% de los reptiles citados para la provincia de Corrientes, representado el 36% de la herpetofauna conocida para esta provincia (Piñeiro et al., en prensa; presente trabajo de tesis). Si bien estos porcentajes no parecen ser tan relevantes, cobran importancia si se tiene en cuenta que la superficie del PTC equivale al 0,5% de la provincia de Corrientes. Esto fue evidenciado también en otros estudios realizados en los Inselberg y Matriz circundante del PTC para diferentes grupos de animales. En ellos se ha obtenido una alta riqueza de especies para aves (Fandiño et al., 2017), murciélagos (Argoitia et al., 2021), mariposas (Gervazoni, 2017) y arañas (Nadal et al., 2018), destacando la importancia de los Inselbergs en la conservación de la biodiversidad en general.

2.4.2. Variación temporal de la riqueza de especies y abundancia de individuos

En general el patrón temporal de la riqueza de la comunidad herpetofauna de Inselberg y llanura, tuvieron un comportamiento similar, evidenciando mayor presencia de distintas especies durante los meses con temperaturas más elevadas, especialmente en enero y octubre. El mismo patrón fue observado para las abundancias halladas, y en los dos ambientes este patrón estuvo influenciado mayoritariamente por el patrón de actividad reproductiva de los anuros, ya que en la llanura no se registraron reptiles y en el ecosistema de Inselberg fueron escasamente representados en relación con los anuros. Así, la diferencia a lo largo de los meses en las abundancias registradas tanto en Inselberg como en llanura, pueden ser explicadas por la actividad de los anfibios que está ligada a los periodos de elevadas temperaturas y humedad. Esto se debe a que los anfibios son poco eficientes en regular su temperatura corporal, siendo dependientes de la humedad para realizar el intercambio gaseoso a través de su piel y del agua para reproducirse, (Duellman & Trueb 1994; Sanchez et al., 2007; Canavero et al., 2009). En regiones subtropicales y templadas, donde la

estacionalidad se halla marcada y la temperatura varía en un rango amplio, la actividad de los anfibios se halla condicionada por la variación de la temperatura en primer lugar y luego por la variación de las precipitaciones (Both et al., 2008). Consecuentemente, la mayor diversidad y abundancia se asocia a meses incluidos dentro de estaciones de primavera y verano donde se presentan las condiciones propicias para el desarrollo de la actividad de la gran mayoría de las especies. Nuestros resultados muestran el típico patrón de valores de diversidad observados para ensamblajes de anuros subtropicales del litoral argentino (Peltzer & Lajmanovich, 2007; Sanchez et al., 2007) donde la mayor diversidad de especies se registró en las estaciones cálidas y húmedas de verano y primavera. Además, las mayores abundancias registradas están asociadas a la mayor actividad de los individuos, vinculada a los meses en que las especies comienzan o tienen actividad reproductiva (Schaefer, 2007; Maneyro & Carreira, 2012).

2.4.3. Comparaciones de diversidad

2.4.3.1 Inselberg vs Llanura

Los elevados y similares porcentajes de cobertura obtenidos para ambas unidades hacen que las comparaciones entre estos sean factibles y posean fiabilidad. El presente trabajo de tesis doctoral muestra que el ecosistema de Inselberg representa un sitio de elevada diversidad en relación a su entorno (matriz), dado que la diversidad fue mayor para el Inselberg respecto a la llanura en los tres órdenes de q analizados (q_0 , q_1 , q_2), además estas diferencias fueron significativas. Teniendo en cuenta los resultados, puede decirse que el ecosistema de Inselberg presenta el doble de diversidad que la llanura. La importancia de los ecosistemas de Inselbergs respecto a la matriz (llanura circundante) en la cual se encuentran inmersa es constantemente citada en la literatura, destacando que estos ecosistemas rocosos aislados poseen una mayor diversidad de especies y contribuyen a aumentar el pool regional de especies (Porembski & Barthlott, 2000; Burke, 2003; Fitzsimons & Michael, 2017; Michael & Lindenmayer, 2018). La causa de esto podría estar relacionada a varios factores. La alteración del hábitat, teniendo en cuenta que la llanura del área de estudio presenta pastizales utilizados para el pastoreo vacuno y monocultivo forestal de pino y eucalipto (Ver figuras 1.4B; 1.8 Capítulo I). La actividad agropecuaria es considerada como una de las principales causas de la destrucción y degradación del hábitat y consecuente pérdida de biodiversidad a nivel global (Foley, 2005; Laurance et al., 2014). Dicha actividad ocasiona cambios que varían irrumpiendo en el ambiente físico y biológico, erosionando el suelo, modificando el hábitat, las interacciones biológicas de sus poblaciones silvestres, estructuras de las comunidades, el comportamiento animal y los procesos ecosistémicos. En contraposición, los Inselberg en general son ecosistemas poco alterados, tal como se observa en los inselbergs del Paraje Tres Cerros, debido a que no presentan

un acceso fácil, debido a las pendientes, y sus suelos rocosos son generalmente improductivos, por lo que se constituyen en un refugio para las especies (Porembski & Barthlott, 2000; Fitzsimons & Michael, 2017). Adicionalmente las condiciones microclimáticas particulares que en los inselbergs se desarrollan y la variedad de hábitats y recursos que presentan contribuyen al establecimiento de una gran biodiversidad (Burke, 2003). En este sentido, a diferencia de la llanura, los Inselbergs del Paraje Tres Cerros ofrecen un escenario con una gran disponibilidad de hábitats y recursos que pueden ser utilizados para la subsistencia de una gran diversidad de especies.

Los patrones de abundancia observados en las curvas Inselberg y llanura, están asociados a las distribuciones que matemáticamente son conocidas como Log normal, las cuales se repiten en la mayoría de los estudios ecológicos (Magurran, 2004). Las diferencias que obtuvimos en el presente trabajo de tesis entre Inselberg y llanura, muestran la manera en la que están estructuradas las comunidades de herpetozoos, ya que las especies que dominaron en cada unidad de paisaje fueron distintas, así como también la inclinación o pendiente de la curva de abundancias. En el caso de la curva de rango abundancia de las especies en el Inselberg, presentó una pendiente menos pronunciada, lo que está asociado con una mayor equitatividad en la distribución de las especies, situación relacionada en general con ambientes más estables y poco perturbados (Magurran, 2004; Ulrich et al., 2016). Esto coincide y se ve fundamentado con el escenario en el que se desarrolló el trabajo, ya que como fue mencionando los Inselberg, a diferencia de la llanura circundante, se encuentran con un escaso nivel de intervención humana y perturbación ambiental. Además, observar los diferentes rankings que ocuparon las especies en ambas curvas, es otra forma de evidenciar las condiciones diferentes que presentan ambos ambientes. Como ejemplo de esto, podemos mencionar a *Physalaemus riograndensis* la cual fue la especie ampliamente dominante en la llanura, sin embargo, en el Inselberg estuvo en el octavo lugar en relación a su abundancia. Esta especie se caracteriza por poseer una biología asociada a ambientes de pastizales inundables (Zaracho et al., 2012), lo que concuerda con la abundancia encontrada en la llanura y su escasez en el Inselberg. Para mencionar otro caso, tenemos a *Odontophrynus americanus*, que fue la especie dominante en el Inselberg y en la llanura ocupó la cuarta posición. Esta situación podría estar indicando que la disponibilidad de recursos y la forma en que las especies los explotan funcionan de manera diferente en Inselberg y llanura. Teniendo en cuenta el hábito de vida fosorial de esta especie, es posible que los suelos de los bosques asociados a los Inselbergs sean más "blandos" y propicios que los suelos presentes en la llanura, compactados por las plantaciones forestales y el pisoteo del ganado vacuno.

La diferencia en la composición de especies entre Inselberg y llanura obtuvo un valor inferior al 50%, contabilizándose solamente nueve especies distintas entre ambas unidades de

paisaje. Este valor puede deberse a que la composición de especies de la llanura se encuentra “anidada” dentro de la del Inselberg. En general, el anidamiento se refiere al grado en que las especies de un conjunto más pequeño es un subconjunto de un conjunto más grande y por lo tanto un caso particular de diferencias de riqueza (Ulrich et al., 2009). Esta situación puede ocurrir cuando los ensamblajes en sitios empobrecidos son subconjuntos de especies de sitios sucesivamente más ricos, reflejando así un patrón espacial de pérdida (o ganancia) de especies que puede ser el resultado de diferentes procesos (colonización selectiva, extinción selectiva, anidamiento de hábitats, variación interespecífica en la tolerancia a condiciones ambientales) (Leprieur et al., 2011). En adición, la β_{cc} encontrada entre Inselberg y llanura se explica mayoritariamente por la diferencia en riqueza de especies lo que refleja la distinta diversidad de nichos disponibles en ambos sitios (Legendre, 2014). Finalmente, las especies que son exclusivas para el ecosistema de Inselberg corresponden casi en su totalidad a reptiles, lo que pone evidencia la importancia del entorno rocoso, presente en este ecosistema, para la diversidad de este grupo de animales (Anexo 2.IV). Similares resultados fueron observados por Michael et al. (2008) para inselberg de diferentes partes de Australia.

2.4.3.2. Cerro vs Pedimento vs Llanura

Los dos componentes que conforman el ecosistema de Inselberg, Cerro (afloramiento rocoso, elevación prominente) y Pedimento (menor elevación, zona de contacto con la matriz), presentaron la misma riqueza de especies (q_0) siendo esta en cada caso mayor a la de la llanura, aunque estas diferencias (entre Cerro y llanura, y entre Pedimento y llanura) no fueron significativas. Los porcentajes de cobertura obtenidos para las tres unidades tuvieron un porcentaje por encima del 95%, haciendo que las comparaciones entre estos sean posibles. En los restantes niveles de diversidad analizados el Pedimento presentó mayor diversidad en relación al Cerro y llanura, aunque estas diferencias solo fueron significativas con la llanura para $q=1$. El hecho de que el Pedimento fue más diverso que el Cerro, aunque sin diferencias significativas, concuerda en parte con lo observado al analizar las diferencias halladas por Piñeiro et al. (en prensa) en el inventario de especies, donde el Pedimento presentó considerablemente más especies que el Cerro. Sin embargo, en el presente trabajo de tesis doctoral la riqueza de especies de herpetozoos fue igual para ambos componentes, esto puede estar dado porque en la comparación aquí realizada, no fueron considerados todos los ambientes del Pedimento que se encuentran asociados a cuerpos de agua (ver Capítulo I, “Diseño experimental y metodología de los muestreos” / Etapa 1) que, si fueron analizados en Piñeiro et al., (en prensa). Esto último, teniendo en cuenta que los humedales son reconocidos por ser sitios de importancia para la diversidad (Castellanos, 2015; Abraham et al., 2018). Similares resultados fueron hallados por Argoitia et al. (2021) al no hallar diferencias

significativas en la composición de las especies de murciélagos entre Cerro y Pedimento, recalando la importancia que tienen ambos componentes para la quiroterofauna. Mayoritariamente las diferencias entre ambos componentes son mínimas o inexistentes lo que refleja la importancia semejante de Cerro y Pedimento para la diversidad de varios grupos de animales.

Las curvas de rango abundancia tanto para Cerro como para el Pedimento presentaron un comportamiento muy similar y la especie que ocupa la posición jerárquica para ambos fue *Scinax fuscovarius*. Los patrones de abundancia observados generan una curva que corresponde a las identificadas como Log normal, encontradas en la mayoría de los estudios ecológicos (Magurran, 2004). La similitud entre las curvas de ambos indica la estrecha asociación que tienen entre sí como parte integral del Inselberg. Además, la única diferencia se ve reflejada en el número de especies raras registradas en el Cerro. Teniendo en cuenta que la mayoría de las especies raras corresponden a reptiles, puede que esta diferencia esté relacionada también con la falta de registro debido a los aspectos de la ecología y hábitos de vida de estos animales, que pueden afectar su detectabilidad (Urbina-Cardona et al., 2008). Como ejemplo de esto se encuentra el gecko del taragüi, *Homonota taragui*, que a pesar de su conocida abundancia (Courtis et al., en prensa; Piñeiro et al., en prensa) no fue registrada en las trampas de caída. Por otro lado, las diferencias de los Inselberg con la llanura pudieron observarse en las especies que dominaron y la manera en la que están estructuradas las comunidades de anfibios y reptiles. Lo mismo se observó en la inclinación o pendiente de la curva de abundancias, que en el caso de la llanura fue más pronunciada. Esto último, puede relacionarse con la menor equitatividad encontrada en ambientes con algún grado de perturbación (Magurran, 2004; Ulrich et al., 2016). El Pedimento y la llanura, sin bien variaron la posición en el rankig, fueron similares en cuantos a las especies que presentaron las posiciones jerárquicas, ya que compartieron tres de las cinco especies de la parte superior de la curva. Esta similaridad guarda relación con el estrecho contacto que tienen ambas unidades.

En cuanto a la diversidad Beta, la complementariedad obtenida entre Cerro y Pedimento fue cercana a la media, con un valor cercano al 45% y solo el remplazamiento de especies tuvo participación en el valor de β_{cc} . Esto refleja el número de especies exclusivas que poseen entre ambos, siendo este número de cinco. Para el Cerro, cuatro de las cinco corresponden a reptiles, reflejando la importancia que tiene el entorno rocoso para este grupo de animales, siendo además el hábitat de la especie endémica *Homonota taragui*. Michael et al. (2008) sostienen que los reptiles son un componente importante de la diversidad de vertebrados en los ecosistemas de inselbergs y es un patrón que ciertas especies estén restringidas y sean más abundantes en los afloramientos rocosos que en los ambientes del pedimento aledaño. Por otro lado, la complementariedad entre el Cerro y la llanura (57%) fue mayor que entre el Pedimento y la llanura

fue del (42%), situación que es de esperarse teniendo en cuenta que Cerro y llanura no están en contacto y se diferencian bastante entre sí. Aquí, tanto la diferencia en riqueza como el reemplazamiento de especies tuvieron influencia en el valor de β_{cc} . Sin embargo, aunque la diferencia no fue amplia entre los valores de la β_{-3} y β_{rich} , la diferencia en riqueza fue la que explico el mayor porcentaje de la β_{cc} (66%). Teniendo en cuenta que diferencia de riqueza se refiere al hecho de un sitio posee un mayor número de especies que otra, lo que puede estar reflejando diversidad de nichos disponibles ente ambos (Legendre, 2014). En adición, las especies que son exclusivas para el Cerro corresponden casi en su totalidad a reptiles. Finalmente, en la β_{cc} entre el Pedimento y la llanura intervinieron de la misma forma la diferencia en riqueza y el reemplazamiento de especies por lo que tanto la competencia entre especies, como eventos históricos y la diversidad de nichos disponibles, podrían ser causales de esta diferencia (Leprieur et al., 2011; Legendre, 2014). Casi la totalidad de las especies exclusivas del Pedimento respecto a la llanura corresponden a reptiles, poniendo de manifiesto una vez más la importancia del ecosistema de inselbergs para estos escamados.

Si bien para los anfibios y reptiles, en este trabajo se registraron similitudes entre Cerro y Pedimento como ser una misma riqueza de especies, el Cerro presentó mayor número de especies exclusivas de reptiles, esto sumado a ser refugio de especies endémicas (Piñeiro et al., en prensa), sin embargo, esto no es motivo para restar importancia a la función que cumple el Pedimento. El mismo representa el punto de transición entre el Cerro y la llanura, por lo tanto, del Inselberg con su matriz. Además, en él se hallan incluidos cuerpos de agua semi-permanentes (tajamares), que resultan de gran importancia para la herpetofauna. Tanto el Cerro y el Pedimento resultan de vital importancia para el desarrollo y mantenimiento de la diversidad de anfibios y reptiles, como así también de otros grupos de animales, por lo que su protección en planes de conservación debería ser tomada en cuenta de manera similar. Por otro lado, la llanura presenta importancia en cuanto a los sitios de reproducción de anfibios, teniendo en cuenta su periódico anegamiento y la gran cantidad de individuos registrados.

Del total de las especies registradas en el Cerro, más de la mitad corresponden a anuros. Este resultado no deja de llamar la atención teniendo en cuenta que el agua no es un recurso abundante en este ambiente, y es sabido ya la estrecha asociación de este grupo de animales con el recurso hídrico. Aunque la literatura al respecto es escasa, algunos trabajos relacionan a los anuros con los afloramientos rocosos, por ejemplo, Köhler & Böhme (1996) registraron doce especies de anuros en un afloramiento rocoso del noreste de Bolivia. En adición, en Brasil se ha descrito una nueva especie del género *Dendropsophus* (Ferreira et al., 2015) y se destaca la presencia de una población estable de otra especie del mismo género (Magesky et al., 2014). Sin embargo, todos estos trabajos

mencionan la existencia de reservorios de agua temporarios, hecho que en los afloramientos rocosos del Paraje Tres Cerros no fue observado durante los años de estudio, así como tampoco el registro de eventos reproductivos dentro de este ambiente. Por otro lado, la presencia y utilización del entorno rocoso de los Inselbergs como sitios de refugio y alimentación, fue mencionada para varias especies anuros en otras regiones de mundo (Michael & Lindenmayer, 2018) y en algunos casos incluyendo modificaciones morfológicas para adaptarse al entorno (Mares & Seine, 2000). En este sentido, las especies de anuros registradas en el Cerro utilizarían el entorno rocoso aprovechando la humedad de las oquedades y la vegetación para refugiarse de depredadores y buscar alimento. Las incógnitas ante la presencia de anuros arriba en los cerros quedan planteadas para futuros estudios: ¿Su presencia es ocasional o se halla influenciada por la búsqueda de recursos como refugio y alimento? ¿Abandonan el ambiente del cerro para buscar sitios de reproducción en el pedimento?.

Para los reptiles es conocida la importancia de estos ambientes, tanto para refugio, alimentación y reproducción, así como también por ser sitios con gran número de especies endémicas alrededor del mundo (Michael et al., 2008; Cajade et al., 2013a; Marques et al., 2019; Branch et al., 2021). Respecto los afloramientos rocosos del Paraje Tres Cerros no son la excepción, ya que tanto en el presente trabajo como en otros desarrollados en el sitio, se ha constatado la presencia de poblaciones estables de varias especies de reptiles (incluyendo endémicas), así como también puestas de huevos o individuos en estadios juveniles (Cajade et al., 2013a, b; Odriozola, 2014; Courtis et al., 2015; Courtis et al., en prensa)

2.4.3.3. Cerro Nazareno vs Cerro Chico

Para ambos cerros se registraron porcentajes de cobertura coberturas superiores al 90%, lo que posibilita la valides de las comparaciones entre ambos. Si bien el cerro Nazareno fue más diverso que el cerro Chico, ninguna de las diferencias encontradas resulto significativa. El hecho de que no existan diferencias entre ambos probablemente responda a las similitudes en cuanto a los ambientes presentes y al estado de conservación del sistema en general. Resultados similares fueron obtenidos por Piñeiro et al. (en prensa) para la riqueza de especies comparada entre ambos cerros.

Las curvas para ambos cerros fueron similares, en ambas curvas la especie con mayor abundancia fue *Scinax fuscovarius*, siendo una muestra más de la similitud entre ambos cerros, además tres de las cinco especies con más abundancias se repitieron en las curvas de cada cerro. Si bien se puede registrar diferencias en algunas especies estas pueden ser atribuidas al azar del evento de captura o al tamaño que cada uno de los cerros posee (ver capítulo IV).

La diversidad beta entre ambos no fue la excepción ya que la complementariedad fue baja, con una gran similitud en cuanto a su composición de especies. El análisis particionado de la beta mostró en general que tanto el reemplazamiento como la diferencia en la riqueza de especies actúan sobre la β_{cc} , lo que indica que podrían ser causadas tanto por competencia entre especies, eventos históricos y la diversidad de nichos disponibles (Leprieur et al., 2011; Legendre 2014). En parte, la similitud encontrada está en relación con el patrón de decaimiento de la similitud con la distancia (ver Calderón-Patrón et al., 2012), mecanismo que se fundamenta en las condiciones ambientales que cambian conforme aumenta la distancia (disminución de la similitud ambiental) lo que implica que haya una separación de las especies con diferentes características fisiológicas. En este sentido, la similitud observada se corresponde con la gran proximidad y las condiciones ambientales semejantes entre los cerros.

2.4.3.4. Ambientes Inselbergs

La comparación entre ambientes encontrados dentro del ecosistema de Inselberg mostró que el tajamar fue el ambiente con mayor riqueza de especies. Esta situación puede estar dada por la disponibilidad del recurso hídrico, el cual es un factor importante para los herpetozoos, en especial para los anfibios, lo cual se observa también en trabajos de inventario de especies en otras partes de la provincia de Corrientes (Ingaramo et al., 2012, 2014; Zaracho et al., 2014). Los humedales en general son conocidos por su importancia para la biodiversidad por su heterogeneidad ambiental y la oferta de hábitats que estos poseen (Castellanos, 2015; Abraham et al., 2018). Por otro lado, el pastizal fue el ambiente en el que se registró la menor riqueza. Uno de los factores que podría estar causando esto se remite a que este ambiente está eventualmente expuesto al ingreso del ganado vacuno para pastoreo. El pastoreo de ganado al cambiar la estructura y composición de las comunidades vegetales, puede ser un impulsor significativo de los patrones de biodiversidad global al afectar múltiples niveles tróficos (Filazzola et al., 2020).

Las formas en la que están estructuradas las comunidades dentro de cada uno de los ambientes mostraron similitud en su mayoría, presentando en tres de las cinco curvas a *Scinax fuscovarius* como especie dominante. Este resultado es llamativo, debido a la dificultad que suele presentar la captura de especies trepadoras de la familia Hylidae utilizando trampas pozo y chapas cartón, apareciendo generalmente con una escasa frecuencia en los inventarios. Teniendo en cuenta esto, sin duda que esta especie resulta realmente muy abundante en los inselbergs del Paraje Tres Cerros, demostrando que, a pesar de sus capacidades para trepar, es una especie típicamente de hábitos escansoriales (definición según Menzie, 1976), encontrando favorable las condiciones

brindadas por los ambientes de bosque y bosque rocoso, como la vegetación y la humedad. Por otro lado, en el ambiente de tajamar la especie dominante fue *Pseudopaludicola falcipes*, resultado que está en relación con la estrecha asociación a los ambientes acuáticos que tiene esta especie en el desarrollo de su vida (Zaracho et al., 2012). De hecho, el Tajamar fue en el único ambiente en donde presentó una abundancia considerable, en los restantes fue escasa o no fue registrada.

En general, entre los ambientes se registraron valores de β_{cc} superiores al 50%, además cuatro de los cinco ambientes presentan una o más especies exclusivas, con esto podemos decir que cada uno de los ambientes posee una importancia considerable (excepto el pastizal) para la representatividad de los anfibios y reptiles de los inselbergs de PTC. El pastizal fue el ambiente que presentó mayores diferencias respecto de sus pares y casi la totalidad de las diferencias estuvieron dadas por la diferencia en riqueza de especies. Esta situación sumada a que no presenta especies exclusivas, indica que el pastizal funciona como un subconjunto de las especies de los demás ambientes, por lo tanto, se encuentra anidada, siendo esto un tipo de patrón de diferencia en riqueza (Calderón-Patrón et al., 2012). Este es punto a tener en cuenta a los planes de manejo para la conservación de los anfibios y reptiles del sitio,

2.4.4. *Análisis comparativo de diversidad en áreas de Corrientes*

Aunque el tamaño de la superficie de los afloramientos rocosos de PTC es menor que el de las otras áreas comparadas (excepto RPAT), este ecosistema tuvo el IA más alto de reptiles (Fig. 4, Tabla III). Este patrón concuerda con la idea de que los afloramientos rocosos tienen un alto valor ecológico en relación a su tamaño (Michael & Lindenmayer, 2018), debido a la heterogeneidad del hábitat, la diversidad de microhábitats y a las características estructurales particulares de las condiciones ambientales de este grupo de animales (Mares & Seine, 2000; Fredericksen et al., 2003; Michael et al., 2008; Cajade et al., 2013a).

Respecto a las cinco especies exclusivas que albergan los afloramientos rocosos del PTC, *Homonota taragui* y *Ameivula* sp. son taxones endémicos. La existencia de reptiles endémicos, incluyendo geckos, fue publicada recientemente en varios inselbergs de Angola (Marques et al., 2019; Branch et al., 2021), además, este hecho concuerda con el patrón de diversidad descrito para los ecosistemas rocosos de todo el mundo, que son reconocidos como centros de especiación y diversificación (Porembski et al., 1997; Michael et al., 2008), y sitios con un valor de conservación singular, debido a la presencia de especies endémicas y su papel como enriquecedor de la biodiversidad regional (Mares & Seine, 2000; Michael & Lindenmayer, 2018). Por otro lado, los afloramientos rocosos del PTC constituyen un área única para reptiles endémicos en comparación

con otras áreas naturales de la provincia de Corrientes. Otras especies exclusivas, a pesar de no estar presentes en las áreas naturales estudiadas, pueden registrarse en otras áreas de la provincia de Corrientes, como es el caso de *Amphisbaena trachura*, que se distribuye típicamente en la cuenca del río Uruguay (Ruiz-García et al., 2016).

El porcentaje de especies amenazadas de los afloramientos rocosos de PTC fue el más alto. Además, dos de las siete especies amenazadas son endémicas (*Homonota taragui* y *Ameivula* sp.). No obstante, a pesar de su estado de conservación, fueron las especies de reptiles más frecuentes en este ecosistema en los registros por encuentro visual (Piñeiro et al., en prensa). La alta frecuencia de *Homonota taragui* y *Ameivula* sp. responde a su endemidad en asociación con los singulares microhábitats rocosos que favorecen a estas especies. Aunque las poblaciones aparentan ser relativamente estables, merecen atención ya que cualquier perturbación o pequeño cambio ambiental podría conducir a la extinción de estos microendemismos (Cajade et al., 2013a, b), como se refleja en la evaluación de *Homonota taragui* como En Peligro Crítico en la Lista Roja de la IUCN (Arzamendia et al., 2016).

Comentarios finales

No es común encontrar en la literatura científica trabajos que analicen de manera separada a las partes que forman parte de los ecosistemas de inselberg. Este trabajo es pionero en realizar una comparación entre los diferentes componentes, en cuanto a anfibios y reptiles. Las diferencias observadas en cada una de las comparaciones reflejan cómo cada componente (según el nivel de análisis) presenta una importancia diferente para los anfibios y reptiles en cuanto a su diversidad y conservación.

2.5. BIBLIOGRAFÍA

1. Abdala CS ET AL. 2012. Categorización del estado de conservación de las lagartijas y anfisbenas de la República Argentina. Cuadernos de Herpetología 26: 215-248.
2. Abraham ME, Quintana RD & Mataloni G (Eds.). 2018. Agua y Humedales. UNSAM EDITA. Buenos Aires, Argentina. 485 pp.
3. Aguilera M & Silva J. 1997. Especies y biodiversidad. Interciencia 22(6): 299-306
4. Alvarez BB, Aguirre RH, Céspedes JA, Hernando AB & Tedesco ME. 2003. Herpetofauna del Iberá. In: Álvarez BB (Eds) Fauna del Iberá. EUDENE Corrientes, p .99-178.
5. Alvarez BB, Céspedes JA, Aguirre RH & Schaefer EF. 2000. Inventario de anfibios y reptiles del Parque Nacional Mburucuyá Corrientes Argentina. Facena 16: 127-139.
6. Angulo A, Rueda-Almonacid JV, Rodríguez-Mahecha JV & La Marca E. (Eds.). 2006. Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina. Conservación Internacional. Serie Manuales de Campo N° 2. Panamericana Formas e Impresos S.A., Bogotá D.C.
7. Argoitia MA, Cajade R, Hernando AB & Teta P. 2021. Bat (Mammalia: Chiroptera) biodiversity in a subtropical inselberg ecosystem of Northeastern Argentina. Revista de Biología Tropical 69: 379-390.
8. Arzamendia V, Fitzgerald L, Giraud A, Kacoliris F, Montero R, Pelegrin N, Scrocchi G & Williams J. 2016. *Homonota taragui*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2016: e.T56234213A56234216.
9. Barnosky AD ET AL. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? Nature 471: 51-57.
10. Barthlott W, Porembski S. 2000. Why study inselbergs? In: Barthlott W, Porembski S (Eds.) Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions. Springer, pp 1-6
11. Beeskow AM, Monsalve MA & Duro A. 2005. Identification of sites with higher levels of diversity in endemic vascular flora from Argentinean Patagonia. Anales Inst Patagonia 30: 5-20.
12. Both C, Kaefer IL, Santos TG & Cechin STZ. 2008. An austral anuran assemblage in the Neotropics: seasonal occurrence correlated with photoperiod. Journal of Natural History 42: 205-222.

13. Branch WR, Schmitz A, Lobón-Rovira J, Baptista NL, António T & Conradie W. 2021. Rock island melody: A revision of the *Afroedura bogerti* Loveridge, 1944 group, with descriptions of four new endemic species from Angola. *Zoosystematics and Evolution* 97: 55-82.
14. Burke A. 2003. Inselbergs in a changing world – global trends. *Diversity and Distribution* 9: 375-383.
15. Butchart SHM ET AL. 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 328, 1164-1168.
16. Cabido M, Acosta A & Diaz S. 1990. The vascular flora and vegetation of granitic outcrops in the upper Córdoba mountains Argentina. *Phytocoenologia* 19:267-281.
17. Cajade R, Etchepare EG, Falcione C, Barrasso DA & Álvarez BB. 2013a. A new species of *Homonota* (Reptilia: Squamata: Gekkota: Phyllodactylidae) endemic to the hills of Paraje Tres Cerros, Corrientes Province, Argentina. *Zootaxa* 3709: 162-176.
18. Cajade R, Medina W, Salas R, Fandiño B, Paracampo A, García I, Pautasso A, Piñeiro JM, Acosta JL, Zaracho VH, Avalos A, Gómez F, Odriozola MP, Ingaramo MR, Contreras FI, Rivolta MD, Hernando AB & Álvarez BB. 2013b. Las islas rocosas del Paraje Tres Cerros: un refugio de biodiversidad en el litoral mesopotámico argentino. *Biológica* 16:147-159.
19. Calderón-Patrón JM, Moreno CE & I Zuria. 2012. La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 879-891.
20. Canavero, A.; Arim, M. y Brazeiro, A. 2009. Geographic variations of seasonality and coexistence in communities: The role of diversity and climate. *Austral Ecology* 34: 741-750.
21. Cano PD, Leynaud GC & Ball HA. 2007. Nuevos registros de anfibios para el Parque Nacional Mburucuyá Corrientes Argentina. *Facena* 23: 55-56.
22. Cantero JJ ET AL. 2016. Vegetación y flora de afloramientos basálticos del centro de Argentina. *Arnaldoa* 23: 185-218.
23. Castellanos CA. 2015. “Los ecosistemas de humedales en Colombia”. En: Luna azul, Revista científica. Universidad de Caldas. Versión on line.
24. Carvalho JC, Cardoso P & Gomes P. 2012. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating betadiversity patterns. *Global Ecology and Biogeography* 21: 760-771.
25. Carvalho JC, Cardoso P, Borges PAV, Schmera D & Podani J. 2013. Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos*, 122: 825-834.

26. Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, García A, Pringle RM & Palmer TM. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science advances*. 1: e1400253.
27. Chao A & Jost L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*. 93: 2533–2547.
28. Colwell RK. 2009. Biodiversity: Concepts, patterns, and measurement. *The Princeton guide to ecology* 663: 257-263.
29. Colwell RK & Coddington JA. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 345: 101-118.
30. Corn PS. 1994. Straight-line drift fences and pitfall traps. In: Heyer WR, Donnelly MA, McDiarmid RW, Hayek LC & Foster MS (eds). *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington DC. pp. 109-117.
31. Curtis A, Cajade R, Piñeiro JM, Hernando A & Marangoni F. 2015. First record of albinism in the Taragüi Gecko *Homonota taragui* (Squamata: Phyllodactylidae). *Herpetology Notes* 8: 425-427.
32. Curtis A, Cajade R, Piñeiro JM, Hernando A, Santoro S & Marangoni F. Population ecology of a critically endangered gecko, endemic to north-eastern of Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. ***En prensa***.
33. Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M & Robledo CW. 2018. InfoStat versión 2018. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
34. Duellman, WE & Trueb L. 1994. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, Baltimore and London.
35. Etchepare EG & zaracho VH. 2009. Serpentes Colubridae *Taeniophallus poecilopogon*: Rediscovery in Corrientes Argentina and natural history. *Check List* 5: 770-772.
36. Etchepare EG, Ingaramo MR, Porcel E & Álvarez BB. 2013. Diversidad de las comunidades de escamados en la Reserva Natural del Iberá Corrientes Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 1273-1283.
37. Fandiño B, Fernández JM, Thomann, ML, Cajade R & Hernando AB. 2017. Comunidades de aves de bosques y pastizales en los afloramientos rocosos aislados del Paraje Tres Cerros Corrientes Argentina. *Revista de Biología Tropical* 65: 535-550.
38. Feinsinger, P. 2001. *Designing field studies for diversity conservation*. Island, Washington D. C. 212 p.

39. Ferreira RB, Faivovich J, Beard KH & Pombal JP Jr. 2015. The First Bromeligenous Species of *Dendropsophus* (Anura: Hylidae) from Brazil's Atlantic Forest. *PLoS One*. 10: e0142893.
40. Filazzola A ET AL. 2020. The effects of livestock grazing on biodiversity are multitrophic: a meta-analysis. *Ecol Lett* 23:1298–1309.
41. Fitzsimons JA & Michael DR. 2017. Rocky outcrops: A hard road in the conservation of critical habitats. *Biological Conservation* 211: 36-44.
42. Foley JA ET AL. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309: 570-574.
43. Fredericksen NJ, Fredericksen TS, Flores B, McDonald E & Rumiz D. 2003. Importance of granitic rock outcrops to vertebrate species in a Bolivian tropical forest. *Tropical Ecology* 44: 185-196.
44. Gaston KJ. 1996. Species richness: measure and measurement. In: *Biodiversity, a biology of numbers and difference*. K. J. Gaston (Ed.) Blackwell Science, Cambridge, pp.77-113
45. Gervazoni PB. 2017. Diversidad de lepidópteros diurnos (Papilionoidea) del Cerro Nazareno (Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros) Corrientes Argentina. Trabajo Final de Graduación. FaCENA- Universidad Nacional del Nordeste Corrientes Argentina, 25p.
46. Giraud AR, Bortoluzzi A & Arzamendia V. 2006. Vertebrados tetrápodos de la reserva y sitio Ramsar “Esteros del Iberá” (Corrientes Argentina): análisis de su composición y nuevos registros para especies amenazadas. *Natura Neotropicalis* 37:1-20.
47. Giraud AR ET AL. 2012. Categorización del estado de conservación de las serpientes de la República Argentina. *Cuad Herpetol* 26: 303-326.
48. Gomez-Carella DS, Speziale K & Lambertucci S. 2019. Estado del conocimiento en ecología y conservación de los roquedales de la Argentina: una revisión. *Ecología Austral*, 29: 315-328.
49. Halffter G & Moreno CE. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa beta y gamma In: Halffter G, Soberón J, Koleff P & Meliá A (Eds.). *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa beta y gamma*. Monografías tercer milenio. Sociedad Entomológica Aragonesa Zaragoza España, p. 5-18.
50. Hill M. 1973. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.
51. Hsieh T, Ma KY & Chao A. 2016. Inext: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods Ecol. Evol.* <http://dx.doi.org/10.1111/2041-210X.12613>.
52. Ingaramo MR, Marangoni F & Cajade R. 2014. Herpetofauna de la Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí Bella Vista Corrientes Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 29: 69-75.

53. Ingaramo MR, Etchepare EG, Álvarez BB & Porcel E. 2012. Riqueza y composición de la fauna de anuros en la región oriental de la Reserva Natural Provincial Esteros del Iberá Corrientes Argentina. *Revista de Biología Tropical* 60: 759-769.
54. Jost L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427-2439.
55. Jost L. 2010. The relation between evenness and diversity. *Diversity* 2: 207-232.
56. Köhler J & Böhme W. 1996. Anuran amphibians from the region of Pre-Cambrian rock outcrops (inselbergs) in northeastern Bolivia with a note on the gender of *Scinax* Wagler 1830 (Hylidae). *Revue Française d'aquariologie, Herpétologie* 23: 133-140.
57. Kristensen MJ & Frangi JL. 1995. La Sierra de la Ventana: Una isla de biodiversidad. *Ciencia Hoy* 5: 25-34.
58. Laurance WF, Sayer J & Cassman KG. 2014. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology & Evolution* 29: 107-116.
59. Legendre P. 2014. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1324-1334.
60. Leprieur F, Tedesco PA, Hugueny B, Beauchard O, Dürr HH, Brosse S & Oberdorf T. 2011. Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters* 14:325-334.
61. Mageski M, Ferreira RB, Zocca C, Teixeira RL & Rödder D. 2014. The unusual occurrence of a population of *Dendropsophus elegans* (Anura: Hylidae) in an inselberg of southeastern Brazil. *Herpetology Notes* 7: 363-365.
62. Magurran AE. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
63. Maneyro R & Carreira S. 2012. *Guía de Anfibios del Uruguay*. Ediciones de la Fuga. Montevideo. 207p.
64. Mares MA & Seine RH. 2000. The fauna of Inselbergs. In: Porembski S & Barthlott W (Eds). *Inselbergs Biotic Diversity of Isolated Rock Outcrops in Tropical and Temperate Regions*. *Ecological Studies* vol. 146 Springer-Verlag Berlin Heidelberg, vp. 483-491.
65. Marques MP, Ceríaco LMP, Stanley EL, Bandeira S, Agarwal I, Bauer AM .2019. A new species of girdled lizard (Squamata: Cordylidae) from Serra da Neve inselberg, Namibe province, southwestern Angola. *Zootaxa* 4668:503-524. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4668.4.4>
66. Mayr E. 1992. A local flora and the biological species concept. *Am. J. Bot.* 79:222–38.
67. Menzies JI .1976. *Handbook of common New Guinea frogs*. Wau, Papua New Guinea: Wau Ecology Institute.

68. Meregalli M. 1998. *Gymnocalycium angelae* spec. nov. eine neue Art aus Argentinien. Kakteen und andere Sukkulente 49: 283-290
69. Michael DR, Cunningham RB & Lindenmayer DB. 2008. A forgotten habitat? Granite inselbergs conserve reptile diversity in fragmented agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 45: 1742-1752.
70. Michael DR, Cunningham RB & Lindenmayer BD. 2010b. The social elite: Habitat heterogeneity complexity and quality in granite inselbergs influence patterns of aggregation in *Egernia striolata* (Lygosominae: Scincidae). *Austral Ecology* 35: 862-870.
71. Michael DR, Cunningham RB & Lindenmayer BD. 2010c. Microhabitat relationships among five lizard species associated with granite outcrops in fragmented agricultural landscapes of south-eastern Australia. *Austral Ecology* 35: 214-225.
72. Michael DR & Lindenmayer DB. 2018. *Rocky Outcrops in Australia: Ecology Conservation and Management*. CSIRO Publishing 176 p.
73. Michael DR, Lindenmayer DB & Cunningham RB. 2010a. Managing rock outcrops to improve biodiversity conservation in Australian agricultural landscapes. *Ecological Management & Restoration* 11: 43-50.
74. Mora C, Tittensor DP, Adl S, Simpson AGB & Worm B. 2011. How many species are there on Earth and in the ocean? *PLoS Biol* 9:e1001127.
75. Moreno CE. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M & T Manuales & Tesis SEA, Zaragoza. 84 p.
76. Moreno CE, Barragán F, Pineda E & Pavón NP. 2011. Reanalizando la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1249-1261.
77. Naciones Unidas. 1992. *Convention on Biological Diversity*. Jul. 17, 1992. United Nations, New York. Reprinted in *Environ. Policy Law* 22: 251-258.
78. Nadal MF, Achitte-Schmutzler HC, Zanone I, Gonzalez PY & Avalos G. 2018. Diversidad estacional de arañas en una reserva natural del Espinal en Corrientes Argentina. *Caldasia* 40:129-143.
79. Odriozola MP. 2014. Complementariedad y solapamiento entre los nichos espacial y temporal de tres especies sintópicas de lagartijas del Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina. Unpublished Bachelor thesis Universidad Nacional del Nordeste Corrientes Argentina, 37p.
80. Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, O'hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MH & Wagner H. 2011. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.17-9.

81. Parodi LR. 1943. La vegetación del departamento San Martín en Corrientes Argentina. *Darwiniana* 6: 127-178.
82. Peltzer PM & Lajmanovich RC. 2007. Amphibians. In: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. M. H. Iriondo, J. C. Paggi y M. J. Parma (Eds.). Springer Nueva York. p. 327-340.
83. Pimm SL, Jenkins CN, Abell R, Brooks TM, Gittleman JL, Joppa LN, Raven PH, Roberts CM & JO Sexton. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* 344: 1246752.
84. Piñeiro JM, Cajade R, Hernando AB, Courtis A, Ingaramo MR & Marangoni F. 2021. The isolated rocky outcrops of northeastern Argentina and their role on the herpetofauna conservation. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*. *En prensa*.
85. Porembski S. 2007. Tropical inselbergs: habitat types adaptive strategies and diversity patterns. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 579-586.
86. Porembski S & Barthlott W. 2000. Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions. *Ecological Studies* 146 Springer-Verlag Berlin, 524 p.
87. Porembski S, Silveira FA, Fiedler PL, Watve A, Rabarimanarivo M, Kouame F & Hopper SD. 2016. Worldwide destruction of inselbergs and related rock outcrops threatens a unique ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 25: 2827-2830.
88. Prado WS, Piña CI & Waller T. 2012a. Categorización del estado de conservación de los caimanes (yacarés) de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26: 403-410.
89. Prado WS, Waller T, Albareda DA, Cabrera MR, Etchepare E, Giraud A, González Carman V, Prosdocimi L & Richard E. 2012b. Categorización del estado de conservación de las tortugas de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26: 375-387.
90. R Development Core Team. 2011. R: A Language and Environment for Statistical Computing Version 2.13.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <http://www.r-project.org>
91. Ravenna P. 2003. Decisive proof on the validity of *Amaryllis* over *Hippeastrum* as mainly a South American genus including new species and new records of Amaryllidaceae from Argentina Brazil and Paraguay. *Onira* 9: 9-22.
92. Ravenna P. 2009. A survey in the genus *Cypella* and its allies (Iridaceae). *Onira* 12: 1-10.
93. Ruiz-García JA, Curi LM, LamaS MF & Céspedes JA. 2016. *Amphisbaena trachura* Cope 1885 (Amphisbaenia: Amphisbaenidae): new record for the northeast of Argentina. *Check List* 12:1883.

94. Sanchez LC, Peltzer PM, Manzano AS & Lajmanovich RC. 2007. Dinámica de un ensamble de anuros en un humedal del tramo inferior del río Paraná, Argentina. *Interciencia*, 32: 463-470.
95. Schaefer EF. 2007. Restricciones cuantitativas asociadas con los modos reproductivos de los anfibios en áreas de impacto por la actividad arroceras en la provincia de Corrientes. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Buenos Aires, Argentina. 230 p.
96. Scott Jr NJ. 1994. Complete species inventories. In: Heyer WR, Donnelly MA, McDiarmid RW, Hayek LC & Foster MS (Eds) *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press Washington DC, p. 73-80.
97. Speziale KL & Ezcurra C. 2012. The role of outcrops in the diversity of Patagonian vegetation: relicts of glacial palaeofloras?. *Flora* 207: 141-149.
98. Speziale KL & Ezcurra C. 2014. Rock outcrops as potential biodiversity refugia under climate change in North Patagonia. *Plant Ecology and Diversity* 8: 353-361.
99. Szarzynski J. 2000. Xeric islands: environmental conditions on inselbergs. In: POREMBSKI S AND BARTHLOTT W (Eds). *Inselbergs Biotic Diversity of Isolated Rock Outcrops in Tropical and Temperate Regions*. Ecological Studies vol. 146 Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p. 37–48.
100. IUCN 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-3. <https://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 17-09-2020.
101. Ulrich DH, Almeida-Neto M & Gotelli NJ. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118: 3-17.
102. Ulrich W, Soliveresb S, Thomas AD, Dougilld AJ & Maestre FT. 2016. Environmental correlates of species rank-abundance distributions in global drylands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 20:56-64.
103. Urbina-Cardona JN, Londoño-Murcia MC & García-Ávila DG. 2008. Dinámica espacio-temporal en la diversidad de especies de serpientes en cuatro hábitats con diferente grado de alteración antropogénica en el Parque Nacional Natural Isla Gorgona Pacífico Colombiano. *Caldasia* 30: 479-493.
104. Vaira M ET AL. 2012. Categorización del estado de conservación de los anfibios de la República Argentina. *Cuadernos Herpetología* 26: 131-159.
105. Whittaker RH. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Nature* 147: 250-260.
106. Whittaker RH. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.

107. Wilson EO (Ed.). 1988. Biodiversity. National Academy Press, Washington, DC, USA
108. Zaracho VH & Alvarez BB. 2005. Nuevos Registros de herpetozoos para el Parque Nacional Mburucuyá Corrientes Argentina. *Facena* 21: 135-136.
109. Zaracho VH, Céspedes JA, Álvarez BB & Lavilla EO. 2012. Guía de campo para la identificación de los anfibios de la provincia Corrientes (Argentina). Fundación Miguel Lillo. Publicación especial, 181 p.
110. Zaracho VH, Ingaramo MR, Semhan RV, Etchepare E, Acosta JL, Falcione AC & Álvarez B. 2014. Herpetofauna de la Reserva Natural Provincial Isla Apipé Grande (Corrientes Argentina). *Cuadernos de Herpetología* 28: 153-160.

2.6. ANEXOS

ANEXO 2.I. The isolated rocky outcrops of northeastern Argentina and their role on the herpetofauna conservation. Piñeiro et al., en prensa. Manuscrito aceptado para su publicación en la revista *Anais da Academia Brasileira de Ciências*.



An Acad Bras Cienc (2021) 93(2): e20190932 DOI 10.1590/0001-37652021XXXX
 Anais da Academia Brasileira de Ciências | Annals of the Brazilian Academy of Sciences
 Printed ISSN 0001-3765 | Online ISSN 1678-2690
 www.scielo.br/aabc | www.fb.com/aabcjournal

ECOSYSTEMS

The isolated rocky outcrops of northeastern Argentina and their role on the herpetofauna conservation

JOSÉ M. PIÑEIRO, RODRIGO CAJADE, ALEJANDRA B. HERNANDO, AZUL COURTIS, MARÍA R. INGARAMO & FEDERICO MARANGONI

Abstract: Isolated rocky outcrops represent biodiversity centers, refuges for endangered species, and favorable scenarios for endemism. Most studies in these ecosystems have been focused mainly on their flora and secondarily on different groups of animals. To highlight the value of rocky outcrops as ecosystems for biodiversity conservation, in the present study, we describe the diversity of herptiles of three isolated rocky outcrops of northeastern Argentina and compare it with that of other natural areas of the region. We conducted fieldwork from September 2010 to March 2017. We calculated the alpha diversity and the number of rare, threatened and endemic species. For comparative diversity analysis, we calculated the importance of each area for amphibians and reptiles and the beta diversity. Were recorded a total of 56 species (23 amphibians and 33 reptiles), representing 35% of the herptiles recorded for Corrientes province. These species included 19 rare species, seven threatened species, and two endemic species. The overall beta diversity showed considerably differences in species composition between the compared areas. The rocky outcrops showed higher importance for amphibians and reptiles than the other areas studied. Our study contributes to the knowledge of rocky outcrops and highlights their importance in biodiversity conservation.

Key words: Argentina, biodiversity, herptiles, inselbergs.

INTRODUCTION

Rocky outcrops are a type of isolated ecosystem on the mainland, found in many parts of the world, constituted by a diverse set of isolated rock habitats and recognized as biogeographic islands (Porembski & Barthlott 2000, Fitzsimons & Michael 2017). Rocky outcrops vary in height and size, degree of isolation, nature of the rocks, geomorphology and geological genesis (Twidale 1995, Watson 2002, Michael et al. 2010a). These varied physical characteristics lead rocky outcrops to present singular environmental conditions that are entirely different from those of their surrounding matrix (Coor et al. 1993, Porembski & Barthlott 2000, Burke 2003). Thus,

rocky outcrops develop a variety of exclusive microhabitats where life experiences evolution in isolation, a fact that makes these ecosystems “real evolutionary laboratories” (Kristensen & Frangi 1995, Mares 1997, Porembski et al. 1998, Porembski & Barthlott 2000, Cajade et al. 2013a).

Isolated rocky outcrops are spatially discrete and maintain their typical attributes independently of their geographic location, making them interesting models to perform comparative studies in biodiversity and environmental changes at both local and global scale (Porembski & Barthlott 2000). Due to their great variety and global distribution in different climatic regions, these ecosystems constitute

An Acad Bras Cienc (2021) 93(2)

essential landscape elements that play a role in generating and maintaining biodiversity in addition to providing key ecosystem services (Porembski et al. 2016). Rocky outcrops thus represent centers of biodiversity, refuges for endangered flora and fauna, and favorable scenarios for endemism and relict populations (Martinelli 1989, Porembski et al. 1997, 1998, Burke 2003, Fredericksen et al. 2003, Porembski 2007, Cajade et al. 2013a). Thereby, studies on these ecosystems provide fundamental knowledge to understand the relationship between local, regional and global biodiversity, the relationship between biodiversity and ecosystem function, and the effects of habitat fragmentation on ecological, biogeographical and evolutionary processes (Porembski & Barthlott 2000, Burke 2003, Michael et al. 2008).

Despite their highlighted importance, isolated rocky outcrops represent one of the least studied ecosystems (Porembski & Barthlott 2000, Burke 2003, Porembski 2007). However, in the last 20 years, several studies demonstrated their importance in nature conservation (Fitzsimons & Michael 2017, Michael & Lindenmayer 2018). Most of these studies focused primarily on their flora (Hopper et al. 1997, Anderson et al. 1999, Porembski & Barthlott 2000, Burke 2003, Speziale & Ezcurra 2014) and secondarily on different animal groups such as mammals (Mares 1997, Galende & Raffaele 2013) and birds (Fredericksen et al. 2003, Fandiño et al. 2017). In contrast only a few focused on amphibians and reptiles (Conant & Collins 1991, Köhler & Böhme 1996, Michael et al. 2008, 2010b, c). The results of these studies showed that isolated rocky outcrops offer to reptiles favorable conditions for thermoregulation, food, particular habitats and refuge against predators (Fredericksen et al. 2003, Michael et al. 2008, 2010a, b, c, Cajade et al. 2013a). In addition, breeding sites such as rock pools are available for amphibians (Köhler &

Böhme 1996, Mares & Seine 2000, Fredericksen et al. 2003, Mageski et al. 2014, Michael & Lindenmayer 2018).

In Argentina, isolated rocky outcrops have been poorly explored and most studies focused on their floristic diversity (Parodi 1943, Cabido et al. 1990, Kristensen & Frangi 1995, Meregalli 1998, Ravenna 2003, 2009, Beeskow et al. 2005, Speziale & Ezcurra 2012, 2014, Cantero et al. 2016). In the last ten years, a group of three isolated rocky outcrops of Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina, have been explored through an interdisciplinary program of several projects to study their biodiversity. As a result, two endemic animals were described: the gecko *Homonota taragui* Cajade, Etchepare, Falcione, Barrasso & Álvarez 2013, and the scorpion *Tityus curupi*, Ojanguren-Affilastro, Adilardi, Cajade, Ramírez, Ceccarelli, & Mola 2017. Also, three species of endemic plants are known from the area (*Gymnocalycium angelae* Meregalli 1998, *Amaryllis euriphylla* Ravenna 2003, and *Cypella trimontina* Ravenna 2009). Besides, other studies pointed out the importance of these ecosystems in the conservation of spiders (Nadal et al. 2018), butterflies (P. Gervazoni, unpublished data), birds (Fandiño et al. 2017), bats (A. Argoitia, unpublished data), herptiles and plants (Cajade et al. 2013a). The knowledge generated increased the conservation value of these isolated rocky outcrops and provided the basis for the development of new research in the ambitious search of understanding the big picture of the ecosystems functioning of rocky outcrops.

Captivated by the singularity of these rocky ecosystems and motivated by the opportunity to discuss their role in amphibians and reptiles conservation and thus contribute to its valorization, we describe the herpetofauna diversity of the isolated rocky outcrops of Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina. To this end,

we described the herpetofauna of these rocky outcrops and their surrounding pediments, and analyzed its conservation role carrying out a comparative analysis with the herpetofauna of plain natural areas of Corrientes province.

MATERIALS AND METHODS

Study area

We carried out fieldwork in the isolated rocky outcrops of Paraje Tres Cerros (PTC, hereafter

located in the east-central region of Corrientes province, Argentina (Fig. 1). The region belongs to the Nandubay District of the Espinal phytogeographic province (Cabrera 1971, Cabrera & Willink 1980). The climate is humid subtropical, with a mean annual temperature of 19.5 °C and a mean annual rainfall between 1300 and 1500 mm (Carnevali 1994). The topographic relief presents three isolated rocky outcrops that rise above the surrounding flat floodplains, forming isolated ecosystems (Fig. 1). The outcrops consist of quartz

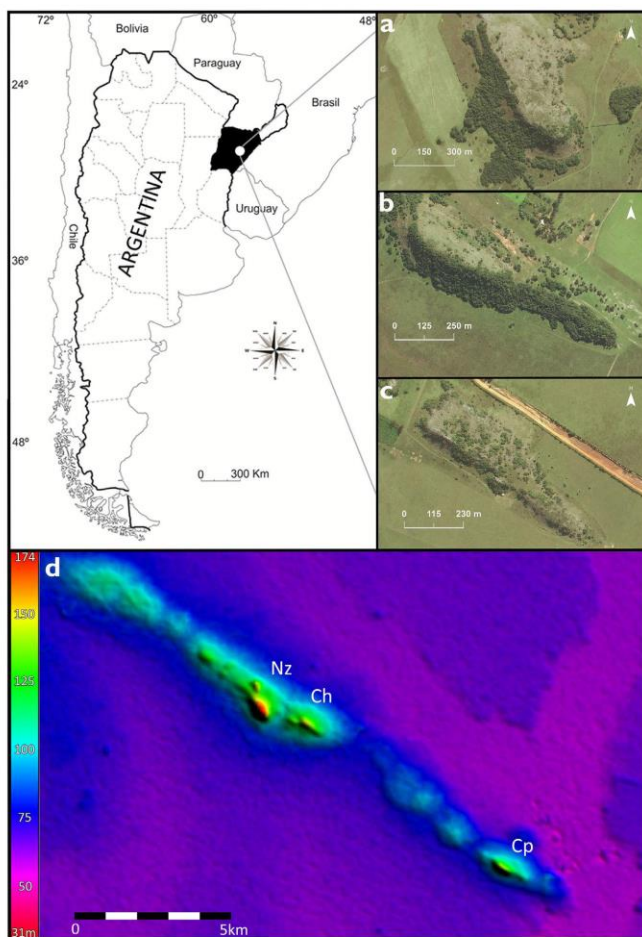


Figure 1. Isolated rocky outcrops of Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina. View of the three hills Nazareno (a), Chico (b), Capará (c), Digital elevation model (SRTM image) (d). Nz: Nazareno; Ch: Chico; Cp: Capará.

sandstone rocks dating from the Late Jurassic to the Early Cretaceous period (Herbst & Santa Cruz 1999) and belong to the Botucatu "desert" stratigraphic formation (Aceñolaza 2007). The rocky outcrops are composed by three hills: Nazareno (29°0.6'26.51"S 56° 55'56.90"W, 179 m a.s.l., 83 ha), Capará (29°0.9'14.00"S 56°51'44.5"W, 158 m a.s.l., 79 ha), and Chico (20°0.6'45.74"S 56°55'7.78"W, 148 m a.s.l., 34 ha) (Fig. 1). The distance between Chico and Nazareno is one kilometer, and six kilometers between Chico and Capará, and they are the unique hills of the region. They are dome-shaped with a topographic SE-NW orientation, which defines a north and a south slope in each of them (Aceñolaza 2007). The northern slopes are characterized by higher sun incidence and warm winds, which make them dry environments. The vegetation in these slopes is composed of rocky grassland with sparse shrub and grasses. In contrast, the southern slopes are characterized by lower sun incidence and are exposed to humid and cool winds, accumulating a greater humidity in the environment. The vegetation in these slopes consists of a hygrophilous forest constituted by floristic elements of the Paranaense forest, although diminished in terms of species richness (Parodi 1943). In contact with the base of the rocky outcrops, there is a pediment with gentle inclination but marked with respect to the surrounding plain (Iriondo & Kröhling 2008). The pediment is characterized by a grassland habitat and the presence of small patches of hydrophilic forest, small streams, lagoons, and artificial water ponds such as cutwaters. The floodplains that surround the outcrops and the pediments are represented by a mosaic of hydrophilic natural grassland fragmented by monocultures of pines and eucalyptus trees.

Inventory sampling method and analyses

From September of 2010 to March of 2017, we conducted 46 three-day-long campaign trips, accounting for a total of 138 days of sampling. We made diurnal samplings between 9:00-12:00 hs and 15:00-18:00 hs and night samplings between 21:00-23:00 hs. We searched for amphibians and reptiles on natural refuges, such as under rocks and logs, among vegetation, holes, and crevices, by using the methodology of "complete species inventories" to capture and record the animals (Scott 1994). The sampling effort was 16 man-hours (8 man-hours by two persons), accounting for a total of 2208 hours of sampling. The specimens were found on natural habitats and collected by hand. The sampling followed the general guidelines proposed by the Dirección de Recursos Naturales of the Corrientes province, Argentina. Voucher specimens were euthanized by a pericardial injection of a local anesthetic carticain, fixed with 10% formaldehyde, and then preserved in 70% alcohol, following the standard method established in the guide for the animal euthanasia, proposed by IACUC (The Institutional Animal Care and Use Committee). We identified the animals using dichotomous keys and guides to amphibians (Ceí 1980, Zaracho et al. 2012) and reptiles (Ceí 1993, Giraud 2001). Voucher specimens were deposited in the Colección Herpetológica de la Universidad Nacional del Nordeste (UNNEC), Corrientes, Argentina (Appendix).

To analyze diversity, we built a matrix of presence/absence and calculated alpha diversity from the total species richness (S) of the rocky outcrops of PTC. In addition, we calculated the alpha diversity of the two components that constitute the rocky outcrops (Hills and Pediments). To estimate the "real" species richness, we calculated the inventory completeness by using three non-parametric estimators: incidence-based coverage estimator

(ICE), Chao 2 and Bootstrap. We used these estimators because ICE and Chao 2 are based on the incidence and use presence-absence data, and Bootstrap it does not tend to overestimate species richness in the presence of rare species. We run the analysis in EstimateS v9.1.0 software (Colwell 2013, randomized 1000 times). To indicate if the sampling effort was sufficient to capture the species richness, we calculated the sample coverage and used a sample-size-based rarefaction approach to estimate the rate of increase in species richness by increasing the number of samples. We performed this analysis with the iNEXT package (Hsieh et al. 2016) in R (R Development Core Team 2011). Finally, to characterize the herpetofauna assemblage of the rocky outcrops of PTC, we calculated rarity by using the formula: $R=1-(F/M)$, where F is the frequency of appearance of the species and M is the number of samples taken (see Gil-Carbó 2005). The rarity values obtained were divided into quartiles, considering the rare species that were included in the third quartile (25%) of the frequency distribution, following that proposed by Gaston (1994).

Comparative diversity analysis

To give a regional framework and contextualize the biodiversity values of the rocky outcrops studied, we compared the herpetofauna of the PTC with that of other natural areas of Corrientes province, that have been well explored and have highly complete inventories: Reserva Natural Provincial Isla Apipé Grande (RNAG) (Zaracho et al. 2014), Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí (RPAT) (Ingaramo et al. 2014), Reserva Natural del Iberá (RNI) (Alvarez et al. 2003, Giraudo et al. 2006, Etchepare & Zaracho 2009, Ingaramo et al. 2012, Etchepare et al. 2013) and Parque Nacional Mburucuyá (PNM) (Alvarez et al. 2000, Zaracho & Alvarez 2005, Cano et al. 2007). We considered three parameters for the comparisons: species

richness, number of threatened species and number of endemic species. Since species richness could be influenced by the size of the area, which could, in turn, affect the number of species and individuals that each site could be harboring, we calculated the importance of each area (IA) for amphibians and reptiles. This index relates the three mentioned parameters to the total size of the area, using the following formula:

$$IA = \frac{RER}{A} = \frac{1 + TE + E}{\log_{10} S \log_{10} A}$$

Where, RER (relative species richness) is composed of TE (the number of threatened species), E (number of endemic species) and S (species richness). A is the total size of each natural area (hectares). The higher the formula value, the greater the relative richness in relation to the size of the area.

We considered the conservation status of each species as established by the Herpetofauna categorization of Argentina (Abdala et al. 2012, Giraudo et al. 2012a, Prado et al. 2012a, b & Vaira et al. 2012). For species not evaluated in previous studies and present in the study area, we categorized them according to the SUMIN index (Reca et al. 1994) with modifications (Giraudo et al. 2012b). The role of the isolated rocky outcrops of PTC in amphibian and reptile conservation was also analyzed and discussed by a quantitative comparison of the number of endemic species.

Finally, to compare the species composition with that of other natural areas, we calculated the overall beta diversity (β_{cc}) or dissimilarity, partitioned into two additive components, species replacement (β_3) and species richness difference (β_{rich}), according to the equation: $\beta_{cc} = \beta_3 + \beta_{rich}$ (Carvalho et al. 2012, 2013). We performed all calculations with the function 'betadiver' from

the vegan package (Oksanen et al. 2011) for the R statistical language (R Development Core Team 2011). Beta diversity (β_{cc}) varied from 0 when two sites were identical in species composition to 1 when species from both sites were completely different (Colwell & Coddington 1994).

RESULTS

We found 23 species of amphibians distributed in 6 families and 13 genera, and 33 species of reptiles distributed in 11 families and 25 genera. Regarding amphibians, the families Hylidae and Leptodactylidae presented the highest species richness (n=11 and n=7 respectively), whereas the families Phyllomedusidae, Myrohylidae, and Odonthophrynidae showed only one species. Within reptiles, the family Dipsadidae presented the highest number of species (n=19), followed by Teiidae (n=3), Amphisbaenidae (n=2) and Colubridae (n=2), and seven families (Phyllodactylidae, Gymnophthalmidae, Diploglossidae, Boidae, Viperidae, Emydidae, and Alligatoridae) had only one species (Table I). The separate analysis of the environmental units showed that eight amphibians and 14 reptiles were recorded on the hill, while on the pediment, 23 and 27 species were recorded respectively (Table I).

According to the estimators ICE, Chao2, and Bootstrap estimators the estimated species richness was 62, 61, and 60, respectively. The percentage of observed species for the total herpetofauna, according to the estimators, was 92% on average. The recorded amphibian species represented, on average, 99% of the estimated species, whereas reptiles represented 87% (Fig. 2). The sample coverage varied between 95 and 99% for total herpetofauna and for each group (amphibians and reptiles) separately and species. Species accumulation curves showed in

all the cases a tendency to asymptote for both, hill and pediment (Fig. 3).

The rarity values showed that 19 species of the PTC (5 amphibians and 14 reptiles) are rare (Table I). The species were considered rare (included in the third quartile (25%) of the frequency distribution) when values were $R \geq 0.84$ and $R \geq 0.96$, for amphibians and reptiles, respectively. The five rare species of amphibians were: *Rhinella fernandezae*, *Boana raniceps*, *Scinax similis*, *Oloolygon berthae*, and *Physalaemus albonotatus*, representing 22% of the amphibian species richness. The 14 rare species of reptiles were: *Atractus reticulatus*, *Eunectes notaeus*, *Helicops infrataeniatus*, *Erythrolamprus jaegeri*, *Lygophis anomalus*, *Phylodrias agassizii*, *Taeniophallus occipitalis*, *Thamnodynastes hypochonia*, *Xenodon dorbignyi*, *Xenodon merremii*, *Mastigodryas bifossatus*, *Ophiodes aff. striatus*, *Cercosaura schreibersii*, and *Trachemys dorbigni*, representing 42% of the reptile diversity.

Comparative diversity analysis

In amphibians, the IA showed that the PTC and RNI obtained the second highest value behind RPAT, although there were no significant differences between the values of the areas. Considering the reptiles, the isolated rocky outcrops of PTC have, in all cases, a higher value than the other natural areas analyzed. The higher differences were those between PTC and PNM and RPAT (Fig. 4).

Regarding the conservation status of the species recorded in the PTC, all amphibians are in the category "Not threatened". In contrast, reptiles included four species categorized as "Vulnerable", one as "Threatened", one as "Insufficiently Known", four as "Not evaluated" and the rest as "Not threatened" (Table I). The species evaluated here for the first time include a recently described endemic gecko species

Table I. Species recorded in Paraje Tres Cerros. Conservation Status (CS), Not evaluated (NE), Not threatened (NA), Vulnerable (VU), Threatened (AM), Insufficiently Known (IC), Rarity (Ra), Frequency (F), Pasture with rocks (Pr), Rocky (R), Rocky forest (Rf), Pasture (Ps), Forest (F), Cutwaters (C), Streams (S), Ponds (P), Lagoons (L). +Specimens not collected (photographic or visual record).

CLASS/ORDER/ FAMILY	SPECIES	CS	Ra	F	HILL									PEDIMENT					
					Nazareno			Chico			Capará			Ps	F	C	S	P	L
					Pr	R	Rf	Pr	R	Rf	Pr	R	Rf						
ANURA																			
Bufonidae	<i>Rhinella diptycha</i>	NA	0.83	8	•									•					
	<i>Rhinella fernandezae</i>	NA	0.89	5							•			•					
	<i>Melanophryniscus atroluteus</i>	NA	0.70	14	•									•	•	•	•		
Hylidae	<i>Dendropsophus nanus</i>	NA	0.76	11												•			
	<i>Dendropsophus sanborni</i>	NA	0.76	11												•		•	
	<i>Boana pulchellus</i>	NA	0.48	24												•		•	
	<i>Boana raniceps</i>	NA	0.98	1														•	
	<i>Scinax nasicus</i>	NA	0.59	19	•					•			•	•	•			•	
	<i>Scinax fuscovarius</i>	NA	0.33	31	•	•	•	•	•	•			•	•	•			•	
	<i>Scinax squalirostris</i>	NA	0.65	16									•	•	•			•	
	<i>Scinax similis</i>	NA	0.91	4									•					•	
	<i>Ollolygon berthae</i>	NA	0.91	4												•			
	<i>Lysapsus limellum</i>	NA	0.76	11												•			
Phyllomedusidae	<i>Pithecopus azureus</i>	NA	0.76	11												•		•	
Leptodactylidae	<i>Leptodactylus latinasus</i>	NA	0.59	19	•	•	•	•	•	•			•	•	•	•		•	
	<i>Leptodactylus latrans</i>	NA	0.83	8												•	•	•	
	<i>Leptodactylus chaquensis</i>	NA	0.85	7							•							•	
	<i>Leptodactylus gracilis</i>	NA	0.70	14									•	•	•	•			
	<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	NA	0.61	18												•	•	•	
	<i>Physalaemus albonotatus</i>	NA	0.96	2														•	
	<i>Physalaemus riograndensis</i>	NA	0.72	13									•					•	
Odontophrynidae	<i>Odontophrynus americanus</i>	NA	0.72	13									•	•				•	
Microhylidae	<i>Elachistocleis bicolor</i>	NA	0.61	18	•	•	•	•	•	•			•	•	•	•	•	•	

Table I. Continuation

CLASS/ORDER/ FAMILY	SPECIES	CS	Ra	F	HILL									PEDIMENT					
					Nazareno			Chico			Capará			Ps	F	C	S	P	L
REPTILIA					Pr	R	Rf	Pr	R	Rf	Pr	R	Rf						
SQUAMATA																			
Phyllodactylidae	<i>Homonota taragui</i>	NE	0.13	40		•			•			•							
Teiidae	<i>Ameivula</i> sp.	NE	0.57	20	•	•		•	•										
	<i>Teius oculatus</i>	NA	0.63	17	•	•		•	•			•	•		•				
	<i>Salvator merianae</i>	NA	0.70	14	•	•		•	•			•	•		•	•			
Gymnophthalmidae	<i>Cercosaura schreibersii</i>	NA	0.98	1								•							
Amphisbaenidae	<i>Amphisbaena kingii</i>	NA	0.85	7	•			•				•							
	<i>Amphisbaena trachura</i>	NE	0.93	3											•				
Diploglossidae	<i>Ophiodes aff. striatus</i>	NE	0.96	2											•				
Boidae	<i>Eunectes notaeus</i>	VU	0.98	1														•	
Viperidae	<i>Bothrops alternatus</i>	NA	0.89	5											•			•	
Colubridae	<i>Mastigodryas bifossatus</i>	NA	0.98	1	•														
	<i>Tantilla melanocephala</i>	VU	0.93	3														•	
Dipsadidae	<i>Atractus reticulatus</i>	NA	0.96	2														•	
	<i>Oxyrhopus rhombifer</i>	NA	0.78	10								•			•	•			
	<i>Helicops infrataeniatus</i>	NA	0.98	1														•	
	<i>Hydrodynastes gigas</i>	NA	0.93	3														•	
	<i>Erythrolamprus jaegeri</i>	NA	0.98	1														•	
	<i>Erythrolamprus poecilogyrus</i>	NA	0.72	13				•				•			•				
	<i>Erythrolamprus semiaureus</i>	NA	0.93	3								•						•	
	<i>Lygophis flavifrenatus</i>	NA	0.91	4	•										•				
	<i>Lygophis anomalus</i>	NA	0.96	2											•				
	<i>Sibynomorphus turgidus</i>	NA	0.78	10											•			•	
	<i>Phalotris reticulatus</i>	VU	0.87	6	•										•				
	<i>Phalotris lemniscatus</i>	IC	0.93	3	•														

JOSÉ M. PIÑEIRO et al.

HERPTILES OF ROCKY OUTCROPS OF ARGENTINA

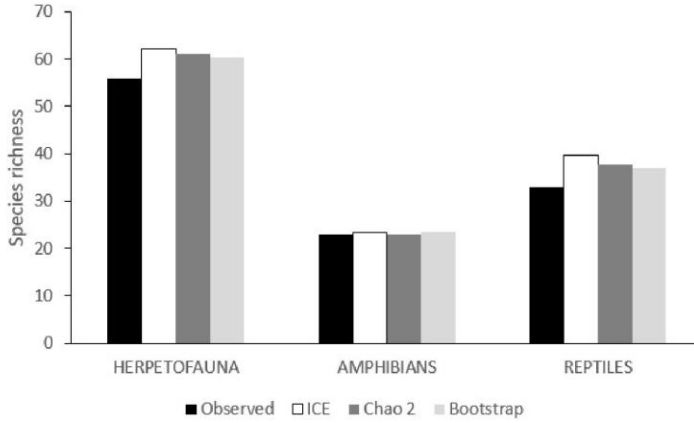


Figure 2. Non-parametric estimations of species richness for Herpetofauna, Amphibians and Reptiles of Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina.

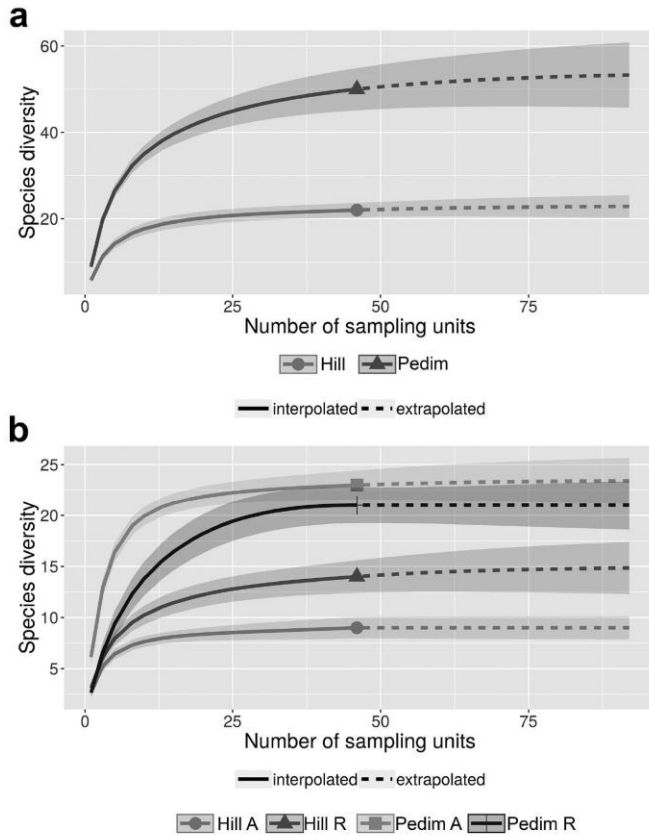


Figure 3. Species-accumulation curves for Herpetofauna (a), Amphibians, and reptiles (b). Hill A: Amphibians of the Hill, Hill R: Reptiles of the Hill, Pedim A: Amphibians of the Pediment, Pedim R: Reptiles of the Pediment.

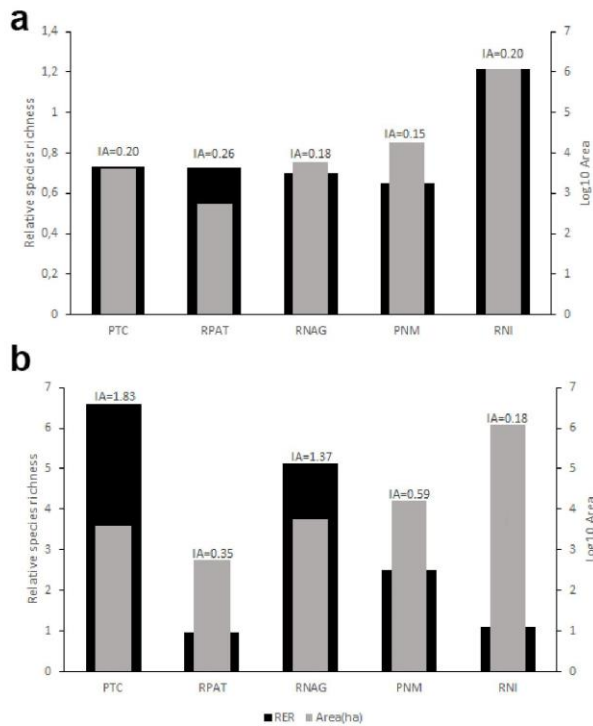


Figure 4. Comparative analysis of the importance of each area (IA) for amphibians (a) and reptiles (b) between the isolated rocky outcrops of Paraje Tres Cerros (PTC) and other areas from Corrientes province. Reserva Natural Provincial Isla Apipe Grande (RNAG), Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí (RPAT), Reserva Natural del Iberá (RNI) and Parque Nacional Mburucuyá (PNM).

Table II. Values assigned to taxa for each variable described in Giraudo et al. (2012b). Spanish acronyms: National distribution (DINAC), Ecological rarity (RARECOL), Human effects (EFHU), Reproductive potential (POTRE), Size (TAM), Abundance (ABUND), Conservation status (CAT), Vulnerable (VU), Insufficiently Known (IC).

Variable Species	DINAC	RARECOL	EFHU	POTRE	TAM	ABUND	VALUE	CAT
Homonota taragui	5	5	2	5	1	1	19	VU
Ameivula sp.	5	3	2	5	2	2	19	VU
Ophiodes aff. striatus	4	2	1	4	2	2	15	IC
Amphisbaena trachura	3	2	1	3	2	3	14	IC

Table III. Comparison of the herpetofauna of the rocky outcrops of Paraje Tres Cerros (PTC) and that of other natural areas from Corrientes province. RNAG: Reserva Natural Provincial Isla Apipe Grande, RPAT: Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí, RNI: Reserva Natural del Iberá and PNM: Parque Nacional Mburucuyá.

Natural areas	Species richness	Threatened species	Endemic species	Size (ha)
PTC	56	7	2	4000
RPAT	35	-	-	554
RNAG	63	7	-	5700
PNM	74	3	-	17600
RNI	111	14	-	1230000

Table IV. Values of the overall beta diversity (β_{cc}), species replacement (β_{β}), and species richness difference (β_{rich}) between rocky outcrops of Paraje Tres Cerros and natural areas from Corrientes province. RNAG: Reserva Natural Provincial Isla Apípe Grande, RPAT: Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí, RNI: Reserva Natural del Iberá and PNM: Parque Nacional Mburucuyá.

Paraje Tres Cerros					
		RNAG	RNI	PNM	RPAT
Herpetofauna	β_{cc}	0.63	0.56	0.54	0.66
	β_{β}	0.55	0.09	0.34	0.35
	β_{rich}	0.08	0.47	0.20	0.31
Amphibians	β_{cc}	0.53	0.48	0.46	0.43
	β_{β}	0.41	0	0.16	0.40
	β_{rich}	0.12	0.48	0.30	0.03
Reptiles	β_{cc}	0.70	0.61	0.60	0.84
	β_{β}	0.64	0.14	0.46	0.26
	β_{rich}	0.06	0.47	0.14	0.58

DISCUSSION

The species richness of the rocky outcrops of the PTC represents 35% of herpetofauna known for Corrientes province. It contains 39% of amphibians and 33% of reptiles known for this province. These percentages become important, considering that the surface of the PTC is equivalent to 0.5% of Corrientes province. High species richness has also been obtained for birds (Fandiño et al. 2017), bats (A. Argoitia, unpublished data), butterflies (P. Gervazoni, unpublished data) and spiders (Nadal et al. 2018), highlighting the importance of this particular ecosystem in the conservation of these groups of animals. Punctually, respect to the herpetofauna, rocky outcrops were signalized as favorable habitats for thermoregulation. (Köhler & Böhme 1996, Mares & Seine 2000, Fredericksen et al. 2003, Michael et al. 2008, 2010a, b, c, Cajade et al. 2013a, b, Mageski et al. 2014, Michael & Lindenmayer 2018). The rocky outcrops of PTC offer a large variety of microhabitats for reptiles, provided by the rocky substrate and its interaction with the soil and vegetation (Cajade

et al. 2013a, b, M. Odriozola, unpublished data) and this abundance is in agreement with a high diversity and the presence of endemic species (this study). Contrarily, the amphibians are represented by species also distributed in the surrounding floodplains and regional matrix of the rocky outcrops of PTC (R. Cajade pers. obs.). Despite the scarce water reservoirs on the pediments and its absence on the hills, the amphibians diversity is high, but without endemic species.

Comparisons between hills and pediments showed the importance of hills, since these particular habitats for endemic and threatened species, while pediments are essential because they are harboring higher species richness. These observed differences reflect how both components (hills and pediments), usually indiscriminate in rocky outcrops studies, reflects different importance for the biodiversity conservation.

Estimations of species richness suggest that the probabilities of recording a new amphibian species are scarce. Regarding reptiles, their representativeness was acceptable, although it

was lower than that of amphibians. Aspects of the ecology and life habits of reptiles, especially snakes, which are usually not perceptible to visual encounters, could affect its detectability (Urbina-Cardona et al. 2008). Therefore, although the probabilities are low, it is possible to record other reptile species in the area, maybe, using different sampling techniques.

About 50% of the rare species from the rocky outcrops of PTC were snakes. This result is similar to that observed in inventories in RNAG (Zaracho et al. 2014) and RNI (Etchepare et al. 2013) and it seems to be a general pattern for reptile fauna inventories (Carvajal-Cogollo et al. 2007), probably due to the ecology and unpredictable life habits of this group of animals. We identified half of the threatened species as rare, in agreement with the idea of linking conservation problems with the ecological phenomenon of rarity (Carrascal & Palomino 2006). On the other hand, the relationship between the determinants of rarity and the real risk of the conservation of species can also vary greatly depending on distribution, abundance, ecological valence, geographic extension or different levels of human influence (Carrascal & Palomino 2006). Although *Homonota taragui* and *Ameivula* sp. are endemic taxa, their frequencies of occurrence were the highest. Endemic species can occur at higher levels than those of other species of more extensive distribution (Gaston 1994). Within amphibians, rarity may be related to the distributional limits in Corrientes province, in the case of *B. raniceps*, which is related to the eastern limit, and *S. similis*, to the southern limit, or the scarcity of suitable habitats for reproduction as for *R. fernandezae* and *P. albonotatus*. Rarity is a heterogeneous term that encompasses quite different phenomena so that its meaning has a broad sense. There is no single type of rarity and there is no single cause either. Rarity can be given by historical reasons,

by the distribution/abundance relationship, by the body size, or by human intervention, among others (Méndez Iglesias 1998). Knowing the rarity of the species is an important first step to inquire about the biodiversity-ecosystem relationship of the rocky outcrops of the Paraje Tres Cerros. Identify and study the causal factors of the rarity will contribute to making decisions in future management and conservation plans of this natural area.

Although the surface size of the rocky outcrops of PTC is smaller than that of the other areas compared (except RPAT), this ecosystem had the highest IA of reptiles (Fig. 4, Table III). This pattern agrees with the idea that rocky outcrops have a high ecological value in relation to their size (Michael & Lindenmayer 2018), due to the habitat heterogeneity, microhabitat diversity and to the particular structural characteristics of the environmental conditions for this group of animals (Mares & Seine 2000, Fredericksen et al. 2003, Michael et al. 2008, Cajade et al. 2013a). Contrarily, the habitat less favorable for the reproduction of amphibians corresponds to moderate IA values.

Regarding the five exclusive species harbored by the rocky outcrops of PTC, *Homonota taragui* and *Ameivula* sp. are endemic species. This fact agrees with the diversity pattern described for rocky ecosystems around the world, which are recognized as speciation and diversification centers (Porembski et al. 1997, Michael et al. 2008), and sites with a singular conservation value, due to the endemic species role and its role as enricher of the regional biodiversity (Mares & Seine 2000, Michael & Lindenmayer 2018). On the other hand, the rocky outcrops of PTC constitute a unique area for endemic reptiles as compared with other natural areas of Corrientes province. Other exclusive species, despite not being present in the natural areas studied, can be recorded in

other areas of Corrientes province, such as the case of *Amphisbaena trachura*, which is typically distributed in the Uruguay river basin (Ruiz-García et al. 2016).

The percentage of threatened species of the rocky outcrops of PTC was the highest. Furthermore, two out of the seven threatened species are endemic (*Homonota taragui* and *Ameivula* sp.). Nevertheless, despite their conservation status, they were the most frequent reptile species in this ecosystem. We suggest that the high frequency of *Homonota taragui* and *Ameivula* sp. responds to their endemism in association with the singular rocky microhabitats that favor these species. Although the populations seemed to be relatively stable, they deserve attention because any perturbation or small environmental change could lead to the extinction of these microendemisms (Cajade et al. 2013a, b), as reflected by the assessment of *Homonota taragui* as Critically Endangered on the IUCN Red List (Arzamendia et al. 2016). Differences between SUMIN (this study) and IUCN categorizations could be due because the IUCN assessment gave high importance to the low number of localities and the small correspondent portion of suitable habitat where the species inhabit than to other biological and demographic aspects.

Since β_{cc} or complementarity depends on the supply of resources in each habitat, the biota changes according to their food and spatial requirements (Halffter & Moreno 2005). In this sense, the habitat heterogeneity mentioned above may explain the difference in species composition between the rocky outcrops of PTC and the other sites without rocky outcrops of Corrientes province. The percentages of β_{cc} above 50% indicate that the species composition in the areas studied was considerably different. On average partitioned analysis of the beta showed that both the replacement and the difference

in species richness act on the β_{cc} , indicating that they could be caused by environmental conditions, competition between species, historical events and the diversity of niches available (Leprieur et al. 2011, Legendre 2014). Although the areas compared have been well explored and show high complete inventories, differences may be influenced by different methods and sampling efforts.

The importance of rocky outcrops in biodiversity conservation is attributed to their microclimatic conditions, habitat heterogeneity and relative isolation. The attribution to be relatively unaltered habitats makes them true biodiversity refuges (Porembski & Barthlott 2000, Burke 2003, Speziale & Ezcurra 2014, Fitzsimons & Michael 2017). Regarding the isolated rocky outcrops of PTC, many studies pointed out their importance in the conservation of animal and plant biodiversity (Meregalli 1998, Ravenna 2003, 2009, Cajade et al. 2013a, b, Fandiño et al. 2017, Ojanguren-Affilastro et al. 2017, Nadal et al. 2018, P. Gervazoni, unpublished data). Our present study reveals that, in addition, these rocky ecosystems represent favorable habitats mainly for reptiles and secondarily for amphibians.

Due to the vital role of rocky outcrops in preserving the herptiles biodiversity, the protection of the isolated rocky outcrops of PTC should be a priority, and any anthropic action that modifies their structural complexity or affects their functioning should be prevented. The scarce surface that covers the rocky outcrops studied and the singular richness of their flora and fauna (Cajade et al. 2013a, b, Fandiño et al. 2017, this study) highlight the need for social commitment to conserve and protect these fragile ecosystems. The Nazareno and Chico hills, but not the Capará hill, have been included in the protection of the Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros since 2015. In

JOSÉ M. PIÑEIRO et al.

HERPILES OF ROCKY OUTCROPS OF ARGENTINA

2016, Paraje Tres Cerros was recognized as an AICOM (Spanish acronym for “Important Area for Bats Conservation”) (A. Argoitia, unpublished data). In 2017, Fandiño et al. (2017) suggested that it should also be recognized as an AICA (Spanish acronym for “important area for birds conservation”). This study also shows the importance of the rocky outcrops of PTC for the conservation of reptiles and amphibians and will thus be a tool to promote the management of new certificates on nature conservation. To achieve this objective is necessary to continue investigating the nature of this particular ecosystem and to join efforts to ensure its protection. In this sense our study provides new interpretations about the importance of these ecosystems in the biodiversity of herpetofauna at the regional level and offers a reference point in the south of South America to broaden the knowledge of this type of ecosystems around the world.

Acknowledgments

We thank the owners of Estancia La Higuera Cué, Estancia Las Marías, and Estancia Buena Vista for allowing to be carried out the fieldwork on their property. We also thank Camila Falcione, Diego Barrasso, Eduardo Etchepare, José Luis Acosta, Fernando Gomez and Victor Zaracho for field assistance and the Dirección de Recursos Naturales, Ministerio de Turismo de la Provincia de Corrientes, Argentina, for study permits. We also appreciate Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros and Fundación Amado Bonpland for the work support. This work was financially supported by Conservation Research and Education Opportunities International (CREOI), Secretaría General de Ciencia y Técnica (Universidad Nacional del Nordeste), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) and Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva, Argentina.

REFERENCES

- ABDALA CS ET AL. 2012. Categorización del estado de conservación de las lagartijas y anfisbenas de la República Argentina. *Cuad Herpetol* 26: 215-248.
- ACEÑOLAZA FG. 2007. Geología y recursos geológicos de la Mesopotamia Argentina. Instituto Superior de Correlación Geológica (INSUGEO) Serie Correlación Geológica 22: 1-149.
- ÁLVAREZ BB, AGUIRRE RH, CÉSPEDEZ JA, HERNANDO AB & TEDESCO ME. 2003. Herpetofauna del Iberá. In: ÁLVAREZ BB (Eds). *Fauna del Iberá*. EUDENE Corrientes, p. 99-178.
- ÁLVAREZ BB, CÉSPEDEZ JA, AGUIRRE RH & SCHAEFER EF. 2000. Inventario de anfibios y reptiles del Parque Nacional Mburucuyá Corrientes Argentina. *Facena* 16: 127-139.
- ANDERSON RC, FRALISH JS & BASKIN JM (Eds). 1999. *Savannas barrens and rock outcrop plant communities of North America*. Cambridge University Press, 470 p.
- ARZAMENDIA V, FITZGERALD L, GIRAUDDO A, KACOLIRIS F, MONTERO R, PELEGRIN N, SCROCCHI G & WILLIAMS J. 2016. *Homonota taragui*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2016: e.T56234213A56234216.
- BEESKOW AM, MONSALVE MA & DURO A. 2005. Identification of sites with higher levels of diversity in endemic vascular flora from Argentinean Patagonia. *An Inst Patagon* 30: 5-20.
- BURKE A. 2003. Inselbergs in a changing world – global trends. *Divers Distrib* 9: 375-383.
- CABIDO M, ACOSTA A & DIAZ S. 1990. The vascular flora and vegetation of granitic outcrops in the upper Córdoba mountains Argentina. *Phytocoenologia* 19: 267-281.
- CABRERA AL. 1971. *Fitogeografía de la República Argentina*. *Bol Soc Argent Bot* 14: 1-50.
- CABRERA AL & WILLINK A. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Washington DC: Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, 120p.
- CACCIALI P & SCOTT NJ. 2012. Revisión del género *Ophiodes* de Paraguay (Squamata: Anguillidae). *Bol Soc Zoológica Urug* 21: 1-8.
- CAJADE R, ETCHEPARE EG, FALCIONE C, BARRASSO DA & ÁLVAREZ BB. 2013b. A new species of *Homonota* (Reptilia: Squamata: Gekkota: Phyllodactylidae) endemic to the hills of Paraje Tres Cerros Corrientes Province Argentina. *Zootaxa* 3709: 162-176.
- CAJADE R ET AL. 2013a. Las islas rocosas del Paraje Tres Cerros: un refugio de biodiversidad en el litoral mesopotámico argentino. *Biológica* 16: 147-159.

JOSÉ M. PIÑEIRO et al.

HERPILES OF ROCKY OUTCROPS OF ARGENTINA

CANO PD, LEYNAUD GC & BALL HA. 2007. Nuevos registros de anfibios para el Parque Nacional Mburucuyá Corrientes Argentina. *Facena* 23: 55-56.

CANTERO JJ ET AL. 2016. Vegetación y flora de afloramientos basálticos del centro de Argentina. *Arnaldoa* 23: 185-218.

CARNEVALI R. 1994. Fitogeografía de la Provincia de Corrientes. Gobierno de la Provincia de Corrientes e INTA, 324 p.

CARRASCAL LM & PALOMINO D. 2006. Rareza estatus de conservación y sus determinantes ecológicos. Revisión de su aplicación a escala regional. *Graellsia* 62: 523-538.

CARVAJAL-COGOLLO JE, CASTAÑO-MORA OV, CÁRDENAS-ARÉVALO G & URBINA-CARDONA J.N. 2007. Reptiles de áreas asociadas a humedales de la planicie del Departamento de Córdoba Colombia. *Caldasia* 29: 427-438.

-CARVALHO JC, CARDOSO P, BORGES PAV, SCHMERA D & PODANI J. 2013. Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos* 122: 825-834.

CARVALHO JC, CARDOSO P & GOMES P. 2012. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating betadiversity patterns. *Glob Ecol Biogeogr* 21: 760-771.

CEI JM. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano N. S. Università degli studi di Firenze* 2: 1-609.

CEI JM. 1993. Reptiles del noroeste nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales puna y pampas. Monografía IV. Museo Regionale di Scienze Naturali. Torino, Italy, 949 p.

COLWELL RK. 2013. EstimateS 9.1.0. University of Connecticut, Storrs, USA. <http://purl.oclc.org/estimates>.

COLWELL RK & CODDINGTON JA. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 345: 101-118.

CONANT R & COLLINS JT. 1991. A field guide to amphibians and reptiles of eastern and central North America. Peterson Field Guide Series. Houghton Mifflin Company, Boston, USA, 450 p.

COOR R, WARREN R & GOUDIE A. 1993. Desert Morphology. UCL Press London, 526 p.

ETCHEPARE EG, INGARAMO MR, PORCEL E & ÁLVAREZ BB. 2013. Diversidad de las comunidades de escamados en la Reserva Natural del Iberá Corrientes Argentina. *Rev Mex Biodivers* 84: 1273-1283.

ETCHEPARE EG & ZARACHO VH. 2009. Serpentes Colubridae *Taeniophallus paecilopogon*: Rediscovery in Corrientes Argentina and natural history. *Check List* 5: 770-772.

FANDIÑO B, FERNÁNDEZ JM, THOMANN ML, CAJADE R & HERNANDO AB. 2017. Comunidades de aves de bosques y pastizales en los afloramientos rocosos aislados del Paraje Tres Cerros Corrientes Argentina. *Rev Biol Trop* 65: 535-550.

FITZSIMONS JA & MICHAEL DR. 2017. Rocky outcrops: A hard road in the conservation of critical habitats. *Biol Conserv* 211: 36-44.

FREDERICKSEN NJ, FREDERICKSEN TS, FLORES B, McDONALD E & RUMIZ D. 2003. Importance of granitic rock outcrops to vertebrate species in a Bolivian tropical forest. *Trop Ecol* 44: 185-196.

GALENDE GL & RAFFAELE E. 2013. Feeding behaviors of herbivores in rocky outcrops of the northwestern Patagonia and its importance in conservation. In: Jenkins O (Ed). *Advances in Zoology Research*. Nova Science Publishers New York, p. 153-166.

GASTON KJ. 1994. Rarity. Population and Community Biology Series vol 13. Springer Dordrecht, 205 p.

GIL-CARBÓ GE. 2005. La complementariedad de áreas protegidas con base en la diversidad de mamíferos. *Mastozool Neotrop* 12: 100-102.

GIRAUDO AR. 2001. Serpientes de la selva Paranaense y del Chaco Húmedo. Taxonomía biogeografía y conservación. LOLA, Buenos Aires, 381 p.

GIRAUDO AR ET AL. 2012a. Categorización del estado de conservación de las serpientes de la República Argentina. *Cuad Herpetol* 26: 303-326.

GIRAUDO AR ET AL. 2012b. Revisión de la metodología utilizada para categorizar especies amenazadas de la herpetofauna Argentina. *Cuad Herpetol* 26: 117-130

GIRAUDO AR, BORTOLUZZI A & ARZAMENDIA V. 2006. Vertebrados tetrápodos de la reserva y sitio Ramsar "Esteros del Iberá" (Corrientes Argentina): análisis de su composición y nuevos registros para especies amenazadas. *Nat Neotrop* 37: 1-20.

HALFFTER G & MORENO CE. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa beta y gamma In: Halffter G, Soberón J, Koleff P & Meliá A (Eds). *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa beta y gamma*. Monografías tercer milenio. Soc Entom Arag, Zaragoza España, p. 5-18.

HERBST R & SANTA CRUZ JN. 1999. Mapa litoestratigráfico de la provincia de Corrientes. *D'orbignyana* 2: 1-69.

HOPPER SD, BROWN AP & MARCHANT NG. 1997. Plants of Western Australian granite outcrops. *J R Soc West Aust* 80: 141-158.

JOSÉ M. PIÑEIRO et al.

HERPTILES OF ROCKY OUTCROPS OF ARGENTINA

- HSIEH T, MA KY, CHAO A. 2016. Inext: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods Ecol Evol* 7: 1451-1456.
- INGARAMO MR, ETCHEPARE EG, ÁLVAREZ BB & PORCEL E. 2012. Riqueza y composición de la fauna de anuros en la región oriental de la Reserva Natural Provincial Esteros del Iberá Corrientes Argentina. *Rev Biol Trop* 60: 759-769.
- INGARAMO MR, MARANGONI F & CAJADE R. 2014. Herpetofauna de la Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí Bella Vista Corrientes Argentina. *Cuad Herpetol* 29: 69-75.
- IRIONDO MH & KRÖHLING D. 2008. Cambios ambientales en la cuenca del Uruguay (desde el presente hasta dos millones de años atrás). Santa Fe Argentina: CCT Ediciones UNL, 358 p.
- KÖHLER J & BÖHME W. 1996. Anuran amphibians from the region of Pre-Cambrian rock outcrops (inselbergs) in northeastern Bolivia with a note on the gender of *Scinax Wagler* 1830 (Hylidae). *Revue Fr Aquariol Herpétol* 23: 133-140.
- KRISTENSEN MJ & FRANGI JL. 1995. La Sierra de la Ventana: Una isla de biodiversidad. *Ciencia Hoy* 5: 25-34.
- LEGENDRE P. 2014. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Glob Ecol Biogeogr* 23: 1324-1334.
- LEPRIEUR F, TEDESCO PA, HUGUENY B, BEAUCHARD O, DÜRR HH, BROUSSE S & OBERDORF T. 2011. Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecol Lett* 14: 325-334.
- MAGESKI M, FERREIRA RB, ZOCCA C, TEIXEIRA RL & RÖDDER D. 2014. The unusual occurrence of a population of *Dendropsophus elegans* (Anura: Hylidae) in an inselberg of southeastern Brazil. *Herpetol Notes* 7: 363-365.
- MARES MA. 1997. The geobiological interface: granite outcrops as a selective force in mammalian evolution. *J R Soc West Aust* 80: 131-139.
- MARES MA & SEINE RH. 2000. The fauna of Inselbergs. In: POREMBSKI S & BARTHOLOTT W (Eds). *Inselbergs Biotic Diversity of Isolated Rock Outcrops in Tropical and Temperate Regions*. Ecological Studies vol. 146 Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p. 483-491.
- MARTINELLI G. 1989. Pico do Frade. Campos de Altitude. Editora Index Rio de Janeiro, p. 149-156.
- MÉNDEZ IGLESIAS M. 1998. Aves comunes y raras: patrones causas y consecuencias. *El Draque* 3: 187-200.
- MEREGALLI M. 1998. *Gymnocalycium angelae* spec. nov. eine neue Art aus Argentinien. Kakteen und andere Sukkulenten 49: 283-290.
- MICHAEL DR, CUNNINGHAM RB & LINDENMAYER DB. 2008. A forgotten habitat? Granite inselbergs conserve reptile diversity in fragmented agricultural landscapes. *J Appl Ecol* 45: 1742-1752.
- MICHAEL DR, CUNNINGHAM RB & LINDENMAYER BD. 2010c. Microhabitat relationships among five lizard species associated with granite outcrops in fragmented agricultural landscapes of south-eastern Australia. *Austral Ecol* 35: 214-225.
- MICHAEL DR, CUNNINGHAM RB & LINDENMAYER BD. 2010b. The social elite: Habitat heterogeneity complexity and quality in granite inselbergs influence patterns of aggregation in *Egernia striolata* (Lygosominae: Scincidae). *Austral Ecol* 35: 862-870.
- MICHAEL DR & LINDENMAYER DB. 2018. *Rocky Outcrops in Australia: Ecology Conservation and Management*. Csiro Publishing, 176 p.
- MICHAEL DR, LINDENMAYER DB & CUNNINGHAM RB. 2010a. Managing rock outcrops to improve biodiversity conservation in Australian agricultural landscapes. *Ecol Manage Restor* 11: 43-50.
- NADAL MF, ACHITTE-SCHMUTZLER HC, ZANONE I, GONZALEZ PY & AVALOS G. 2018. Diversidad estacional de arañas en una reserva natural del Espinal en Corrientes Argentina. *Caldasia* 40: 129-143.
- OJANGUREN-AFFILASTRO AA, ADILARDI RS, CAJADE R, RAMÍREZ MJ, CECCARELLI FS & MOLA LM. 2017. Multiple approaches to understanding the taxonomic status of an enigmatic new scorpion species of the genus *Tityus* (Buthidae) from the biogeographic island of Paraje Tres Cerros (Argentina). *PLoS ONE* 12: e0181337.
- OKSANEN J, BLANCHET FG, KINDT R, LEGENDRE P, O'HARA RB, SIMPSON GL, SOLYMO S, STEVENS MH. & WAGNER H. 2011. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.17-9.
- PARODI LR. 1943. La vegetación del departamento San Martín en Corrientes Argentina. *Darwiniana* 6: 127-178.
- POREMBSKI S. 2007. Tropical inselbergs: habitat types adaptive strategies and diversity patterns. *Braz J Bot* 30: 579-586.
- POREMBSKI S & BARTHOLOTT W. 2000. Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions. *Ecological Studies* 146 Springer-Verlag Berlin, 524 p.
- POREMBSKI S, FISCHER E & BIEDINGER N. 1997. Vegetation of inselbergs quartzitic outcrops and ferricretes in Rwanda and eastern Zaire (Kivu). *Bull Jard Bot Nat Belg* 66: 81-99.
- POREMBSKI S, MARTINELLI G, OHLEMIILLER R & BARTHOLOTT W. 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation

JOSÉ M. PIÑEIRO et al.

HERPILES OF ROCKY OUTCROPS OF ARGENTINA

mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. *Divers Distrib* 4: 107-119.

POREMBSKIS, SILVEIRA FA, FIEDLER PL, WATVEA, RABARIMANARIVO M, KOUAME F & HOPPER SD. 2016. Worldwide destruction of inselbergs and related rock outcrops threatens a unique ecosystem. *Biodivers Conserv* 25: 2827-2830.

PRADO WS, PIÑA CI & WALLER T. 2012a. Categorización del estado de conservación de los caimanes (yacaré) de la República Argentina. *Cuad Herpetol* 26: 403-410.

PRADO WS, WALLER T, ALBAREDA DA, CABRERA MR, ETCHEPARE E, GIRAUDO A, GONZÁLEZ CARMAN V, PROSDOCIMI L & RICHARD E. 2012b. Categorización del estado de conservación de las tortugas de la República Argentina. *Cuad Herpetol* 26: 375-387.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2011. R: A Language and Environment for Statistical Computing Version 2.13.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <http://www.r-project.org>.

RAVENNA P. 2003. Decisive proof on the validity of *Amaryllis* over *Hippeastrum* as mainly a South American genus including new species and new records of Amaryllidaceae from Argentina Brazil and Paraguay. *Onira* 9: 9-22.

RAVENNA P. 2009. A survey in the genus *Cypella* and its allies (Iridaceae). *Onira* 12: 1-10.

RECA A, ÚBEDA C. & GRIGERA D. 1994. Conservación de la fauna de tetrápodos. I. Un índice para su evaluación. *Mastozool Neotrop* 1: 17-28.

RUIZ-GARCÍA JA, CURRI LM, LAMAS MF & CÉSPEDEZ JA. 2016. *Amphisbaena trachura* Cope 1885 (Amphisbaenia: Amphisbaenidae): new record for the northeast of Argentina. *Check List* 12: 1883.

SCOTT JR NJ. 1994. Complete species inventories. In: Heyer WR, Donnelly MA, McDiarmid RW, Hayek LC & Foster MS (Eds). *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press Washington DC, p. 73-80.

SPEZIALE KL & EZCURRA C. 2012. The role of outcrops in the diversity of Patagonian vegetation: relicts of glacial palaeofloras?. *Flora* 207: 141-149.

SPEZIALE KL & EZCURRA C. 2014. Rock outcrops as potential biodiversity refugia under climate change in North Patagonia. *Plant Ecol Divers* 8: 353-361.

TWIDALE CR. 1995. Bornhardts Boulder and Inselbergs. *Cad Lab Xeol Laxe* 20: 347-380.

URBINA-CARDONA JN, LONDOÑO-MURCIA MC & GARCÍA-ÁVILA DG. 2008. Dinámica espacio-temporal en la diversidad de especies de serpientes en cuatro hábitats con diferente grado de alteración antropogénica en el Parque Nacional Natural Isla Gorgona Pacífico Colombiano. *Caldasia* 30: 479-493.

VAIRA M ET AL. 2012. Categorización del estado de conservación de los anfibios de la República Argentina. *Cuad Herpetol* 26: 131-159.

WATSON DM. 2002. A conceptual framework for studying species composition in fragments islands and other patchy ecosystems. *J Biogeogr* 29: 823-834.

ZARACHO VH & ALVAREZ BB. 2005. Nuevos Registros de herpetozoos para el Parque Nacional Mburucuyá Corrientes Argentina. *Facena* 21: 135-136.

ZARACHO VH, CÉSPEDEZ JA, ÁLVAREZ BB & LAVILLA EO. 2012. Guía de campo para la identificación de los anfibios de la provincia Corrientes (Argentina). Fundación Miguel Lillo. Publicación especial, 181 p.

ZARACHO VH, INGARAMO MR, SEMHAN RV, ETCHEPARE E, ACOSTA JL, FALCIONE AC & ÁLVAREZ B. 2014. Herpetofauna de la Reserva Natural Provincial Isla Apipé Grande (Corrientes Argentina). *Cuad Herpetol* 28: 153-160.

APPENDIX

Species and registration numbers of all individuals deposited in the Colección Herpetológica de la Universidad Nacional del Nordeste (UNNEC), Corrientes, Argentina:

AMPHIBIA

Bufo*nidae*: *Rhinella diptycha*: UNNEC 13435; *Rhinella fernandezae*: UNNEC 13436; *Melanophryniscus atroluteus*: UNNEC 13437.

Hylidae: *Dendropsophus nanus*: UNNEC 13438; *Dendropsophus sanborni*: UNNEC 13053; *Boana pulchellus*: UNNEC 13439; *Boana raniceps*: UNNEC 13440; *Scinax nasicus*: UNNEC 13441; *Scinax fuscovarius*: UNNEC 13442; *Scinax squalirostris*: UNNEC 13443; *Scinax similis*: UNNEC 13444; *Ololygon berthae*: UNNEC 13445; *Lysapsus limellum*: UNNEC 13446.

Phyllomedusidae: *Pithecopus azureus*: UNNEC 13447.

Leptodactylidae: *Leptodactylus latinasus*: UNNEC 13448; *Leptodactylus latrans*: UNNEC 13449; *Leptodactylus chaquensis*: UNNEC 13450; *Leptodactylus gracilis*: UNNEC 13451;

JOSÉ M. PIÑEIRO et al.

HERPTILES OF ROCKY OUTCROPS OF ARGENTINA

Pseudopaludicola falcipes: UNNEC 13452;
Physalaemus albonotatus: UNNEC 13453;
Physalaemus riograndensis: UNNEC 13454;
Odontophrynidae: *Odontophrynus americanus*:
 UNNEC 13455.

Microhylidae: *Elachistocleis bicolor*: UNNEC
 13456.

REPTILIA

Phyllodactylidae: *Homonota taragui*:
 UNNEC 11280.

Teiidae: *Ameivula sp.*: UNNEC 13457; *Teius
 ocellatus*: UNNEC 13458; *Salvator merianae*:
 UNNEC 13459.

Gymnophthalmidae: *Cercosaura schreibersii*:
 UNNEC 13460.

Amphisbaenidae: *Amphisbaena kingii*:
 UNNEC 13461

Amphisbaena trachura: UNNEC 13462.

Diploglossidae: *Ophiodes aff. striatus*:
 UNNEC 13463.

Boidae: *Eunectes notaeus*: UNNEC 13464

Viperidae: *Bothrops alternatus*: U N N E C
 13465.

Colubridae: *Mastigodryas bifossatus*: UNNEC
 13466; *Tantilla melanocephala*: UNNEC 13467;
Atractus reticulatus: UNNEC 13468; *Oxyrhopus
 rhombifer*: UNNEC 13469; *Helicops infrataeniatus*:
 UNNEC 13470; *Hydrodynastes gigas*: UNNEC
 13471; *Erythrolamprus jaegeri*: UNNEC 13472;
Erythrolamprus poecilogyrus: UNNEC 12703;
Erythrolamprus semiaureus: UNNEC 13473;
Lygophis flavifrenatus: UNNEC 13474; *Lygophis
 anomalus*: UNNEC 13002; *Sibynomorphus
 turgidus*: UNNEC 13475; *Phalotris
 reticulatus*: UNNEC 13476; *Phalotris
 lemniscatus*: UNNEC 13477; *Philodryas aestiva*:
 UNNEC 13478; *Philodryas patagoniensis*:
 UNNEC 13479; *Philodryas agassizii*: UNNEC
 13480; *Taeniophallus occipitalis*: UNNEC 13481;
Thamnodynastes hypoconia: UNNEC 13482;
Xenodon dorbignyi: UNNEC 13483; *Xenodon
 merremii*: UNNEC 13484.

How to cite

PIÑEIRO JM, CAJADE R, HERNANDO AB, COURTIS A, INGARAMO MR
 & MARANGONI F. 2021. The isolated rocky outcrops of northeastern
 Argentina and their role on the herpetofauna conservation. An Acad
 Bras Cienc 93: e20190932. DOI

Manuscript received on August 13, 2019;
 accepted for publication on March 22, 2020

JOSÉ M. PIÑEIRO^{1,2}

<https://orcid.org/0000-0003-0270-2244>

RODRIGO CAJADE^{1,2}

<https://orcid.org/0000-0003-3614-2054>

ALEJANDRA B. HERNANDO²

<https://orcid.org/0000-0002-0321-8289>

AZUL COURTIS¹

<https://orcid.org/0000-0002-9121-0956>

MARÍA R. INGARAMO¹

<https://orcid.org/0000-0002-8722-7886>

FEDERICO MARANGONI³

<https://orcid.org/0000-0001-6242-9222>

¹Laboratorio de Herpetología, Departamento de Biología,
 Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura,
 Universidad Nacional del Nordeste (FACENA-UNNE),
 Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas
 (CONICET), Av. Libertad 5470, Corrientes, Argentina

²Fundación Amado Bonpland, San Juan
 1182, Corrientes, Argentina

³Departamento de Biología, Facultad de Ciencias
 Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad
 Nacional del Nordeste (FACENA-UNNE), Consejo
 Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas
 (CONICET), Av. Libertad 5470, Corrientes, Argentina

Correspondence to: José Miguel Piñeiro

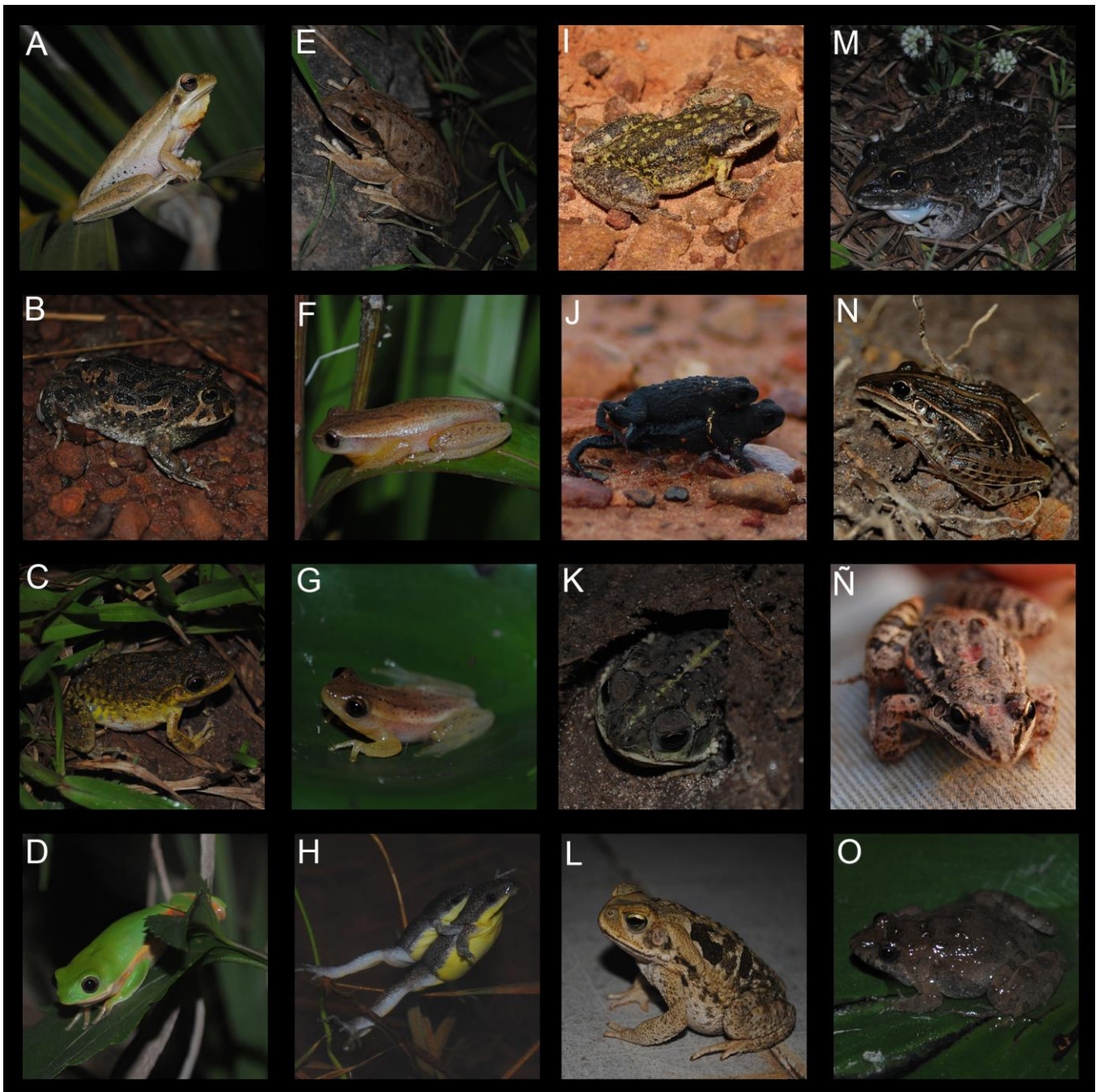
E-mail: pineiro_jm@hotmail.com

Author contributions

JMP and RC conceptualized the study, analyzed and interpreted
 the results. AH, AC, MRI and FM contributed on fieldwork and
 data analysis. JMP and RC wrote the manuscript with the
 contribution of all co-authors.



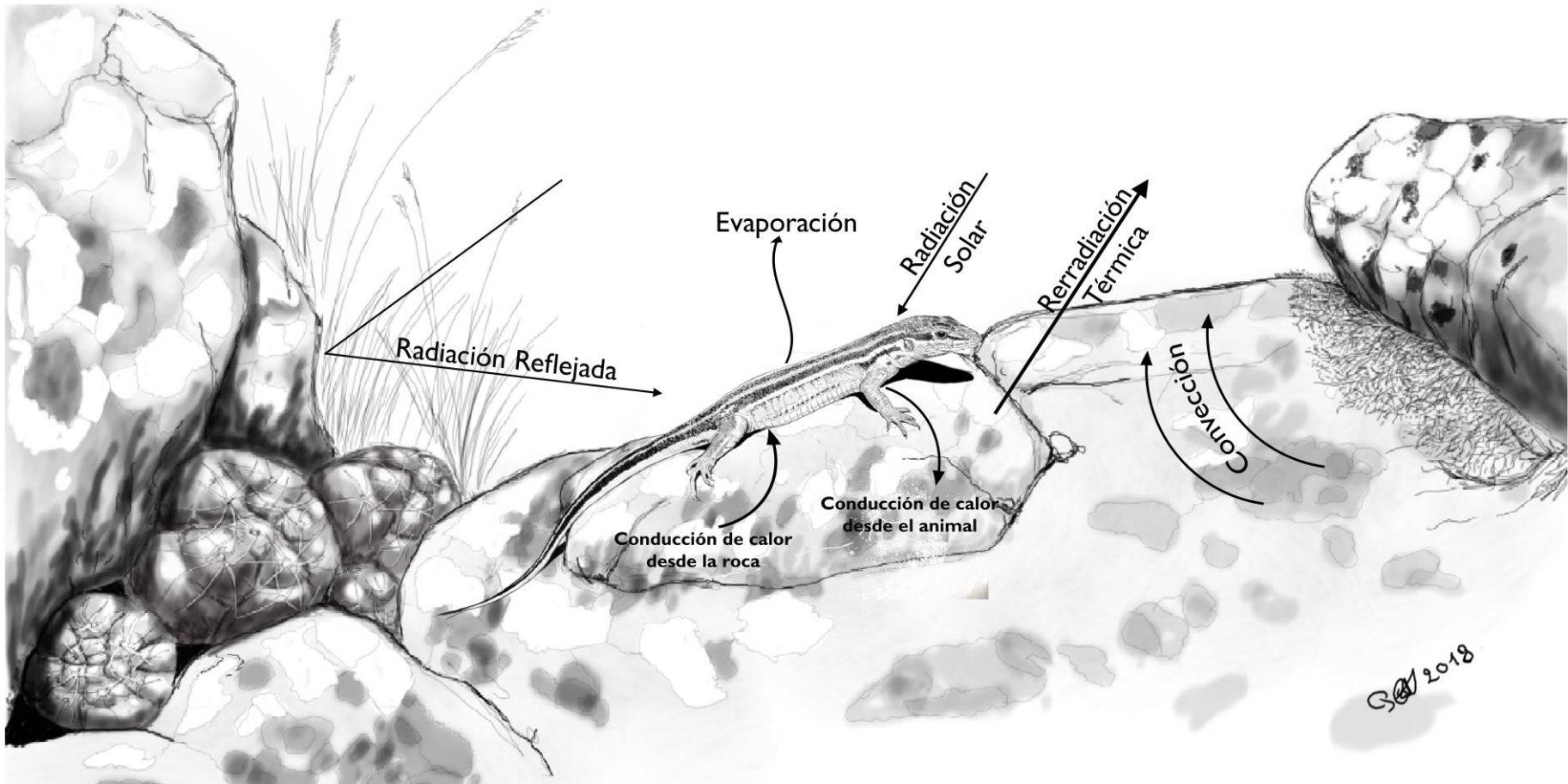
Anexo 2.II: Especies de anfibios presentes en los Inselbergs del Paraje Tres Cerros y su entorno. A: *Boana pulchellus*; B: *Odontophrynus americanus*; C: *Scinax fuscovarius* D: *Pithecopus azureus* E: *Boana raniceps* F: *Dendropsophus nanus* G: *Dendropsophus sanborni* H: *Elachistocleis bicolor* I: *Scinax similis* J: *Melanophryniscus atroluteus* K: *Rhinella fernandezae* L: *Rhinella diptycha* M: *Leptodactylus chaquensis* N: *Leptodactylus gracilis* Ñ: *Leptodactylus latinasus* O: *Pseudopaludicola falcipes*



Anexo 2.III: Especies de reptiles presentes en los Inselbergs del Paraje Tres Cerros y su entorno. A: *Homonota taragui*; B: *Ameivula* sp; C: *Teius oculatus*; D: *Aspronema dorsivittata*; E: *Ophiodes aff. Striatus*; F: *Salvator merianae*; G: *Erythrolamprus jaegeri*; H: *Lygophis anomalus*; I: *Phalotris reticulatus*; J: *Oxyrhopus rhombifer*; K: *Bothrops alternatus*; L: *Atractus reticulatus*; M: *Sibynomorphus turgidus*; N: *Philodryas agassizii*; Ñ: *Lygophis flavifrenatus*; O: *Erythrolamprus poecilogyrus*.



Anexo 2.IV: Esquema representativo de la utilización del microhábitat rocoso por parte de un reptil.



CAPÍTULO III

Ecología



“TIEMPO DEL AGUA”

Macho y hembra de *Melanophryniscus atroluteus* desplazándose al sitio de reproducción, luego de intensas lluvias.

3.1. INTRODUCCIÓN

3.1.1. Variación en el tamaño corporal

Las características morfológicas de un organismo tienen grandes implicancias en la vida de los mismos y en su relación con el entorno. El tamaño corporal es quizás el rasgo más importante y con mayor intervención a lo largo de su ciclo de vida (Atkinson, 1994; Woodward et al., 2005; White et al., 2007). Esto se debe a que el tamaño corporal está relacionado con la aptitud física de un animal, por su estrecha asociación con la longevidad, la fecundidad, la tasa metabólica y la tolerancia al estrés ambiental, entre otros (Calder, 1984; Schmidt-Nielsen, 1984). Es por ello que su estudio y comprensión resulta esencial para el análisis evolutivo de gran parte de las características morfológicas y fisiológicas.

Un gran número de trabajos han demostrado que el incremento del tamaño corporal otorga ventajas sobre la eficacia biológica (Crump, 1974; Howard, 1978; Prado et al., 2000; Camargo et al., 2005). La evidencia es clara en señalar la existencia en la selección sexual del favoritismo, por parte de las hembras, de un tamaño corporal grande en machos de muchas especies. Sin embargo, esto no implica que en otros casos se produzca la selección sexual de individuos con tamaño corporal pequeño, y de hecho se ha discutido bastante sobre los costos y beneficios de presentar uno u otro tipo de tamaño corporal. Por ejemplo, Blanckenhorn (2000), ha sugerido que los costos de poseer un tamaño grande se relacionan con: la viabilidad en juveniles debido a un desarrollo largo y/o un crecimiento rápido; la viabilidad en juveniles y adultos debido a depredación, parasitismo o inanición debido a la agilidad reducida, detectabilidad aumentada, mayores requerimientos de energía, estrés térmico, osmótico y/o costos intrínsecos de la reproducción; la disminución del éxito reproductivo en machos grandes debido a su agilidad reducida y/o sus altos requerimientos energéticos; y por último, la disminución del éxito reproductivo de hembras y machos grandes debido a la reproducción tardía. Por otro lado, un tamaño pequeño contiene una gran variedad de ventajas ecológicas, el aumento principalmente del hábitat y la disponibilidad de alimentos, lo que lleva a un aumento de la densidad poblacional. El tamaño corporal reducido es positivamente beneficioso en términos nutricionales, sobre todo para un animal ectotérmico como un anfibio. Probablemente pasan menos tiempo en búsqueda de alimento, ya que necesitan menos energía, por lo que sus requerimientos

nutricionales son rápidos y fáciles de suplir y por lo tanto pueden reproducirse antes (Blanckenhorn, 2000; Clarke, 1996).

Los anuros, así como el resto de los anfibios, son vertebrados que se caracterizan por presentar un ciclo de vida bifásico. Así, la primera etapa está representada por una fase vital de crecimiento y desarrollo acuático, seguida por una fase terrestre de crecimiento y reproducción (Duellman & Trueb, 1986). Si bien la fase de crecimiento larvario (acuático) representa escasamente un 0.1-6 % del total de crecimiento del tamaño medio adulto (Werner, 1986), numerosos estudios han demostrado las implicancias que tiene el tamaño alcanzado en la metamorfosis, sobre el crecimiento post-metamórfico y el tamaño adulto (Halliday & Verrell, 1988; Hemelaar, 1998; Smirina, 1994; Sinsch et al., 2010). Durante la etapa de vida terrestre (Juvenil-adulta), los anuros muestran un patrón de crecimiento indeterminado, con un crecimiento continuo, que se ansiotiza una vez alcanzada la madurez sexual (Hemelaar, 1998; Smirina, 1994; Halliday & Tejedo, 1995). Los factores ambientales y/o genéticos que influye sobre las tasas de desarrollo y crecimiento, así como su grado de intensidad, han sido ampliamente demostrados (Räsänen et al., 2003; Gomez-Mestre & Tejedo, 2003; Boone, 2005; Marangoni & Tejedo, 2008). Gracias a ello, hoy es sabido que las diferencias encontradas en el tamaño adulto son, en la mayoría de los casos, dependientes de estos factores que ocasionan variaciones en el patrón de crecimiento entre la fase post-metamórfica y la madurez reproductiva (por ej. Halliday & Verrell, 1988; Esteban & Sanchiz, 2000).

La variación en el tamaño corporal adulto de los anuros puede darse también como respuesta a distintas condiciones ambientales en gradientes climáticos y geográficos, generando patrones de variación en el tamaño del cuerpo adulto, tanto dentro y entre poblaciones de una misma especie. Dentro de estos factores podemos destacar la disponibilidad de alimento, la depredación, el hidroperíodo y las condiciones ambientales mediadas geográficamente (Blanckenhorn, 2000; Caldwell, 1996; Semlitsch & Wilbur, 1988; Stillwell & Davidowitz, 2010). Así mismo, en algunos casos esta variación produce una intensidad de cambios que favorece los procesos de especiación (Smith & Lyons, 2013). En consecuencia, uno de los principales objetivos para biólogos evolutivos y sistemáticos, es la detección y descripción de estos patrones de variación intraespecíficos y la inferencia de los procesos que ayuden a entenderlos (Cracraft, 1989), que en última instancia, pueden desembocar en la formación de nuevas especies (Endler, 1977; Foster & Endler, 1999).

3.1.2. Estructura de edades y dimorfismo sexual en el tamaño corporal (SSD)

Como se ha mencionado anteriormente, el tamaño corporal es importante para determinar los rasgos de historia de vida para muchos organismos. En este sentido, podemos encontrar organismos con crecimiento determinado y otros con crecimiento indeterminado. En aquellos que poseen crecimiento determinado, los individuos dejan de crecer después de la madurez sexual. Contrariamente, en aquellos con crecimiento indeterminado, los individuos continúan creciendo durante toda su vida. Este es el caso de los taxones de vertebrados ectotérmicos como peces, anfibios y reptiles. Sin embargo, el inicio de las actividades de cría se acompaña de una fuerte disminución de la tasa de crecimiento; la edad de madurez representa un compromiso entre la fecundidad, el tiempo de desarrollo y supervivencia. Es en este momento, en que se puede apreciar cambios en la distribución de los recursos, lo que provoca una asíntota en las curvas de crecimiento, por las demandas nutricionales de otras actividades vitales. Así, conocer las tasas de crecimiento juveniles hasta la madurez de un anuro, como la edad de maduración, longevidad, el tiempo de vida reproductivo entre la edad de madurez y la longevidad, y la estructura de edades, contribuye a nuestra comprensión de sus parámetros demográficos poblaciones desde una perspectiva ecológica, de desarrollo ontogenético y evolutivo (Hasumi, 2010). Sobre todo, cuando variaciones en este patrón de crecimiento, y cualquier cambio que se produzca en los parámetros mencionados, pueden promover una variación del tamaño adulto intra o interpoblacional.

A nivel intrapoblacional el dimorfismo sexual en el tamaño corporal o SSD (Por sus siglas en inglés *Sexual Size Dimorphisms*) está muy extendido entre las distintas especies. Las diferencias en tamaño y/o forma entre sexos podrían ser causa de la selección sexual o bien como resultado de diferencias ecológicas. De acuerdo con la hipótesis de la selección sexual, el dimorfismo surge de la competencia por la pareja y se atribuye a la diferencia sexual en los roles reproductivos (Seglie et al., 2010). En general, en los anuros, las hembras son más grandes que los machos, probablemente como consecuencia de la asignación diferencial de recursos. En la mayoría de las especies, las hembras asignan la mayor parte de su esfuerzo reproductivo a producir gametos, relativamente grandes y menor cantidad, por lo tanto, el tamaño de la hembra tiene un efecto positivo y constante sobre su potencial esfuerzo reproductivo. Los machos, en cambio, asignan la mayor parte de su esfuerzo reproductivo a la búsqueda

de un gran número de parejas, a participar en actividades de competencia y de cortejo intra-machos, además de poseer gametos microscópicos y en grandes cantidades. Por lo tanto, la intensidad de la presión selectiva sobre el tamaño del macho depende principalmente de la ventaja del tamaño ganado en la competencia intra-sexual. El dimorfismo sexual en muchas especies de anfibios se refleja en las diferencias en las estructuras de edades entre los sexos, que resultan de las variaciones en las tasas de crecimiento, desarrollo y mortalidad. Por lo tanto, los datos de historia de vida son esenciales para la interpretación de SSD (Seglie et al. 2010), y entender los mecanismos próximos que determinan estas variaciones, nos permiten tener mayores herramientas enfocadas a la conservación de las especies de anuros, las cuales sufren en la actualidad unos de los mayores declives de la historia a nivel mundial (Blaustein & Wake, 1990; Stuart et al., 2004).

3.1.3. En base a lo expuesto anteriormente, este capítulo tiene como *objetivos*:

- A- Describir la variación del tamaño adulto a nivel inter e intra-específica y entre diferentes ambientes, de las especies de anfibios de los inselbergs del Paraje Tres Cerros.
- B- Determinar la presencia de dimorfismo sexual en todas las especies representadas en los inselbergs.
- C- Estimar los parámetros demográficos de: edad, estructura de edades, edad inicial de madurez sexual, longevidad, y esperanza de vida reproductiva, de las tres especies de anfibios más representadas en los inselbergs del Paraje Tres Cerros, *Scinax fuscovarius*, *Odonthophrynus americanus* y *Melanophryniscus atroluteus*.
- D- Inferir si existe una correlación a nivel intra-específico entre las tasas de crecimiento y edad de madurez sexual, con la existencia de dimorfismo sexual en las tres especies más representadas.
- E- Analizar las implicaciones de la variación en las tasas de crecimiento y los parámetros demográficos estudiados, para comprender las diferencias en el tamaño adulto de estos anfibios.

3.2. METODOLOGÍA

3.2.1. Muestreo de anuros

Los métodos utilizados para la captura de especímenes fueron trampas de caídas y refugios artificiales de chapa cartón. Ambos fueron distribuidos de manera equitativa en los distintos ambientes presentes en los inselbergs incluidos en la Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros (RNPPTC). Los individuos colectados fueron identificados a nivel de especie y sexados, para poder examinar la presencia de dimorfismo sexual (ver capítulo I).

Para cumplir los objetivos propuestos para este capítulo se utilizaron las especies más representadas en el área de estudio (ver capítulo II), que fueron *Scinax fuscovarius*, *Odonthophrynus americanus* y *Melanophryniscus atroluteus*. Otro criterio utilizado para la selección de éstas tres especies, además de su abundancia, fueron los estudios esqueletocronológicos previos realizados en *O. americanus* y *M. atroluteus* en la Selva Paranaense, por un grupo de trabajo cercano (Gangenova, 2018; Marangoni & Baldo, en preparación).

Para el caso de *Melanophryniscus atroluteus* se utilizaron, además de las capturas realizadas en trampas de caídas y chapas de cartón (ver capítulo I), individuos capturados en núcleos reproductivos formados el 19/08/2015 y 27/8/17. Estos se encontraban en charcas temporales de 10 a 20 cm de profundidad aproximadamente, formadas después de intensas lluvias (29°6'28.8"S 56°55'22.8"O). Los individuos capturados en amplexos en estos grupos reproductivos fueron separados por sexo, posteriormente fueron pesados y medidos, siguiendo el mismo procedimiento utilizado para los especímenes capturados en trampas de caída y refugios chapa de cartón (ver capítulo I). Antes de ser liberados en el sitio donde fueron capturados, se les amputó el dedo III de la extremidad anterior derecha, para ser utilizado en análisis esqueletocronológico. En el caso de los individuos capturados en las trampas de caída y refugios, se utilizaron los dedos cortados en la técnica de identificación individual que se utilizó para el estudio de marca-recaptura (ver capítulo I).

Para poder obtener el tamaño y peso en metamorfosis (T_0 , von Bertalanffy 1938, ver seguidamente) y así estimar el patrón de crecimiento, se colectaron puestas de *Scinax fuscovarius* (29/1/17), *Odonthophrynus americanus* (24/06/2017) y *Melanophryniscus atroluteus* (27/8/17) en charcas temporales formadas después de copiosas lluvias en el área de estudio. Las puestas fueron colocadas en recipientes

plásticos y llevadas al laboratorio. Los huevos se encontraban en general en estadios inferiores a 20 según Gosner 1960. Luego de eclosionar, alcanzado el estadio 26G (Gosner, 1960) los renacuajos fueron alimentados semanalmente con hojas de lechuga hervida y alimento comercial para peces *ad libitum*. Todas las especies se mantuvieron a una densidad y temperatura constante y un fotoperiodo 12:12. Una vez que se producía la reabsorción de la cola, es decir cuando llegaban a un estadio entre 45-46 Gosner, fueron medidos y pesados. En total se obtuvieron datos de 24 metamórficos de *Scinax fuscovarius*, 10 de *Odonthophrynus americanus* y 36 de *Melanophryniscus atroluteus*, los cuales fueron utilizados en los análisis de patrones de crecimiento.

3.2.2. Medidas morfométricas

Las medidas morfométricas que se utilizaron fueron: longitud total del cuerpo, desde la punta del hocico hasta la cloaca (LHC); ancho máximo de la cabeza (AC), medido por detrás de los ojos; longitud tibio-fíbula (TF) (Fig. 3.1). El peso se tomó mediante una balanza digital portátil de 500g con una precisión de ± 0.01 gr. Las medidas morfométricas se tomaron mediante un calibre digital con precisión ± 0.01 mm. En todos los casos, las mediciones fueron realizadas por un único observador.

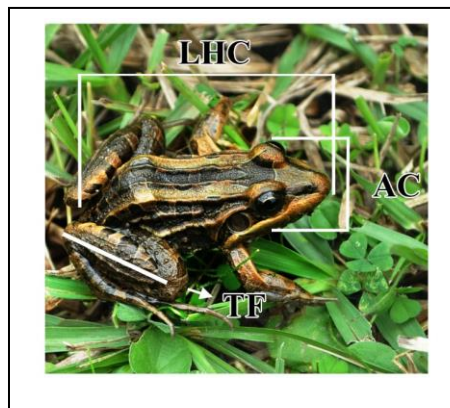


Figura 3.1. Medidas morfométricas registradas. LHC: Longitud total del cuerpo. TF: Longitud tibio-fíbula. AC: Ancho máximo de la cabeza.

3.2.3. Técnica de esqueletocronología

El marcaje de los individuos capturados a partir de la amputación de dedos (ver capítulo I) permitió individualizar a cada espécimen y obtener además material para la aplicación de la técnica esqueletocronológica. Así, los dedos obtenidos fueron colocados en formol al 10% dentro tubos Eppendorf debidamente rotulados. Para la estimación de las edades de los individuos se aplicó la técnica esqueletocronológica, que se basa en la presencia de marcas de crecimiento depositados en el esqueleto, las cuales siguen un patrón cíclico y pueden ser visualizadas y contadas en secciones transversales del hueso. La metodología siguió los procedimientos histológicos empleados por Castanet (1982), Castanet & Simirina (1990). Cada dedo fue lavado en agua durante 30 minutos y luego descalcificado en ácido nítrico al 5% durante una noche. Una vez descalcificados, los dedos fueron puestos en tubos Eppendorf con agua destilada y agitados para eliminar restos del ácido. Posteriormente, los dedos se colocaron en canastas o cassettes (Fig. 3.2A) y fueron deshidratados en una serie alcohólica creciente, pasando por diferentes concentraciones (Alcohol 70%, 80%, 96%, 100%), permaneciendo 30' en cada una (Fig. 3.2B). Finalizado esto, fueron colocados en Xilol 15', luego en Parafina/Xilol 30' y finalmente en Parafina 30'. Posteriormente los dedos fueron embebidos en parafina finalizando con el armado de "taco" o "molde" (Fig. 3.2C).

El siguiente paso fue el de cortar los tacos de parafina. Los cortes fueron realizados con un micrótopo de rotación tipo Spencer marca Arcano, modelo RTM-30 a 14-16 μm (Fig. 3.2D). Los cortes fueron colocados en portaobjetos, previamente pincelados con Albúmina de Mayer (Fig. 3.2E). Seguidamente fueron observados con un microscopio óptico Arcano XSZ 100 BN, con el objetivo de seleccionar las secciones con los mejores cortes. Realizado esto, fueron llevados a estufa 24h para desparafinar. Transcurrido el tiempo en estufa, los cortes fueron colocados en cubetas de tinción (coplin) donde pasaron sucesivamente por Xilol (30'), Alcohol 100% (10'), 96% (30'), 80% (10'), 70% (10'). Seguidamente, los cortes fueron colocados en agua destilada 5' y luego cada sección fue teñida con Hematoxilina-Eosina por 10' (Fig. 3.2B). Finalizada la tinción se realizó un enjuague con agua corriente. Por último, se realizó el pasaje de los cortes por Alcohol 70%, 80%, 96%, 100% y Xilol, para finalmente terminar el montaje con bálsamo de Canadá.

Los preparados fueron observados y las mejores secciones obtenidas (aquellas con la menor cavidad medular y la mayor cantidad de periostio) fueron fotografiadas usando un microscopio óptico Leica Modelo DM500 y el software Leica LEAD Technologies Inc.V1.01 (Fig. 3.2F y 3.2G).

Mediante la esqueletocronología podemos observar distintos tipos o categorías de marcas de crecimiento en el hueso: Zonas, Annuli y LAGs. Este trabajo se centró en el reconocimiento de las líneas de detenimiento del crecimiento o LAGs (Por sus siglas en inglés *Lines of Arrested Growth*), que son aquellas que se depositan en los periodos donde la osteogénesis se detiene casi o completamente, asociadas a momentos de inactividad como letargo o hibernación (Castanet & Smirina, 1990; Sinsch, 2015).

En un primer paso de los análisis, se registró la presencia/ausencia de línea de metamorfosis (LM), reconocida por ser el límite entre el hueso endosteal y el periosteo, siendo en este último donde contaremos las LAGs que se observan. La presencia de la LM garantiza que en el proceso de remodelación, la absorción ósea, no ha degradado ninguna de las LAGs más internas. Es decir, aquellas que se formaron en los primeros años de vida de un individuo. Esto, en el caso de darse, podría llevarnos a una subestimación de la edad.

Seguidamente, se identificó las líneas de detenimiento del crecimiento (LAGs). El número de LAGs visible en cada sección de falange fue evaluado por dos personas de forma independiente. En aquellas secciones que no presentaron un remanente de la LM, estimamos el grado de reabsorción siguiendo los análisis osteométricos de Sagor et al. (1998) y Tomasevic et al. (2008). Para identificar los posibles casos de reabsorción de alguna de las LAGs, los diámetros de las líneas más internas y las segundas líneas visibles (basados siempre en el promedio de las dos secciones por individuo), fueron proyectados sobre una distribución de frecuencias. Se consideró que una falange presentaba reabsorción de la primera LAG cuando los diámetros de la línea más interna visible fueron superiores al valor medio de la distribución de la primera LAG más dos desviaciones estándar.

En un segundo paso, distinguimos las líneas de crecimiento anuales (LAGs sensu stricto) de aquellas no-anales. Sobre las imágenes obtenidas se realizaron las mediciones del diámetro en micras de cada sección, utilizando el programa Image-Pro Plus V4.5 (Fig. 3.3). Se midieron los ejes perpendiculares mayor y menor de cada sección siguiendo los métodos de Hemelaar (1988) y se consideró el diámetro de cada sección como el valor medio de ambos ejes. Este procedimiento fue realizado en dos

secciones de falange por individuo, utilizando el valor promedio de las dos imágenes como diámetro.

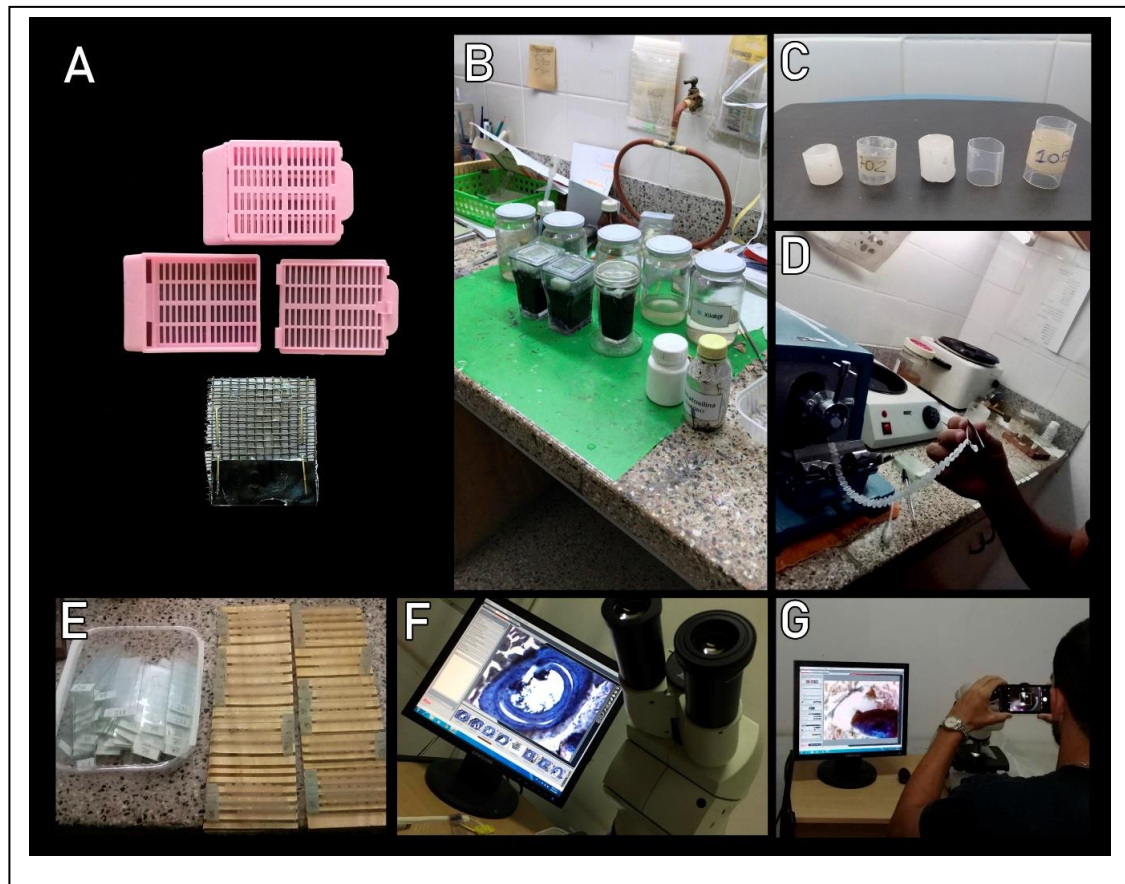


Figura 3.2. Técnica esqueletocronológica. A: cassetes y “canasta” utilizadas. B: Coplins y frascos utilizados en la serie de pasajes para deshidratación, inclusión, desparafinado y, posterior tinción y montaje. C: moldes y tacos con los dedos incluidos en parafina. D: cortes realizados con micrótopo. E: cortes colocados en portaobjetos y seleccionados. F, G: Revisión y fotografiado de preparados en microscopio.

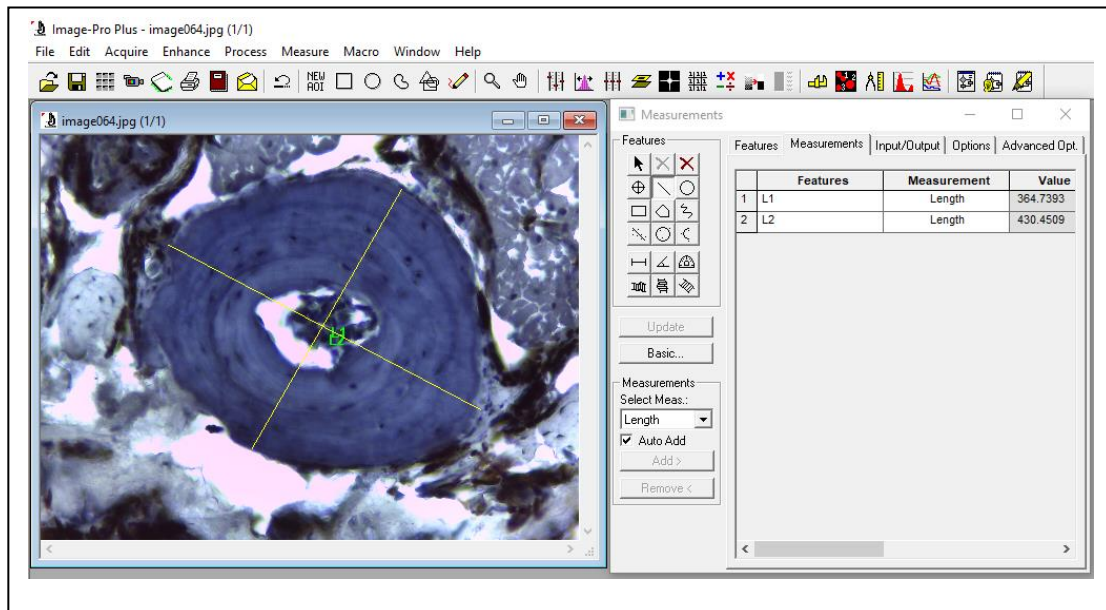


Figura 3.3. Medición de las secciones en el software Image-Pro Plus. En líneas amarillas los ejes mayor y menor.

3.2.4. Análisis de datos

Durante el análisis de datos se procedió a la transformación logarítmica de todas las variables, en orden de alcanzar la normalidad y homogeneidad de la varianza (test de Shapiro-Wilk y Levene). Se realizaron análisis multi y univariados de la varianza (MANOVAs y ANOVAs) para testear las diferencias en el tamaño corporal, longitud hocico-cloaca (LHC) longitud tibia-fíbula (TF), ancho de la cabeza (AC) y peso corporal (Peso) entre SEXOS, entre CERROS y entre ESPECIES dentro de CERROS. Las medias fueron comparadas utilizando a posteriori el test de Scheffé para comparaciones múltiples. Para el análisis del dimorfismo sexual, en forma complementaria a los análisis de variancia, se calculó el índice de dimorfismo sexual (SDI), por sus siglas en inglés, sexual dimorphism index, siguiendo a Lovich & Gibbons (1992): $SDI = \text{tamaño medio}_{\text{sexo mayor}} / \text{tamaño medio}_{\text{sexo menor}}$, con el resultado definido arbitrariamente como positivo cuando las hembras son más grandes que los machos y negativas cuando los machos son más grandes.

Para analizar la relación existente entre la LHC y Peso, como variables independientes, con el Diámetro del hueso (DH) se realizaron regresiones lineales simples.

Todos los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico Statistica 10 (Statsoft Inc., 2011). Utilizamos un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$.

Para el análisis comparativo de las características morfológicas entre sexos, parámetros relacionados con la edad y patrones de crecimiento, solo se consideraron aquellas especies mejores representadas a lo largo de todo el periodo de estudio (*Scinax fuscovarius*, *Odonthophrynus americanus* y *Melanophryniscus atroluteus*). El dimorfismo sexual fue analizado en todas aquellas especies capturadas donde el tamaño de la muestra por cada sexo superaba los 10 individuos.

3.2.5. Parámetros relacionados con la edad

Analizamos las medidas de tendencia central (media, moda y mediana) y de dispersión (valor mínimo y máximo, y desvío estándar). La edad de madurez sexual (EMS) fue estimada de dos modos diferentes, considerando que todos los individuos de *S. fuscovarius* y *O. americanus* fueron en trampas de caída o refugios, sin embargo, en *M. atroluteus* también se capturaron individuos en amplexus en núcleos reproductivos. En el caso de estos últimos, la EMS se determinó como la menor edad representada en el histograma de frecuencias, mientras que en los individuos colectados por medio de las trampas y refugios la EMS se determinó analizando el patrón de crecimiento óseo siguiendo el método de Smirina (1994). Utilizar este método es posible dado a que la tasa de crecimiento óseo en los anfibios disminuye después de alcanzar la EMS, momento en que los recursos son redistribuidos del crecimiento hacia la reproducción, y se puede observar en los cortes transversales del hueso cómo los anillos de crecimiento disminuyen de grosor coincidiendo con el momento de alcanzar la EMS (Smirina, 1994). La longevidad fue estimada como el valor máximo de edad encontrado en cada sexo y la esperanza de vida reproductiva potencial (PRLS, por sus siglas en inglés *Potential Reproductive Lifespan*) como el lapso de tiempo comprendido entre el momento de la madurez sexual y la edad máxima observada en la muestra.

3.2.6. Patrones de crecimiento

Para analizar el patrón de crecimiento utilizamos el modelo crecimiento de von-Bertalanffy (von Bertalanffy, 1938) siguiendo a Beverton & Holt (1957): $LHC_t = LHC_{max} \cdot (1 - e^{-k \cdot (t - t_0)})$, donde LHC_t es el LHC esperado o promedio en el momento (o edad) t , LHC_{max} es el asintótico LHC promedio máximo, k es el coeficiente de tasa de crecimiento, que describe la forma de la curva y t_0 es el tiempo o la edad cuando el LHC promedio era cero, o sea la edad de metamorfosis. Un alto valor de k indica que

LHC_{max} se logrará pronto, a expensas de un menor tamaño corporal comparado con especies con un valor de k menor.

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Tamaño corporal y dimorfismo sexual de las especies de anfibios de los inselbergs

Se analizaron un total de 225 individuos pertenecientes a 13 especies, incluidas en 5 familias (Bufonidae, Hylidae, Leptodactylidae, Odontophrynidae, Microhylidae). En el Anexo 3.I se muestra la estadística descriptiva de las variables morfológicas analizadas en machos, hembras y juveniles de todas las especies en estudio.

De las 13 especies colectadas solo fue posible estimar el dimorfismo sexual 5 de ellas, donde el número de individuos fue superior a 10 en cada uno de los sexos. Estas fueron, las tres especies más representadas, *Scinax fuscovarius*, *Odontophrynus americanus* y *Melanophryniscus atroluteus* (ver seguidamente), además de *Leptodactylus latinasus*, donde se encontró diferencias significativas entre sexos tanto para en el LHC como en el Peso de cuerpo (LHC: $F_{1, 25} = 5.370$; $P = 0.029$; Peso: $F_{1, 25} = 5.176$; $P = 0.032$), y *Pseudopaludicola falcipes* donde no se observó presencia de dimorfismo sexual (LHC: $F_{1, 19} = 0.290$; $P = 0.596$; Peso: $F_{1, 19} = 0.0001$; $P = 0.992$). A diferencia de la mayoría de las especies, los machos de *L. latinasus* presentaron tamaños corporales superiores a la de las hembras (SDI-LHC: -1.086, SDI-Peso: -1.270) (Anexo 3.I).

3.3.2. Análisis de las tres especies más representada de los inselbergs: *Scinax fuscovarius*, *Odonthophrynus americanus* y *Melanophryniscus atroluteus*

Se analizaron un total de 123 individuos adultos, pertenecientes a tres especies (*S. fuscovarius*, *O. americanus* y *M. atroluteus*). El MANOVA demostró que existen diferencias interespecíficas en el tamaño corporal (Factor ESPECIE), independiente del factor CERRO, como cuando se analiza esta variación dentro de cada cerro (ESPECIE anidado dentro de CERRO) (Tabla 3.I).

Tabla 3.I. Resultados del MANOVA considerando las cuatro variables morfológicas estudiadas: longitud total del cuerpo, longitud tibio-fíbula, ancho de la cabeza y peso corporal.

Fuente	λ de Wilks	F	P
Cerro	0.9660	0.87	0.4853
Especie	0.0006	86.43	<0.0001
Especie(Cerro)	0.5464	2,73	<0.0001
Sexo(Especie)	0.7703	0.96	0.5256

Los ANOVAs univariantes mostraron que el factor ESPECIE, independientemente del factor CERRO, tuvo efectos significativos sobre el LHC, TF, AC y en el peso (Tabla 3.II). Se observó una ausencia de dimorfismo sexual (SEXO anidado dentro de ESPECIE), en todas las variables morfológicas analizadas en las tres especies (Tabla 3.II, Fig. 3.4). Tampoco se observó un efecto del factor CERRO, sobre la morfología de las especies.

Tabla 3.II. Resultados de ANOVAs univariantes para las variables morfológicas, longitud total del cuerpo, peso, longitud tibio-fíbula y ancho de la cabeza, para las especies analizadas.

	Fuente	gl	F	P
LHC	Cerro	1	0.08	0.7745
	Especie	3	74.3	<0.0001
	Especie(Cerro)	3	1.90	0.1344
	Sexo(Especie)	4	0.68	0.6106
	Error	90		

	Fuente	gl	F	P
TF	Cerro	1	0.12	0.7338
	Especie	3	225.4	<0.0001
	Especie(Cerro)	3	1.65	0.1833
	Sexo(Especie)	4	1.21	0.3121
	Error	90		

	Fuente	gl	F	P
AC	Cerro	1	0.38	0.5402
	Especie	3	169.9	<0.0001
	Especie(Cerro)	3	0.27	0.8439
	Sexo(Especie)	4	0.56	0.6894
	Error	90		

	Fuente	gl	F	P
Peso	Cerro	1	3.32	0.0716
	Especie	3	79.79	<0.0001
	Especie(Cerro)	3	2.44	0.0690
	Sexo(Especie)	4	0.83	0.5081
	Error	90		

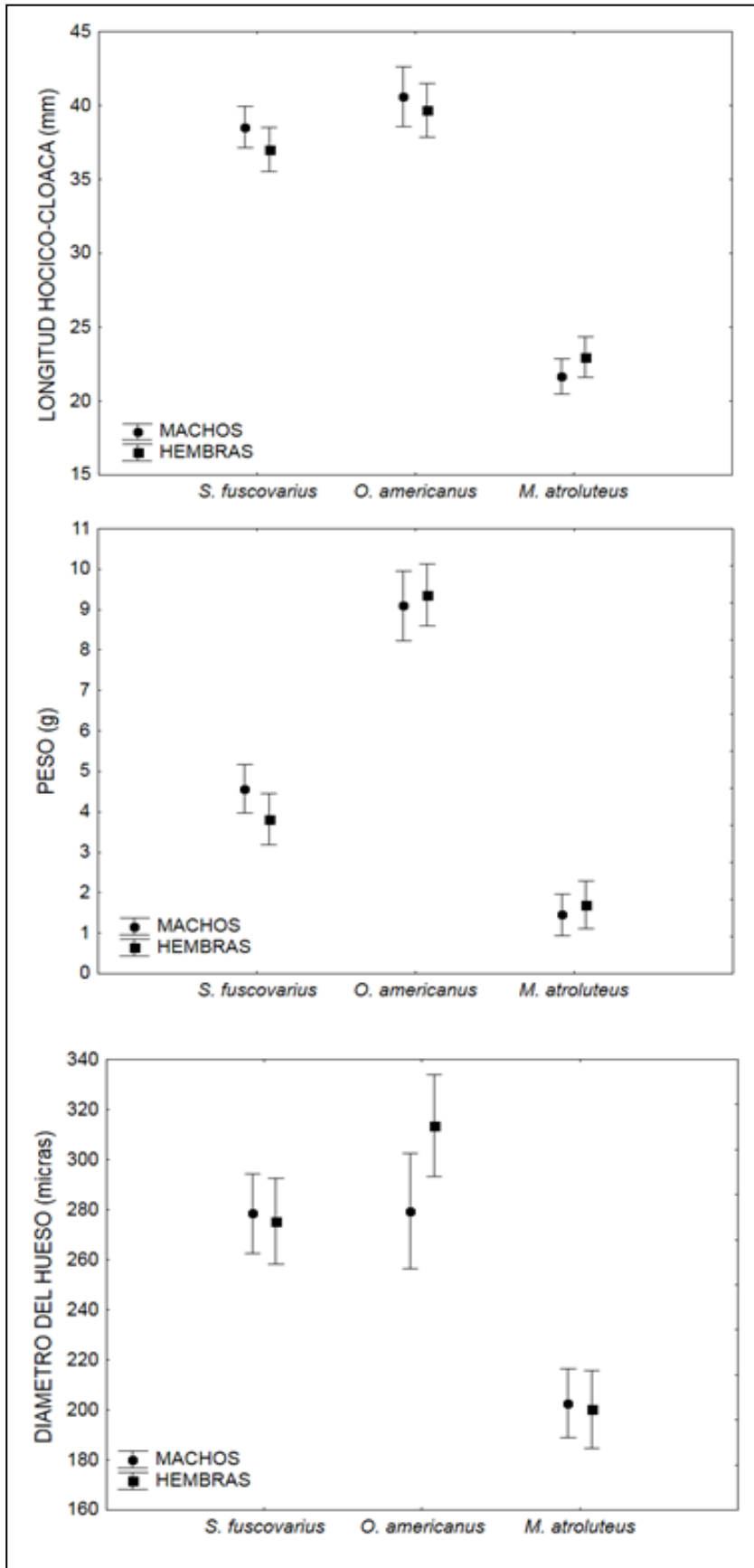


Figura 3.4. Comparación de la LHC y el peso entre macho y hembras de las tres especies analizadas.

Complementariamente a los análisis de varianza que demuestran la ausencia de dimorfismo sexual (Tabla 3.II, Fig. 3.4) cuando se consideran solo los individuos capturados en trampas de caída o refugios, las ANOVAs realizados en *M. atroluteus* que fueron capturados en amplexo en núcleos reproductivos, muestran una diferencia sexual en el tamaño corporal significativa (Tabla 3.III). Los valores del índice de dimorfismo sexual (SDI) no distan de valores cercano a 1 (lo cual muestra una equidad en los tamaños en ambos sexos). Los valores negativos para LHC, Peso y DH en *S. fuscovarius*, para LHC en *O. americanus* y para el DH en *M. atroluteus*, muestran que los machos fueron más grandes que las hembras en estas variables, mientras que las hembras fueron más grandes que los machos en las restantes variables estudiadas (Tabla 3.III).

Tabla 3.III. Valores medios \pm DE de la longitud hocico-cloaca (LHC), peso y diámetro del hueso (DH) de machos y hembras de *Scinax fuscovarius*, *Odontophrynus americanus* y *Melanophryniscus atroluteus* de los inselbergs de Paraje Tres Cerros. SDI = índice de dimorfismo sexual. El tamaño de la muestra se proporciona entre paréntesis.

<i>Scinax fuscovarius</i>				
	Machos (n=23)	Hembras(n=20)	<i>p</i>	SDI
LHC	38.54 \pm 4.92	37.02 \pm 4.47	0.299	-1.04
PESO	4.57 \pm 1.86	3.82 \pm 1.37	0.148	-1.2
DH	278.51 \pm 48.01	275.33 \pm 54.41	0.428	-1.01
<i>Odontophrynus americanus</i>				
	Machos (n=11)	Hembras(n=14)	<i>p</i>	SDI
LHC	40.57 \pm 4.31	39.68 \pm 3.19	0.553	-1.02
PESO	9.09 \pm 2.49	9.36 \pm 2.21	0.777	1.03
DH	279.33 \pm 46.76	313.54 \pm 41.57	0.066	1.12
<i>Melanophryniscus atroluteus</i>				
	Machos(n=30)	Hembras(n=23)	<i>p</i>	SDI
LHC	21.68 \pm 1.51	22.68 \pm 1.33	0.002	1.04
PESO	1.45 \pm 0.64	1.70 \pm 0.65	0.009	1.17
DH	202.69 \pm 19.84	200.19 \pm 21.09	0.654	-1.01

3.3.3. Análisis óseo

Los ANOVAs, mostraron en concordancia con el tamaño corporal que no existen diferencias significativas en el diámetro del hueso entre machos y hembras (Tabla 3.III).

El análisis de la relación entre el tamaño corporal (LHC y Peso) y el diámetro del hueso (DH), arrojó que solo fue estadísticamente significativa en machos de *S. fuscovarius* entre el LHC vs DH. El DH tuvo una relación negativa con la LHC tanto en machos como hembras en esta especie, mientras que con el peso mostró una relación negativa en machos y positiva en hembras. Para *O. americanus* y *M. atroluteus* el análisis mostró que el DH aumenta con la LHC y el peso en ambos sexos (Tabla 3.IV), sin embargo estas relaciones no fueron estadísticamente significativas.

Tabla 3.IV. Relación de la longitud hocico-cloaca (LHC) y peso respecto al diámetro del hueso (DH) en machos y hembras de *Scinax fuscovarius*, *Odontophrynus americanus* y *Melanophryniscus atroluteus* de los inselbergs de Paraje Tres Cerros.

<i>Scinax fuscovarius</i>								
	Machos				Hembras			
	n	Ecuación	p	r ²	n	Ecuación	p	r ²
LHC:DH	23	$y = 449.5376 - 4.4376*x$	0.0295	0.2063	20	$y = 322.4809 - 1.2735*x$	0.6610	0.0109
PESO:DH	23	$y = 322.4783 - 9.6277*x$	0.0794	0.1393	20	$y = 274.2609 + 0.2801*x$	0.9764	0.000
<i>Odontophrynus americanus</i>								
	Machos				Hembras			
	n	Ecuación	p	r ²	n	Ecuación	p	r ²
LHC:DH	11	$y = 33.7422 + 0.0245*x$	0.4302	0.0704	14	$y = 35.2689 + 0.0141*x$	0.5306	0.0336
PESO:DH	11	$y = 4.3458 + 0.017*x$	0.3405	0.1011	14	$y = 3.4346 + 0.0189*x$	0.2123	0.1263
<i>Melanophryniscus atroluteus</i>								
	Machos				Hembras			
	n	Ecuación	p	r ²	n	Ecuación	p	r ²
LHC:DH	30	$y = 21.3273 + 0.0017*x$	0.9029	0.0005	23	$y = 0.949 + 0.0025*x$	0.4665	0.0195
PESO:DH	30	$y = 21.0028 + 0.0099*x$	0.4538	0.0244	23	$y = 1.0509 + 0.0033*x$	0.3113	0.0465

3.3.4. Parámetros relacionados con la edad y patrones de crecimiento

En la tabla 3.V se describe la estadística descriptiva de los parámetros relacionados a la edad en las tres especies analizadas.

Tabla 3.V. Parámetros estadísticos de la estructura de edades de *Scinax fuscovarius*, *Odontophrynus americanus* y *Melanophryniscus atroluteus*. Edad media \pm desvío estándar. (fq): frecuencia de la moda. PRLS: por sus siglas en inglés (*Potential Reproductive Lifespan*), esperanza de vida reproductiva potencial; LHC y PESO: Longitud hocico-cloaca y Peso medio (EM: edad inicial de madurez sexual, *: menor clase de edad registrada en los núcleos reproductivos; Δ : estimada por el patrón de crecimiento óseo). LHC_{max} - Peso_{max}: longitud hocico-cloaca y peso máximo registrado (edad que presentaba el individuo con la talla y peso máximo).

Especie/Sexo	Media \pm DE	Moda (fq)	Mediana	Mínima	Máxima	PRLS	LHC (EM) \pm SD (mm)	PESO (EMC o EMS) \pm SD (g)	LHC _{max} -Peso _{max} (edad)
<i>S. fuscovarius</i>									
Machos (23)	3.52 \pm 0.95	3(12)	3	2	5	3	39.54 \pm 0.23 (n = 2)*	4.17 \pm 0.37 (n = 2)	47.31 - 7.59 (3 - 3)
Hembras (20)	2.80 \pm 1.24	2-3 (7)	2	1	6	5	36.69 \pm 5.42 (n = 2)*	3.88 \pm 2.24 (n = 2)	43.47 - 6.72 (4 - 2)
<i>O. americanus</i>									
Machos (11)	3.73 \pm 0.33	4(6)	4	1	5	4	34.88 (n=1) Δ	8.35 (n = 1)	48.53 - 13.17 (4 - 5)
Hembra (14)	3.14 \pm 0.35	3-4(4)	3	1	5	4	36.84 \pm 1.02 (n = 2) Δ	6.96 \pm 0.61 (n = 2)	44.76 - 12.94 (4 - 2)
<i>M. atroluteus</i>									
Machos (30)	3.0 \pm 1	3(3)	3	2	6	4	20.87 \pm 1.82(n=3) Δ	1.21 \pm 0.08 (n=3)	25.83-2.1 (3-4)
Hembras (23)	3.87 \pm 1.01	4(9)	4	2	6	4	24.36 (n=1) Δ	1.97 (n=1)	25.92-2.45 (3-3)

Scinax fuscovarius

Se aplicó la técnica esqueletocronológica en un total de 43 individuos (23 machos y 20 hembras, Tabla 3.V). Se pudo estimar la edad en todos los individuos analizados. Se observó distintos grados de reabsorción endosteal en el 16% de los especímenes, sin embargo, en ningún caso hubo remoción de las LAGs más internas, con lo que no se vio afectado el conteo de las mismas. Además, se pudo observar Líneas de metamorfosis y LAG dobles en el 84% y 12% de los individuos, respectivamente (Fig. 3.5). Pudimos inferir con el análisis del crecimiento óseo, que la edad inicial de madurez sexual en nuestra muestra fue de 1 año en hembras y 2 años en machos (Tabla 3.V, Fig. 3.6). La esperanza de vida reproductiva potencial fue mayor en hembras que en machos, 5 y 3 años respectivamente (Tabla 3.V). La clase de edad observada con mayor frecuencia estuvo representada por 2 y 3 años de edad en hembras, representando cada clase el 35% del total de hembras, y 3 años en machos, representando el 52% del total de machos (Fig. 3.6). En promedio la edad de los machos fue mayor que el de las hembras y se encontraron diferencias significativas en la edad media entre machos y hembras de *Scinax fuscovarius* (Prueba U de Mann-Whitney, $U = 138,5$; $P = 0.025$). Para las hembras la mayoría de los individuos activos se encontraban en su primer o segundo año reproductivo, mientras que en machos se encontraban en su segundo año reproductivo.

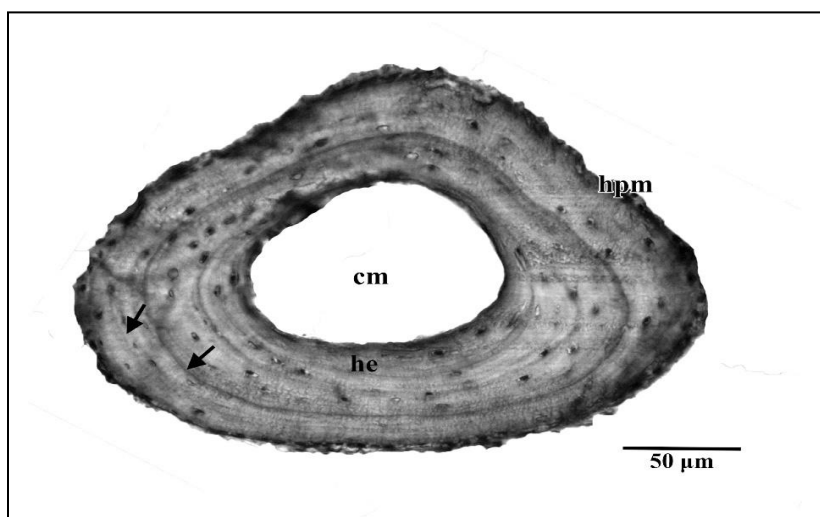


Figura 3.5. Corte transversal de falange de *Scinax fuscovarius*. Las flechas indican las líneas de crecimiento (LAGs). Cm: cavidad medular; he: hueso endosteal; hpm: hueso periosteal marginal. El corte pertenece a un macho de 5 años de edad (LHC: 35.82 mm; Peso:4.32 g).

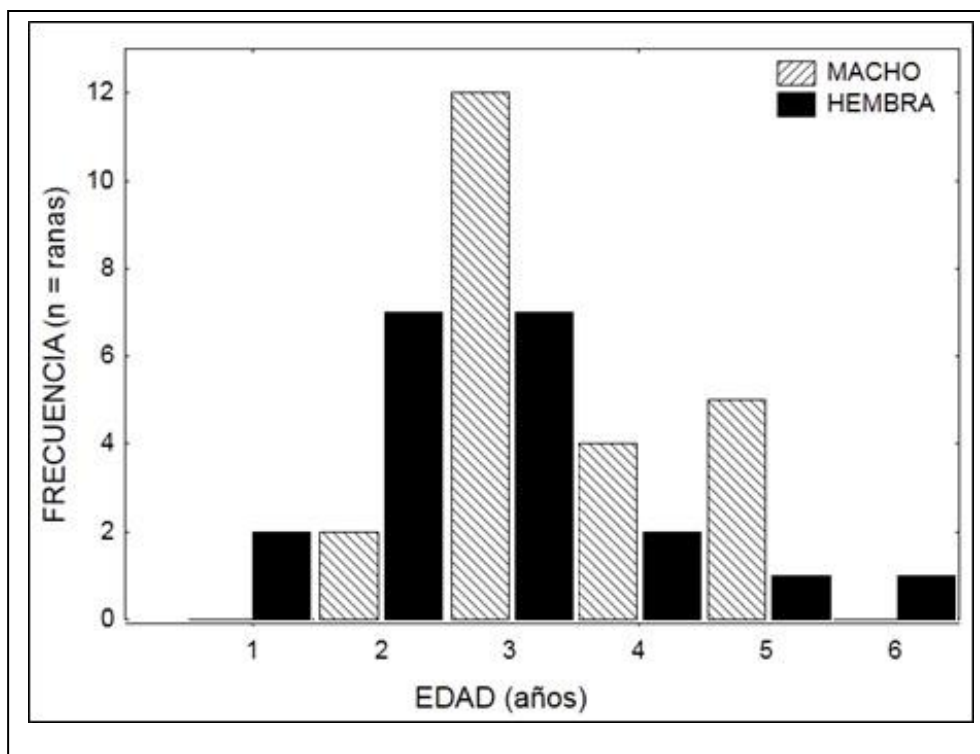


Figura 3.6. Estructura de edades de machos y hembras de *Scinax fuscovarius* de la RNPPTC.

El análisis del patrón de crecimiento tanto en machos como hembras tuvo un buen ajuste al modelo de crecimiento de von Bertalanffy ($R=0,954$ y $R=0,958$, respectivamente). El valor promedio asintótico de la longitud hocico cloaca (LHC_{max}) fue ligeramente mayor en machos ($LHC_{max} \pm SE = 38.54 \pm 0.79$, CI 95% = 37 – 40.12, $K \pm SE = 6,10 \pm 6640,57$, CI 95% = -13377.1 – 13389.29), respecto a las hembras ($LHC_{max} \pm SE = 37.05 \pm 0.76$, CI 95% = 35.52 – 38.57, $K \pm SE = 4.48 \pm 9.91$, CI 95% = -15.55 – 24.50), aunque la diferencia no fue estadísticamente significativa ($P = 0.371$, Fig. 3.7). Además, el valor promedio asintótico de LHC estimado por el modelo, fue similar a los valores medios medidos en campo.

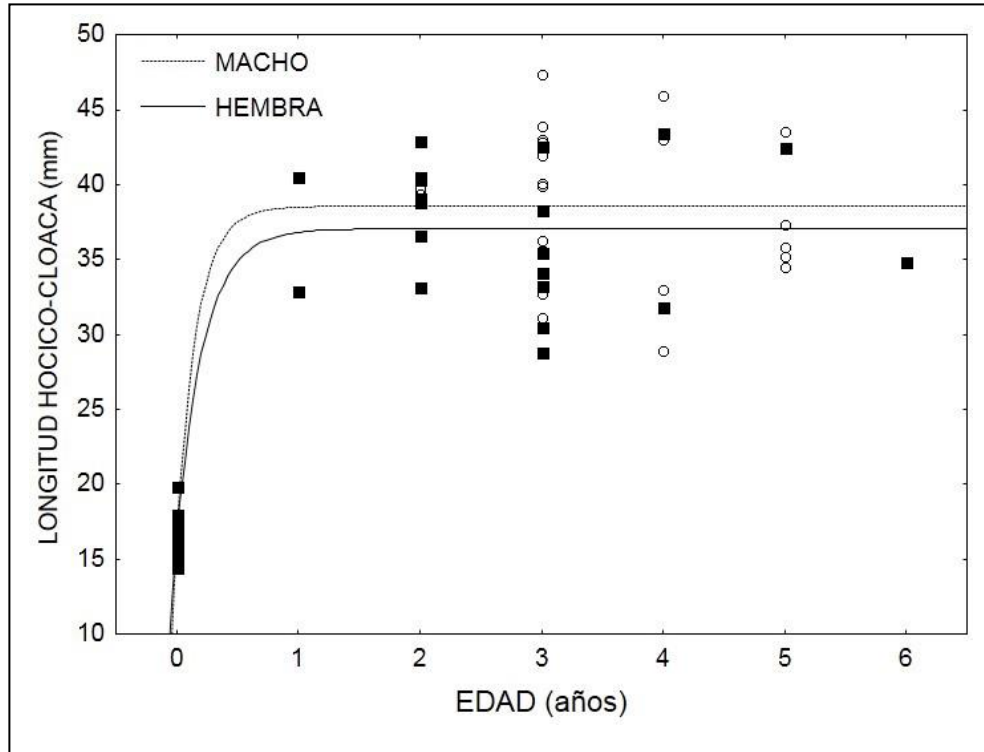


Figura 3.7. Modelo de crecimiento (Bertalanffy, 1938) de machos (círculos blancos) y hembras (cuadrados negros) de *Scinax fuscovarius* de la RNPPTC.

Odontophrynus americanus

Se aplicó la técnica esqueletocronológica en un total de 25 individuos (11 machos y 14 hembras, Tabla 3.V). Se pudo estimar la edad en el 93% de los individuos analizados. Se observó reabsorción endosteal en el 26% de los especímenes, a los cuales fue necesario agregar un año más siguiendo la técnica de Sagor et al. (1998). Además, se pudo observar Líneas de metamorfosis y LAG dobles en el 80% y 40% de los individuos, respectivamente (Fig. 3.8). Pudimos inferir la edad de madurez sexual siguiendo el patrón de crecimiento óseo, siendo la clase de edad más joven estimada en nuestra muestra de 1 año en ambos sexos. La esperanza de vida reproductiva potencial fue de 4 años tanto para hembras como para machos (Tabla 3.V). La clase de edad observada con mayor frecuencia estuvo representada por 3 y 4 años de edad en hembras, representando cada clase de edad el 28,6% del total de hembras, y 4 años en machos, representando el 54,5% de los machos (Fig. 3.9). La edad media de los machos fue mayor, aunque no se encontraron diferencias significativas en la edad media entre machos y hembras de *O. americanus* (Prueba U de Mann-Whitney, $U = 55$; $P = 0.244$). Para las hembras la mayoría de los individuos activos se encontraban en su segundo o tercer año reproductivo, mientras que en machos se encontraban en su tercer año reproductivo.

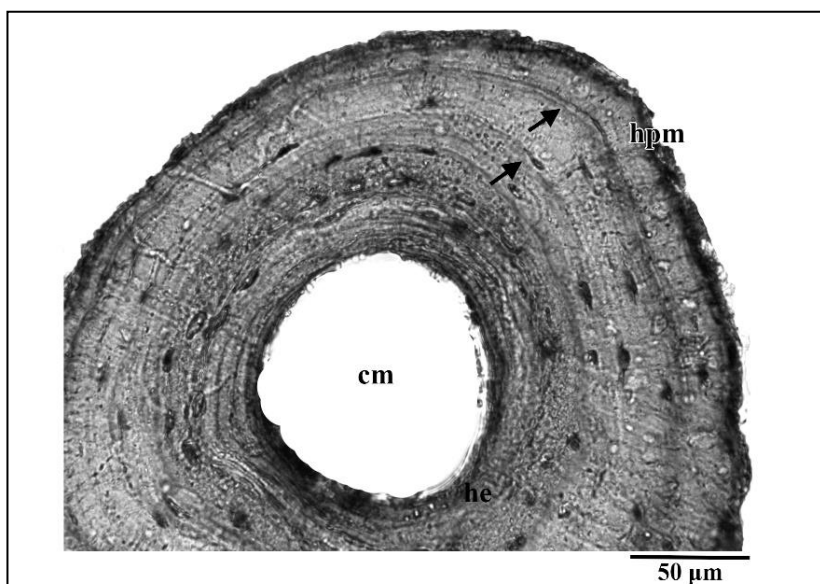


Figura 3.8. Corte transversal de falange de *Odontophrynus americanus*. Las flechas indican las líneas de crecimiento (LAGs). Cm: cavidad medular; he: hueso endosteal; hpm: hueso periosteal marginal. El corte pertenece a una hembra de 5 años de edad (LHC:40.34 mm; Peso:8.55 g).

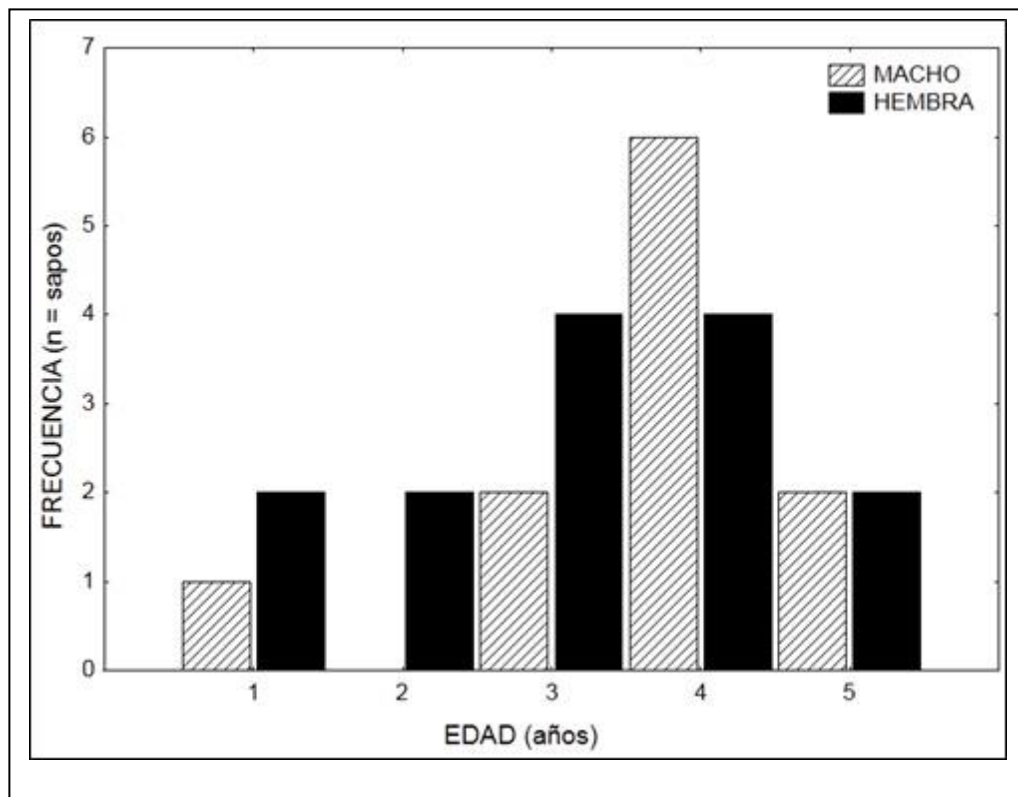


Figura 3.9. Estructura de edades de machos y hembras de *Odontophrynus americanus* de la RNPPTC.

La relación LHC y edad tuvo un buen ajuste al modelo de crecimiento de von Bertalanffy, tanto en machos ($R=0,974$) como hembras ($R=0,979$). El valor promedio asintótico de la longitud hocico cloaca (LHC_{max}) fue ligeramente menor en machos ($LHC_{max} \pm SE = 41.51 \pm 1.14$, CI 95% = 39.11 – 43.91, $K \pm SE = 1.16 \pm 0.43$, CI 95% = 0,26 – 2.08), respecto a las hembras ($LHC_{max} \pm SE = 40.16 \pm 0.77$, CI 95% = 38.56 – 41.75, $K \pm SE = 2.08 \pm 0.67$, CI 95% = 0,69 – 4.48), aunque la diferencia no fue estadísticamente significativa ($P = 0.367$, Fig. 3.10). Además, el valor promedio asintótico de LHC fue mayor a los valores medios medidos, pero menor que la LHC del individuo más grande de ambos sexos.

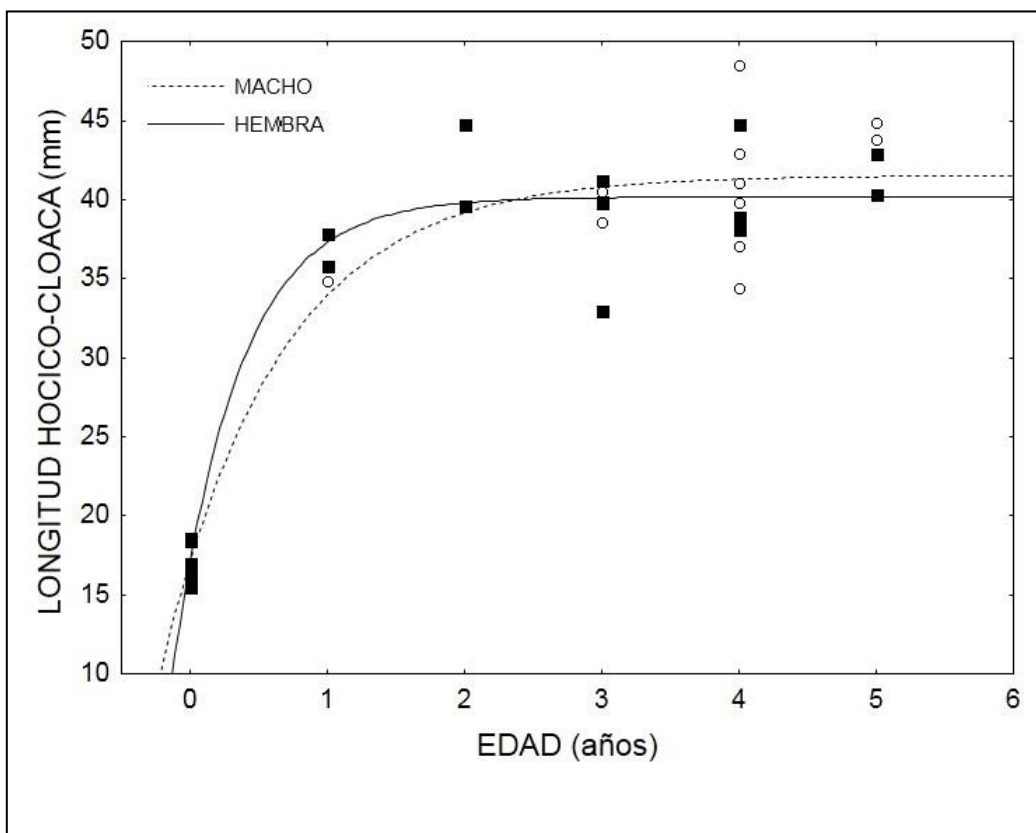


Figura 3.10. Modelo de crecimiento (Bertalanffy, 1938) de machos (círculos blancos) y hembras (cuadrados negros) de *O. americanus* de la RNPPTC.

Melanophryniscus atroluteus

Se aplicó la técnica esqueletocronológica en un total de 53 individuos (30 machos y 23 hembras, Tabla 3.V). Se pudo estimar la edad en el 96% de los individuos analizados. Se observó reabsorción endosteal en el 38% de los especímenes, en los cuales fue necesario agregar un año más de edad, siguiendo la técnica de Sagor et al. (1998). Además, se pudo observar Líneas de metamorfosis y LAG dobles en el 60% y 13% de los individuos, respectivamente (Fig. 3.11). Al ser individuos capturados en eventos reproductivos (parejas en amplexo), se estableció la edad de madurez sexual como la edad mínima registrada (Tabla 3.V, Fig. 3.12). La clase de edad más joven estimada en nuestra muestra fue de 1 años en hembras y 2 años en machos (Fig. 3.12). La esperanza de vida reproductiva potencial fue de 4 años tanto para hembras como para machos (Tabla 3.V). La clase de edad observada con mayor frecuencia estuvo representada por 4 años de edad en hembras representando el 52% del total de hembras, y 3 años en machos representando el 54,5% del total de machos (Fig. 3.12). En promedio las hembras fueron de mayor edad que los machos, aunque no se encontraron diferencias significativas en la edad media entre machos y hembras de *M. atroluteus* (Prueba U de Mann-Whitney, $U = 294$; $P = 0.365$). Para las hembras la mayoría de los individuos activos se encontraban en su segundo año reproductivo, mientras que en machos se encontraban en su primer año reproductivo.

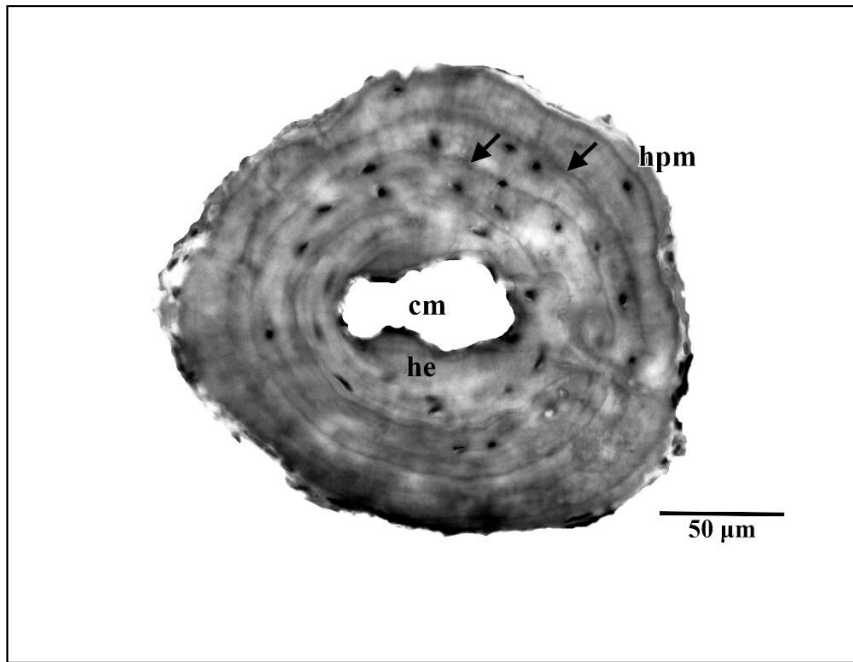


Figura 3.11. Corte transversal de falange de *M. atroluteus*. Las flechas indican las líneas de crecimiento (LAGs). Cm: cavidad medular; he: hueso endosteal; hpm: hueso periosteal marginal. El corte pertenece a una hembra de 4 años de edad (LHC: 20.72 mm; Peso: 1.27g).

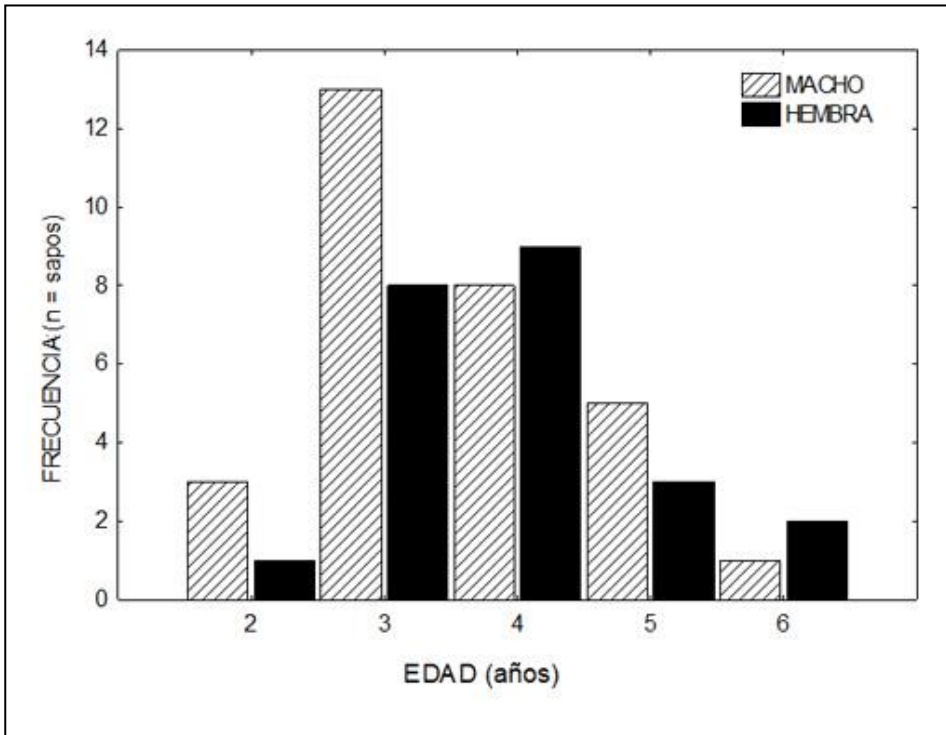


Figura 3.12. Estructura de edades de machos y hembras de *Melanophryniscus atroluteus* de la RNPPTC.

La relación LHC y edad, tuvo un buen ajuste al modelo de crecimiento de von Bertalanffy tanto en machos ($R=0,990$) como hembras ($R=0,993$). El valor promedio asintótico de la longitud hocico cloaca (LHC_{max}) fue ligeramente menor en machos ($LHC_{max} \pm SE = 22.41 \pm 0.38$, CI 95% = 21.65 – 23.17, $K \pm SE = 0.96 \pm 0.15$, CI 95% = 0.65 – 1.27), respecto a las hembras ($LHC_{max} \pm SE = 23.18 \pm 0.37$, CI 95% = 22.44 – 23.93, $K \pm SE = 1.13 \pm 0.35$, CI 95% = 0.44 – 1.86), aunque esta diferencia no fue estadísticamente significativa ($P = 0.298$, Fig. 3.13). Además, el valor promedio asintótico de LHC fue mayor a los valores medios medidos, pero menor que la LHC del individuo más grande de ambos sexos.

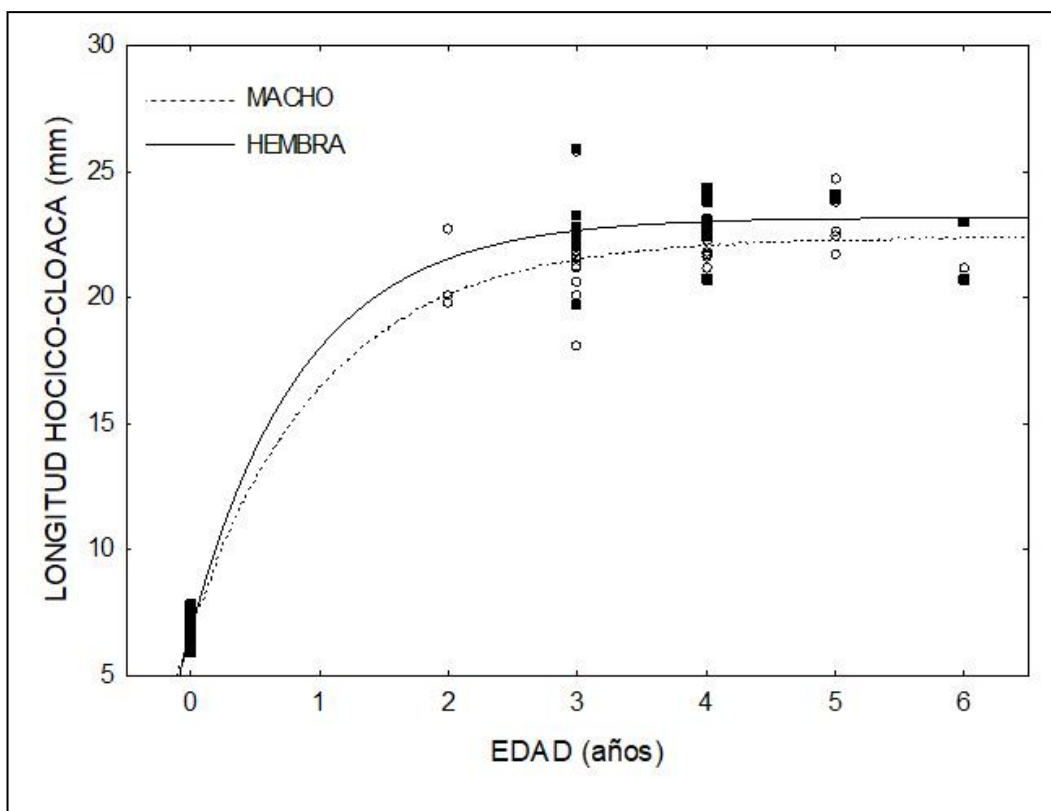


Figura 3.13. Modelo de crecimiento (Bertalanffy, 1938) de machos (círculos blancos) y hembras (cuadrados negros) de *Melanophryniscus atroluteus* de la RNPPTC, considerando la longitud del hocico-cloaca y el tiempo para alcanzar ese tamaño (edad en años).

3.4. DISCUSIÓN

3.4.1. Variación en el tamaño corporal

La variación espacial en las características fenotípicas y genéticas es un fenómeno frecuentemente observado en una gran variedad de organismos, lo que ha llevado al estudio de las variaciones geográficas, desde los estudios pioneros realizados por Darwin (1859), a convertirse en una de las mejores aproximaciones utilizadas para el estudio de la evolución. A pesar de ello, la significación, tanto natural como evolutiva de la variación geográfica dentro de las especies, representa una de las cuestiones más controvertidas y a la vez desconcertantes en biología evolutiva, no siendo generalmente entendidas las causas que la determinan y la mantienen (Wilson & Brown, 1953; Gillham, 1956; Arnold, 1985; Hammond, 1986).

Con el fin de aportar al entendimiento de las variaciones en el tamaño de las especies de anfibios de los inselbergs del Paraje Tres Cerros, nos propusimos en este capítulo, describir la variación del tamaño adulto a nivel inter e intra-específica y determinar la presencia de dimorfismo sexual en todas las especies representadas en los inselbergs. Estas variaciones toman un papel preponderante en la biología evolutiva, dado que, en última instancia, pueden desembocar en la formación de nuevas especies (Endler, 1977; Foster & Endler, 1999).

Luego de un exhaustivo trabajo de campo y laboratorio donde se analizaron un total de 225 individuos, capturados mediante la utilización de trampas de caída y refugios artificiales, pudimos describir la variación en el tamaño corporal de 13 especies (Anexo 3.I), incluidas en 5 familias (Bufonidae, Hylidae, Leptodactylidae, Odontophrynidae, Microhylidae). Además, pudimos determinar la presencia de dimorfismo sexual en dos de las cinco especies donde fue posible su análisis. Estas fueron *Melanophryniscus atroluteus* y *Leptodactylus latinasus* donde machos y hembras de ambas especies, se diferenciaron de forma significativa tanto en la longitud hocico-cloaca, como en el peso del cuerpo.

Antes de profundizar la discusión de la variación encontrada en los tamaños corporales a nivel intra-específico, como de los posibles mecanismos próximos y/o históricos que determinan la evolución y la existencia de la variación fenotípica entre especies encontradas, merece la pena detenerse un momento a analizar el contexto donde esta variación puede desarrollarse. En el capítulo anterior, hemos mencionado la

importancia de los inselbergs en la biodiversidad y conservación de la naturaleza (Fitzsimons & Michael, 2017; Michael & Lindenmayer, 2018). Pero además, numerosos estudios demuestran que dadas sus características ambientales y la gran variedad de microhábitats singulares que los Inselberg presentan, la especies pueden experimentar la evolución en aislamiento, convirtiéndolos en verdaderos laboratorios evolutivos (Porembski & Barthlott, 2000; Porembski, 2007; Cajade et al., 2013). Como era de esperarse en nuestro estudio se observó una gran variación en los tamaños corporales de las 13 especies capturadas (Anexo 3.I). También nuestros resultados muestran un efecto del factor ESPECIE cuando se analizan las tres más representadas en los Inselbergs indicando una diferencia entre especies tanto cuando se analizan independientemente del CERRO en el que habitan, como cuando analizamos las diferencias en los tamaños corporales entre especies dentro de cada cerro (Tabla 3.II). Decimos que estos resultados eran esperables dado que asumimos a priori que los Inselbergs no serían los responsables de las variaciones fenotípicas inter-específicas. Es más esperable que estemos observando un patrón de variación que trae un impulso filogenético. Sin embargo, considerando el posible efecto de aislamiento y las particularidades fisionómicas y ecológicas que los Inselbergs presentan, en comparación con la matriz circundante u otros ambientes más alejados, podríamos esperar diferencias demográficas, en el que a diferencia de las poblaciones de otros sitios, las especies de los Inselbergs tengan características fenotípicas únicas. Es por ello que consideramos imperioso analizar y comparar los tamaños corporales encontrados en las especies de anfibios de los Inselberg del Paraje Tres Cerros, con poblaciones co-específicas analizadas en otros ambientes. Esto podría poner en relieve el papel que ejercen los Inselberg sobre la variación encontrada, y sentar las bases para realizar un enfoque más fino en futuros estudios.

En el Anexo 3.II, presentamos una tabla comparativa entre los tamaños corporales adultos de aquellas especies encontradas en el presente estudio (cuyo tamaño de muestra fue superior a diez individuos), y los tamaños encontrados en poblaciones analizadas en otros ambientes, sea por nuestro grupo de investigación o por otros autores. Seis fueron las especies que por su tamaño de muestra hemos seleccionado para este análisis, ellas son, *Scinax fuscovarius*, *Odontophrynus americanus*, *Leptodactylus latinasus*, *Elachistocleis bicolor*, *Pseudopaludicola falcipes* y *Melanophryniscus atroluteus*. Como se podrá

observar, no es intención hacer una revisión bibliográfica completa de cada una de estas especies, sino por el contrario, comparar con poblaciones argentinas de otros ambientes y/o de Brasil, pero que por su distancia y ciertas semejanzas las comparaciones no caigan en meras especulaciones (Anexo 3.II). Como se podrá examinar en la bibliografía, las poblaciones con la que nuestros datos fueron comparados, incluyen, un gran número de ambientes diferentes, en distintas regiones fitogeográficas. De lo general a lo particular podemos observar que las especies de los Inselbergs tienen tamaños corporales que se encuentran intermedios en el rango de los hallados en otros estudios, con excepción de *Scinax fuscovarius*, que en los Inselbergs presentó el valor medio más bajo en comparación a otras poblaciones. Si bien, sería favorable aumentar el número de poblaciones a comparar, como así también el tamaño de las muestras de cada población, para poder sacar conclusiones más robustas, nuestro estudio muestra que no existe un efecto de los Inselberg sobre el tamaño corporal de las especies que lo habitan. Como se puede observar las diferencias en los tamaños corporales, son mejor explicadas desde las diferencias demográficas, las diferencias entre hábitat y regiones. Sí bien, muchos estudios han demostrado al analizar la Teoría de Islas, un efecto de enanismo o gigantismo sobre la especies que habitan lugares con diferentes grados de aislamiento del continente (Thorpe & Baez, 1987; Pergams & Ashley, 2001; Anderson & Handley Jr., 2002; Keogh et al., 2005), o por adaptaciones locales al ambiente (Díaz-Paniagua & Mateo, 1999; Díaz-Paniagua et al., 1996; Marangoni et al., 2008), nuestros datos sugieren a priori, que la selección natural no estaría actuando sobre el tamaño corporal en las poblaciones de los Inselbergs del Paraje Tres Cerros.

En lo que respecta a las especies *Leptodactylus latrans*, *Physalaemus riograndensis*, *Physalaemus albonotatus*, *Rhinella schneideri*, *Rhinella fernandezae*, *Leptodactylus chaquensis* y *Leptodactylus gracilis*, fueron muy poco representadas en nuestro estudio, ya sea el pequeño tamaño de la muestra y/o porque solo fue capturado un solo sexo o juveniles (Anexo 3.I). Es importante para futuros estudios en los Inselbergs, aumentar los esfuerzos y las estrategias dirigidas a estas especies en particular, pudiendo de ese modo hacer comparaciones sólidas con otras poblaciones que han sido ampliamente estudiadas y se cuenta con una importante bibliografía de estudios herpetológicos argentinos. La última

palabra sobre el efecto de los Inselberg no está dicha, y estos estudios podrían arrojar mayor claridad sobre los mecanismos que determinan las variaciones en el tamaño.

3.4.2. Dimorfismo sexual en el tamaño corporal (SSD)

El dimorfismo sexual está muy extendido en el mundo animal. Diferencias entre machos y hembras en el tamaño y/o forma podrían ser producidas bajo la fuerza impulsora de la selección sexual, y/o pueden ser el resultado de diferencias en la ecología entre sexos. De acuerdo con la hipótesis de la selección sexual, el dimorfismo surge de la competencia por la pareja y se atribuye a la diferencia sexual en los roles reproductivos. Entre los anfibios, el dimorfismo sexual más común es la diferencia de tamaño (SSD o dimorfismo sexual en el tamaño). Las hembras son más grandes que los machos, en alrededor del 90% de los anuros y el 61% de los caudados, por la asignación diferencial de recursos entre machos y hembras, la cual sería una de las posibles consecuencias (Seglie et al., 2010). Dentro de este marco teórico, discutiremos nuestros resultados analizando, por una parte, las diferencias entre sexos en los tamaños corporales, y la existencia o no de dimorfismo sexual (SSD) en las especies estudiadas. Seguidamente, analizaremos el papel que los Inselberg pueden tener en la evolución del SSD, realizando una comparación con lo observado en otras poblaciones por nuestro grupo de trabajo y otros autores.

Nuestros resultados de los análisis multi como univariados mostraron la ausencia de dimorfismo sexual en el tamaño corporal (LHC, Peso y DH), en la mayoría de las especies pertenecientes a los Inselbergs en el que pudo ser analizado: *Scinax fuscovarius*, *Odontophrynus americanus*, *Elachistocleis bicolor* y *Pseudopaludicola falcipes* (Tabla 3.I y 3.II, Anexo 3.II). Sin embargo, en *Leptodactylus latinasus* y los *Melanophryniscus atroluteus* capturados en el núcleo reproductivo formado en el cuerpo de agua perteneciente al pedimento, el dimorfismo sexual fue significativo (Tabla 3.II y Anexo 3.II). Si bien las diferencias no fueron significativas, las dos especies mencionadas primero presentaron tamaños corporales medios en machos más grandes que en las hembras, situación que se da a la inversa en el resto de las especies. Esto último queda demostrado también con los valores significativos encontrados al analizar la interacción de los factores SEXO x

ESPECIE ($P < 0.001$). Por lo tanto, el único patrón concordante entre las especies de los cerros, es la ausencia de dimorfismo sexual en el tamaño corporal.

Poniendo en contexto la ecología reproductiva de las especies analizadas dentro del contexto de la selección sexual, podríamos relacionar nuestros resultados con la ausencia de presiones de selección en uno o ambos sexos, y/o por una proporción en la abundancia de los sexos muy equilibrada en las especies de los Inselbergs. La falta de competencia por las hembras por parte de los machos, típico de especies reproductoras explosivas, o la selección de hembras más grandes, por sus beneficios relacionados al complemento ovárico (Blanckenhorn, 2000), común en poblaciones donde las hembras son más números que los machos (Blanckenhorn, 2000). Si bien esto podría explicarnos los mecanismos próximos de nuestros resultados, consideramos que sería muy anticipado y hasta un poco especulativo establecer por el momento estas relaciones, siendo necesario mayores estudios en las especies de anfibios de los Inselbergs. De todos modos, no podemos dejar de mencionar que toda esta teoría sí encaja dentro de nuestros resultados hallados en *Melanophryniscus atroluteus* de los núcleos reproductivos del pedimento de los Inselbergs. Esta especie, altamente explosiva, con presencia de luchas encarnizadas entre los machos por escoger una hembra, motivados para el gran sesgo en la relación macho/hembra hacia los machos, y donde sí encontramos dimorfismo sexual. Quizás no podemos especular mucho, pero si estamos seguros que estos resultados pueden proporcionarnos alguna respuesta en futuros estudios.

Analicemos ahora que tiene para decirnos los Inselbergs en cuanto al dimorfismo sexual cuando analizamos las diferencias entre poblaciones, dentro de una misma especie. Los resultados de nuestros análisis comparados con otros autores (Anexo 3.II) demuestra algo muy parecido que a nivel intra-específico. No existe un patrón claro de ausencia o presencia continua en todas las poblaciones de una misma especie. El dimorfismo sexual, se hace presente o no según la población de la que se trate. Consideremos por ejemplo el LCH la especie *S. fuscovarius*, presenta dimorfismo sexual en 3 de las 5 poblaciones citadas, *O. americanus* en 1 de 7, *L. latinasus* en 4 de 6, *P. falcipes* en 1 de 2 y *E. bicolor* en 2 de 3. Estos resultados sugieren, al igual que lo expresado para las diferencias de tamaño entre especies, que la existencia o no de SSD son mejor explicadas desde las

diferencias demográficas, las diferencias entre hábitat y regiones, que por el hecho de que sean especies pertenecientes a los Inselbergs.

3.4.3. Estructura de edades y patrones de crecimiento.

Conocer la estructura de edad de un vertebrado con crecimiento indeterminado contribuye a nuestra comprensión de sus parámetros demográficos desde una perspectiva ecológica, de desarrollo ontogenético y evolutivo (Hasumi, 2010). Los anuros de regiones tropicales comúnmente alcanzan la madurez sexual a los en los primeros años de vida (1-2 años) (Both et al., 2008; Marangoni et al., 2012, 2018; Stanescu, 2016; Otero et al., 2017, Sinsch & Dehling, 2017). Nuestros resultados son coincidentes con los resultados hallados en las especies subtropicales. Las tres especies de los Inselbergs analizadas alcanzan la madurez sexual entre el primer y segundo año de vida (Tabla 3.IV). En, *Odontophrynus americanus* sucede al primer año de vida en ambos sexos, *Melanophryniscus atroluteus* ambos sexos maduran a los dos años y *S. fuscovarius* difiere entre sexo entre el primer año los machos y en el segundo hembras. Sugerimos que estos resultados se deben a que en las regiones subtropicales el fotoperiodo y la temperatura es mayormente estable lo que permite que las tasas de crecimiento sean continuas a lo largo del año, y además más aceleradas en comparación con otras regiones, donde las diferencias contrastantes entre las estaciones climáticas determinen periodos en las que la tasa se desacelera (Sinch, 2015; Sinsch & Dehling, 2017).

Nuestros resultados fueron similares a los encontrados en otras poblaciones de *O. americanus* del sur de Brasil donde también la edad de madurez sexual en ambos sexos se produce al primer año de vida (Brum et al., 2020). Por el contrario, encontramos una pequeña diferencia con otros estudios realizados en poblaciones de *M. atroluteus* del sur de Misiones, donde la edad de madurez en ambos sexos fue estimada en 3 años (Marangoni, comunicación personal). Lo mismo sucedió con poblaciones de *S. fuscovarius* estudiadas por Goldberg et al. (2018) a lo largo de una transecta longitudinal (3 años en macho y 2 años en hembras). Si bien los datos de Goldberg et al. (2018) deben ser analizando con suma cautela considerando el bajo número de muestra analizado, es evidente que a pesar de poder establecer como regla general una edad de madurez muy joven en especies tropicales y subtropicales, no debemos descartar en nuestros estudios la variación inherente a las

diferencias poblacionales mayormente atribuibles a las condiciones microclimáticas de cada una de ellas.

La longevidad de las especies de los Inselberg del Paraje los Tres Cerros, varió entre 5 y 6 años no existiendo diferencias significativas entre sexos dentro de cada especie (Tabla 3.IV). Estos datos concuerdan con los resultados hallados por Sinsch & Dehling, (2017) lo cuales sugieren que las especies de climas constantes maduran y mueren jóvenes. Sin embargo, poblaciones longevas de *O. americanus* (machos: 10 años, hembras: 6 años) fueron recientemente encontradas en el sur de Brasil (Brum et al., 2020).

El crecimiento de los taxones de vertebrados ectotérmicos como peces, anfibios y reptiles es indeterminado, pero el inicio de las actividades de cría se acompaña de una fuerte disminución de la tasa de crecimiento; la edad de madurez representa un compromiso entre la fecundidad, el tiempo de desarrollo y supervivencia (es decir, la asignación de la energía). Este patrón de crecimiento determinará que las variaciones interdémicas tanto en las tasas de crecimiento juveniles hasta la madurez como en la edad de maduración puedan promover divergencias en el tamaño adulto entre poblaciones (Hemelaar, 1988; Gregory & Larsen, 1993; Sagor et al., 1998). Nuestros resultados muestran que no existen diferencias significativas entre sexos, tanto en la edad de madurez sexual como en la longevidad (Tabla 3.IV). Así, a pesar de las diferencias entre sexos encontradas en las tasas de crecimiento, edades de madurez sexual similares entre sexos podría explicar la ausencia de dimorfismo sexual en el tamaño de los anuros adultos de las especies de los Inselberg. Las diferencias en las tasas de crecimiento desde la metamorfosis hasta la edad de madurez sexual, como las tasas adultas deben ser analizadas con mayor profundidad en futuros estudios de anuros de los Inselberg, lo que podrá contribuir, junto a los resultados encontrados de edad de madurez sexual, a un mejor entendimiento de la ausencia de dimorfismo sexual.

3.5. BIBLIOGRAFIA

1. Anderson RR & Handley CO Jr. 2002. Dwarfism in insular sloth: biogeography, selection, and evolutionary rate. *Evolution*, 56: 1045-1058.
2. Arnold RA. 1985. Geographic variation in natural populations of *Speyeria callipe* (Boisdal) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Pan-Pacific Entomologist* 61:1-23.
3. Atkinson D. 1994. Temperature and organism size- A biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research* 25: 1-58.
4. Bertalanffy L Von. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* 10: 181-213.
5. Beverton RJH & Holt SJ. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fisheries Investigation Series 2. London: Her Majesty's Stationery Office.
6. Blanckenhorn WU 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? *The Quarterly Review of Biology* 75: 385-407.
7. Blaustein AR & Wake DB. 1990. Declining amphibian populations: a global phenomenon? *Trends in Ecology and Evolution* 5: 203-204.
8. Boone MD 2005. Juvenile frogs compensate for small metamorph size with terrestrial growth: Overcoming the effects of larval density and insecticide exposure. *Journal of Herpetology* 39: 416-423.
9. Both C, Kaefer IL, Santos TG & Cechin SZ. 2008. An austral anuran assemblage in the neotropics: seasonal occurrence correlated with photoperiod. *Journal of Natural History* 42: 205-222.
10. Brum AJC, Loebens L, Prado CPA, Cechin, CZ. 2020. Reproductive cycle, sexual maturity and longevity of *Odontophrynus americanus* (Anura: Odontophrynidae) in South Brazil. *Acta Zoologica*. 2020: 1-13. DOI: 10.1111/azo.12359.
11. Cajade R, Medina M, Salas R, Fandiño B, Paracampo A, Garcia I, Pautasso A, Piñeiro JM, Acosta JL, Zaracho VH, Avalos A, Gómez F, Odriozola MP, Ingaramo MDR, Contreras FI, Rivolta MD, Hernandez AB, Alvarez BB. 2013. Las islas rocosas del Paraje Tres Cerros: un refugio de biodiversidad en el litoral mesopotámico argentino. *Biológica* 16: 147-159.
12. Calder WA. 1984. Size, function and life history. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

13. Caldwell JP. 1996. The evolution of the myrmecophagy and its correlates in poison frogs (family Dendrobatidae). *Journal of Zoology*, London 240: 75-101.
14. Camargo A, Naya DE, Canavero A, Rosa I & Maneyro R. 2005. Seasonal activity and the body size–fecundity relationship in a population of *Physalaemus gracilis* (Boulenger, 1883) (Anura, Leptodactylidae) from Uruguay. *Annales Zoologici Fennici* 42: 513-521.
15. Castanet J. 1982. Recherches sur la croissance du tissu osseux des reptiles. Application: la méthode squelettochronologique. Unpubl. PhD diss., Université Paris 7, Paris.
16. Castanet J & Smirina E. 1990. Introduction to the skeletochronological method in amphibian and reptiles. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie et Biologie Animale* 11:191-196.
17. Clarke BT. 1996. Small size in amphibians- its ecological and evolutionary implications. *Symposium Zoological Society of London*. 69: 201-224.
18. Cracraft J. 1989. Speciation and its ontology. In: Otte D & Endler JA. eds. *Speciation and its consequences*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates 28-59.
19. Crump ML. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Miscellaneous Publications, University of Kansas Museum of Natural History* 61: 1-68.
20. Darwin C. 1859. *The origin of species*. Penguin, London.
21. Díaz-Paniagua C & Mateo JA. 1999. Geographic variation in body size and life-history traits in Bosca's newt (*Triturus boscai*). *Herpetological Journal* 9: 21-27.
22. Díaz-Paniagua C, Mateo JA & Andreu AC. 1996. Age and size structure of population of small marbled newts (*Triturus marmoratus pygmaeus*) from Doñana National Park (SW Spain). A case of dwarfism among dwarfs. *Journal of Zoology*, London 239: 83-92.
23. Duellman WE & Trueb L. 1986. *Biology of Amphibians*. MacGraw-Hill, New York, New York, U.S.A.
24. Duré M & Kehr A. 2004. Influence of microhabitat on the trophic ecology of two leptodactylids from northeastern Argentina. *Herpetologica* 60: 295-303.
25. Endler JA. 1977. *Geographic variation, speciation, and clines*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
26. Esteban M & Sanchiz B. 2000. Differential growth and longevity in low and high altitude *Rana iberica* (anura, ranidea). *Herpetological Journal* 10: 19-26.

27. Fitzsimons JA & Michael DR. 2017. Rocky outcrops: A hard road in the conservation of critical habitats. *Biological Conservation* 211: 36-44.
28. Foster SA & Endler JA. 1999. Thoughts on geographic variation in behavior. Pp. 287-307 in: Foster SA & Endler JA, eds. *Geographic variation in behavior*. Oxford University Press, New York, Oxford.
29. Gangenova E. 2018. Efectos de la degradación del hábitat sobre la composición del ensamble de anuros del bosque atlántico en Misiones (Argentina). PhD thesis, La Plata, Buenos Aires, Argentina, Universidad Nacional de la Plata.
30. Gillham NW. 1956. Geographic variation and the subspecies concept in Butterflies. *Systematic Zoology* 5: 110-120.
31. Goldberg J, Cardozo D, Brusquetti F, Bueno Villafane D, Caballero Gini A & Bianchi C. 2018. Body size variation and sexual size dimorphism across climatic gradients in the widespread treefrog *Scinax fuscovarius* (Anura, Hylidae). *Austral Ecology* 43: 35-45.
32. Gomez-Mestre I & Tejedo M. 2003. Local adaptation of an anuran amphibian to osmotically stressful environments. *Evolution* 57: 1889-1899.
33. Gregory PT & Larsen KW. 1993. Geographic variation in reproductive characteristics among canadian populations of the common garter snake (*Thamnophis sirtalis*). *Copeia* 1993: 946-958.
34. Halliday TR & Tejedo M. 1995. *Amphibian Biology, Social Behaviour*. Chipping Norton: Heatwole H & Sullivan BK Vol. 2, Intrasexual selection and alternative mating behavior pp. 419-468.
35. Halliday TR & Verrell P. 1988. Body size and age in amphibians and reptiles. *Journal of Herpetology* 22: 253-265.
36. Hammond PC. 1986. A rebuttal to the Arnold classifications of *Speyeria callipe* (Nymphalidae) and defense of the subspecies concept. *Journal of Research on the Lepidoptera* 24: 197-208.
37. Hasumi M. 2010. Age, body Size, and sexual dimorphism in size and shape in *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae). *Evolutionary Biology* 37: 38-48.
38. Hemelaar ASM. 1988. Age, growth and other population characteristics of *Bufo bufo* from different latitudes and altitudes. *Journal of Herpetology* 22: 369-388.

39. Heyer WR. 1978. Systematics of the *fuscus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, leptodactylidae). Natural History Museum IA 29: 1-85.
40. Howard RD. 1978. The evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbeiana*. Evolution 32: 850-871.
41. Keogh JC, Scott IAW & Hayes C. 2005. Rapid and repeated origin of insular gigantism and dwarfism in Australian tiger snakes. Evolution 59: 226-233.
42. López JA, Peltzer PM & Lajmanovich RC. 2005. Dieta y solapamiento del subnicho trófico de nueve especies de leptodactílidos en el Parque General San Martín (Argentina). Revista Española de Herpetología 19: 19-31.
43. Lovich JE & Gibbons JW. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. Growth Development & Aging 56: 269-281.
44. Marangoni F & Tejedo M. 2008. Variation in body size and metamorphic traits of Iberian spadefoot toads over a short geographic distance. Journal of Zoology, London 275: 97-105.
45. Marangoni F, Barrasso DA, Cajade R & Agostini G. 2012. Body size, age and growth pattern of *Physalaemus fernandezae* (Anura: Leiuperidae) of Argentina. Northwestern Journal of Zoology 8: 63-71.
46. Marangoni F, Stănescu F, Courtis A, Piñeiro JM, Ingaramo MDR, Cajade R & Cogălniceanu D. 2018. Coping with Aridity: Life History of *Chacophrys pierottii*, a fossorial anuran of Gran Chaco. South American Journal of Herpetology 13: 230-237.
47. Marangoni F, Tejedo M & Gomez-Mestre I. 2008. Extreme reduction in body size and reproductive output associated with sandy substrates in two anuran species. Amphibia-Reptilia 29: 541-553.
48. Marangoni F, Courtis A, Piñeiro JM, Ingaramo MDR, Cajade R & Stănescu F. 2019. Contrasting life-histories in two syntopic amphibians of the *Leptodactylus fuscus* group (Heyer 1978). Anais da Academia Brasileira de Ciências 91: e20180507.
49. Martino AL & Sinsch U. 2002. Speciation by polyploidy in *Odontophrynus americanus*. Journal of Zoology, London 257: 67-81.
50. Michael DR & Lindenmayer DB. 2018. Rocky Outcrops in Australia: Ecology Conservation and Management. Csiro Publishing 176 p

51. Otero M, Baraquet M, Pollo F, Grenat P, Salas N & Martino A. 2017. Sexual size dimorphism in relation to age and growth in *Hypsiboas cordobae* (Anura: Hylidae) from Córdoba, Argentina. *Herpetological Conservation and Biology* 12: 141-148.
52. Pergams ORW & Ashley MV. 2001. Microevolution in island rodents. *Genetica* 112-113: 245-256.
53. Ponsa ML & Barrionuevo JS. 2012. Sexual dimorphism in *Leptodactylus latinasus* (Anura, Leptodactylidae): nasal capsule anatomy, morphometric characters and performance associated with burrowing behavior. *Acta Zool-Stockholm* 93: 57-67.
54. Porembski S. 2007. Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. Sugerencia: Buscar solo resultados en español. Puedes especificar el idioma de búsqueda en Preferencias. *Revista Brasileira de Botânica*.30: 579-586.
55. Porembski S & Barthlott W. 2000. Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions. *Ecological Studies* 146, Berlin.
56. Prado CPA, Uetanabaro M & Lopes FS. 2000. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *L. podicipinus* in the Pantanal, Brazil. *Journal of Herpetology* 34: 135-139.
57. Räsänen K, Laurila A & Merilä J. 2003. Geographic variation in acid stress tolerance of the moor frog, *Rana arvalis*. II. Adaptive maternal effects. *Evolution* 57: 363-371.
58. Sagor ES, Ouellet M, Barten E & Green DM. 1998. Skeletochronology and geographic variation in age structure in the wood frog, *Rana sylvatica*. *Journal of Herpetology* 32: 469-474.
59. Schaefer EF. 2007. Restricciones cuantitativas asociadas con los modos reproductivos de los anfibios en áreas de impacto por la actividad arrocera en la provincia de Corrientes. PhD thesis, La Plata, Buenos Aires, Argentina, Universidad Nacional de la Plata.
60. Schmidt-Nielsen K. 1984. Why is animal size so important? Cambridge University Press.
61. Seglie D, Roy D & Giacoma C. 2010. Sexual dimorphism and age structure in a population of *Tylotriton verrucosus* (Amphibia: Salamandridae) from the Himalayan Region. *Copeia* 2010: 600-608.

62. Semlitsch RD & Wilbur HM. 1988. Effects of the pond drying time on metamorphosis and survival in the salamander *Ambystoma talpoideum*. *Copeia* 1988: 978-983.
63. Sinsch U. 2015. Review: skeletochronological assessment of demographic life-history traits in amphibians. *Herpetological Journal* 25: 5-13.
64. Sinsch U & Dehling JM. 2017. Tropical anurans mature early and die young: evidence from eight Afromontane Hyperolius species and a meta-analysis. *PlosOne* 12, e0171666. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171666>.
65. Sinsch U, Marangoni F, Oromi N, Leskovar C, Sanuy D & Tejedo M. 2010. Proximate mechanisms determining size variability in natterjack toads. *Journal of Zoology* 281: 272-281.
66. Smirina EM. 1994. Age determination and longevity in amphibians. *Gerontology* 40: 133-146.
67. Stillwell RC & Davidowitz G 2010. Sex differences in phenotypic plasticity of a mechanism that controls body size: implications for sexual size dimorphism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277: 3819-3826.
68. Smith FA & SK Lyons. 2013. Animal body size: linking pattern and process across space, time, and taxonomic group. University of Chicago Press, Chicago, IL, 280 pp.
69. StatSoft, Inc. 2011. Statistica (Data analysis software system). Version 10. www.statsoft.com.
70. Stuart S, Chanson J, Cox N, Young B, Rodrigues A, Fischman D & Waller R. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306: 1783-1786.
71. Tomašević N, Cvetković D, Miaud C, Aleksić I & Crnobrnjašailović J. 2008. Interannual variation in life history traits between neighbouring populations of the widespread amphibian *Bufo bufo*. *Revue d'Ecologie: La Terre et la Vie* 63: 73- 83.
72. Thorpe RS & Baez M. 1987. Geographic variation within an island: univariate and multivariate contouring of scalation, size, and shape of the lizard *Gallotia galloti*. *Evolution* 41: 256-268.
73. Werner E. 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. *The American Naturalist* 128: 319-341.

74. White EO, Ernest SKM, Kerkhoff AJ & Enquist BJ. 2007. Relationships between body size and abundance in ecology *Trends in Ecology and Evolution* 22: 323-330.
75. Wilson EO & Brown WL Jr. 1953. The subspecies concept and its taxonomic application. *Systematic Zoology* 2: 97-111.
76. Woodward G, Ebenman B, Emmerson M, Montoya JM, Olesen JM, Valido A & Warren PH. 2005. Body size in ecological networks. *Trends Ecology and Evolution* 20: 402-409.

ANEXO 3.I. Estadística descriptiva de las variables morfológicas de 225 individuos, pertenecientes a las 13 especies, capturados mediante las trampas de caída en ambos ambientes y refugios de chapa cartón. N_{sp}: número total de individuos por especie. *: en *Melanophryniscus atroluteus* no se incluyen en este análisis los individuos en amplexo capturados en núcleos reproductivos. LHC: Longitud total del cuerpo (mm). TF: Longitud tibiofíbula (mm). AC: ancho de la cabeza (mm). Media ± Desvío estándar (n). M: macho, H: Hembra, J: juvenil. Los valores son expresados como Media ± DE (n).

Especie	N _{sp}	Sexo	LHC	Peso	TF	AC
<i>Scinax fuscovarius</i>	82	M	38.96 ± 4.85 (31)	4.6 ± 1.81 (31)	18.87 ± 2.46 (31)	13.03 ± 1.61 (31)
		H	37.78 ± 4.31 (23)	4.01 ± 1.36 (23)	18.2 ± 2.36 (23)	12.54 ± 1.37 (23)
		J	30.93 ± 4.24 (28)	2.12 ± 0.91 (28)	14.79 ± 2.39 (28)	10.20 ± 1.30 (28)
<i>Odontophrynus americanus</i>	37	M	40.58 ± 4.31 (11)	9.09 ± 2.50 (11)	11.31 ± 1.24 (11)	17.89 ± 1.22 (11)
		H	39.68 ± 3.04 (16)	9.11 ± 2.19 (16)	11.08 ± 1.10 (16)	18.16 ± 1.29 (16)
		J	34.55 ± 4.75 (10)	5.89 ± 2.40 (10)	10.16 ± 1.80 (10)	15.63 ± 2.13 (10)
<i>Leptodactylus latinasus</i>	31	M	31.18 ± 31.18 (14)	3.01 ± 0.79 (14)	13.97 ± 1.35 (14)	10.76 ± 0.93 (14)
		H	28.72 ± 2.75 (13)	2.37 ± 0.57 (13)	12.90 ± 1.15 (13)	10.22 ± 1.10 (13)
		J	26.47 ± 2.77 (4)	1.62 ± 0.33 (4)	10.49 ± 2.19 (4)	8.19 ± 2.51 (4)
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	21	M	13.04 ± 1.12 (10)	0.25 ± 0.07 (10)	5.79 ± 0.51 (10)	4.42 ± 0.30 (10)
		H	13.23 ± 0.70 (11)	0.24 ± 0.04 (11)	6.08 ± 0.66 (11)	4.51 ± 0.26 (11)
<i>Elachistocleis bicolor</i>	15	M	24.25 ± 2.26 (12)	1.23 ± 0.435 (12)	7.01 ± 0.60 (12)	6.35 ± 0.52 (12)
		H	28.28 ± 1.32 (3)	2.00 ± 0.30 (3)	8.02 ± 0.80 (3)	6.71 ± 0.52 (3)
<i>Melanophryniscus atroluteus</i>	13*	M	22.13 ± 2.28 (10)	1.09 ± 0.38 (10)	6.67 ± 0.60 (10)	6.83 ± 0.52 (10)
		H	22.00 ± 1.172 (3)	1.09 ± 0.37 (3)	5.86 ± 0.26 (3)	6.66 ± 0.41 (3)
<i>Leptodactylus latrans</i>	10	J	46.25 ± 5.6 (10)	9.08 ± 3.31 (10)	19.10 ± 2.67 (10)	15.22 ± 1.78 (10)
<i>Physalaemus riograndensis</i>	8	M	15.65 ± 1.73 (6)	0.30 ± 0.09 (6)	5.30 ± 0.39 (6)	5.20 ± 0.45 (6)
		H	15.67 ± 2.58 (2)	0.38 ± 0.18 (2)	6.06 ± 1.04 (2)	5.15 ± 0.52 (2)
<i>Physalaemus albonotatus</i>	3	M	22.93 (1)	1.02 (1)	8.55 (1)	7.37 (1)
		H	24.14 ± 0.49 (2)	1.11 ± 0.06 (2)	9.17 ± 0.28 (2)	7.86 ± 0.39 (2)
<i>Rhinella schneideri</i>	2	J	25.80 ± 5.82 (2)	1.82 ± 1.07 (2)	9.28 ± 3.47 (2)	9.41 ± 1.97 (2)
<i>Rhinella fernandezae</i>	1	H	48.87 (1)	12.64 (1)	18.04 (1)	10.81 (1)
<i>Leptodactylus chaquensis</i>	1	J	21.57 (1)	0.82 (1)	8.85 (1)	8.24 (1)
<i>Leptodactylus gracilis</i>	1	H	40.7 (1)	8.41 (1)	23.02 (1)	14.8 (1)

ANEXO 3.II. Tamaño corporal medio (Longitud hocico-cloaca y peso) de las especies de los inselberg del Paraje Tres Cerros de este estudio y datos bibliográficos. Los valores son expresados como: media \pm desvío estándar (n). Las diferencias en los tamaños corporales entre sexos, dentro de cada especie, son expresadas como: NS = no significativo, * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$, Δ = no analizadas en la bibliografía o en nuestro estudio por el bajo tamaño de la muestra. (O) = Oeste, (C) = centro, (E) = Este, (BA) = Bosque Atlántico, (MF) = monocultivo forestal, (DNP) = datos no publicados, (I) = Inselberg, (NR) = núcleo reproductivo.

Especie	LHC (machos)	LHC (hembras)	Peso (machos)	Peso (hembras)	Fuentes
<i>Scinax fuscovarius</i>	38.96 \pm 4.85 (31)	37.78 \pm 4.31 (23) NS	4.6 \pm 1.81 (31)	4.01 \pm 1.36 (23) NS	Presente estudio
	46.60 \pm 2.93	48.62 \pm 3.70***			Goldberg et al. (2018) (O)
	43.87 \pm 2.52	44.48 \pm 2.99***			Goldberg et al. (2018) (C)
	43.65 \pm 2.58	44.35 \pm 1.91 NS			Goldberg et al. (2018) (E)
	47.4 \pm 1.9 (45)	49.8 \pm 2.6 (45)***	7.6 \pm 1.0 (45)	10.2 \pm 2.7 (45)**	Rodrigues et al. (2005)
<i>Odontophrynus americanus</i>	40.58 \pm 4.31 (11)	39.68 \pm 3.04 (16) NS	9.09 \pm 2.50 (11)	9.11 \pm 2.19 (16) NS	Presente estudio
	33.17 \pm 5.22 (10)	35.36 \pm 5.21 (13) NS	7.56 \pm 3.27 (10)	8.80 \pm 3.77 (13) NS	Schaefer (2007)
	43.92 \pm 4.3 (17)	40.51 \pm 7.9 (9) NS	11.04 \pm 3.15 (17)	9.08 \pm 4.24 (9) NS	Gangenova (2018)(BA)
	51.13 \pm 4.71 (9)	55.68 \pm 7.15 (5)***	15.13 \pm 1.61 (5)	19.64 \pm 5.36 (5)***	Gangenova (2018)(MF)
	44.9 (14)	51.1 (10) NS			Martino & Sinsch (2002)(2n)
	41.6 (21)	43.9 (10) NS =			Martino & Sinsch (2002)(4n)
	41.68 \pm 5.81	43.13 \pm 4.81NS	11.30 \pm 5.34	11.84 \pm 4.91NS	Brum et al. (2020)
<i>Leptodactylus latinasus</i>	31.18 \pm 31.18 (14)	28.72 \pm 2.75 (13)*	3.01 \pm 0.79 (14)	2.37 \pm 0.57 (13)*	Presente estudio
	31.20 \pm 1.7	33.00 \pm 1.9*			Heyer (1978)
	30.30 \pm 0.9 (7)	32.20 \pm 2.2 (6) Δ			Ponssa & Barrionuevo (2012)
	30.43 \pm 1.67 (21)	32.59 \pm 1.65 (19)*			Cajade & Piñeiro (DNP)
	28.35 \pm 1.62 (60)	29.30 \pm 1.92 (50)**	2.79 \pm 0.59 (60)	2.92 \pm 0.52 (50) NS	Schaefer (2007)
	27.76 \pm 2.2 (43)	28.50 \pm 2.4 (27) NS			Duré & Kehr (2004)
	32.38 \pm 2.94 (34)	33.02 \pm 3.15 (17) NS			Marangoni et al. (2019)
31.6 \pm 0.96 (9)	33.27 \pm 2.2 (3) Δ			López et al. (2005)	
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	13.04 \pm 1.12 (10)	13.23 \pm 0.70 (11) NS	0.25 \pm 0.07 (10)	0.24 \pm 0.04 (11) NS	Presente estudio
	13.48 \pm 0.77 (35)	14.74 \pm 1.21 (66)***	0.35 \pm 0.06 (35)	0.43 \pm 0.11 (66)***	Schaefer (2007)
	16.4 \pm 2.26 (7)	17.03 \pm 2.2 (7) Δ			López et al. (2005)
<i>Elachistocleis bicolor</i>	24.25 \pm 2.26 (12)	28.28 \pm 1.32 (3)Δ	1.23 \pm 0.435 (12)	2.00 \pm 0.30 (3)Δ	Presente estudio
	19.10 \pm 1.08 (7)	21.40 \pm 2.27 (14)*	0.70 \pm 0.19 (7)	0.99 \pm 0.40 (14) NS	Schaefer (2007)
	29.12 \pm 6.87 (5)	32.31 \pm 1.82 (6) NS	2.34 \pm 1.55 (5)	3.1 \pm 0.94 (6) NS	Gangenova (2018)(BA)
	28.42 \pm 2.69 (37)	32.45 \pm 2.2 (44)***	2.41 \pm 0.73 (37)	3.9 \pm 0.71 (44) NS	Gangenova (2018)(MF)
<i>Melanophryniscus atroluteus</i>	22.13 \pm 2.28 (10)	22.00 \pm 1.172 (3)Δ	1.09 \pm 0.38 (10)	1.09 \pm 0.37 (3)Δ	Presente estudio (I)
	21.68 \pm 1.51 (31)	22.99 \pm 1.34 (24)**	1.45 \pm 0.35 (31)	1.70 \pm 0.32 (23)***	Presente estudio (NR)
	24.1 \pm 5.84 (188)	25.63 \pm 1.47 (77)***	1.02 \pm 0.16 (258)	1.34 \pm 0.27 (103)***	Marangoni (DNP)

CAPÍTULO IV

Biogeografía



“AMANECER DESDE EL NAZARENO”

Llanura inmensa cubierta de niebla y nubes bajas, en una mañana húmeda. Vista desde la cumbre del cerro Nazareno.

4.1. INTRODUCCIÓN

4.1.1. Biogeografía: Conceptos generales, relación inselbergs.

La biogeografía es una disciplina de síntesis, donde intervienen entre otras la sistemática, ecología, geografía y geología. Estudia e intenta explicar la distribución de los seres vivos a través del tiempo y el espacio (Morrone, 2004). Esto lo realiza mediante la proposición de hipótesis acerca de los procesos que causan los patrones históricos de distribución de las especies y provee una regionalización biológica del planeta mediante identificación de regiones biogeográficas (Zunino & Zullini, 1995; Morrone, 2004). La teoría de biogeografía de islas (teoría del equilibrio insular), propuesta por MacArthur & Wilson (1967), es uno de los enfoques biogeográficos más utilizados. Está basada en las relaciones especie/área y especie/aislamiento (en relación a la distancia de la isla a tierra firme, continente u otra fuente de colonizadores), las cuales han sido estudiadas en numerosas ocasiones formando parte de la biogeografía ecológica. La primera relación, propone que el número de especies de una región está asociado o es dependiente del tamaño (área) de la misma y ha sido probada en una gran variedad de grupos de animales y plantas (MacArthur & Wilson, 1967; Connor & McCoy, 2001; Whittaker & Fernández Palacios, 2007). Por otra parte, la segunda relación destaca la influencia de la duración y el grado de aislamiento (distancia de la isla a una fuente proveedora de colonizadores), así como el tamaño de poblaciones aisladas en patrones de especiación y distribución (Whittaker, 1998; Whittaker et al., 2008).

A lo largo del tiempo las islas han atraído la atención de los biólogos como ventanas a la evolución y, el estudio de la ecología de poblaciones y comunidades (por ejemplo, Darwin, 1859; Wallace, 1880; MacArthur & Wilson, 1967). Por lo general, relativamente empobrecidas en riqueza de especies, la biodiversidad insular experimenta un cambio en la composición de la comunidad debido a procesos dinámicos de pérdida o ganancia de especies. Por un lado, la ganancia de especies a través de procesos como la inmigración y la especiación, y por otro la pérdida debido a la extinción. El punto de equilibrio alcanzando entre estos procesos reflejará la riqueza de especies insular (MacArthur & Wilson, 1967; Simberloff, 1974; Heaney, 1986; 2000). Durante muchos años las investigaciones de especialistas en biogeografía se centraron en la composición de plantas y animales de

ecosistemas aislados. Al principio, la biogeografía insular se centró en islas marinas (MacArthur & Wilson, 1967) y proporcionó conocimientos fundamentales sobre los mecanismos y procesos que intervienen en la distribución de la biodiversidad. Posteriormente, la investigación correspondiente se ha extendido a los ecosistemas continentales. Además de las conocidas islas oceánicas, existen hábitats terrestres en ambientes continentales que son ecológicamente aislados del área circundante y que forman islas rodeadas por una matriz contrastante (Porembski & Barthlott, 2000). En este sentido, según Itescu (2018) dentro de los sistemas insulares se pueden reconocer dos tipos: las llamadas islas verdaderas, que corresponden a una porción aislada de tierra completamente rodeada por agua en el océano o una masa de agua dulce y, por otro lado, los sistemas tipo isla (Island-like systems), donde se encuentran incluido cualquier tipo de hábitat aislado, excepto las porciones de tierra rodeadas por agua. Un ejemplo de estos sistemas tipo isla son los afloramientos rocosos aislados o inselbergs, que se encuentran distribuidos en todo el mundo y representan sistemas continentales con una distribución aislada. En estos sistemas aislados el contraste con su matriz es de tipo ambiental. Esto se genera por la elevación y el sustrato rocoso que presentan los inselbergs, en contraposición con su entorno de matriz de menor altitud, pendiente y sustrato sin rocas. Debido a esto, los inselbergs son considerados como sistemas topográficos tipo isla (Itescu, 2018).

Las especies habitantes de los Inselbergs, contribuyen significativamente a la diversidad regional, situación que se observa tanto en regiones templadas como tropicales (Brady et al., 2005; Jacobi & Carmo, 2008; Gibson et al., 2012; van der Ent et al., 2015). Los escenarios ambientales ofrecidos por los inselbergs incluyen hábitats que representan desafíos y oportunidades para la vida, fomentando la evolución de especies endémicas con rasgos de historia de vida especializados (Porembski & Barthlott, 2000; Brady et al., 2005; Yates et al., 2011; Poot et al., 2012). Además de ser considerados como “sistemas de tipos isla”, los ecosistemas de inselbergs son reconocidos como islas antiguas de bajo contraste, cuyas características se enmarcan en poseer un origen mayor a doscientos años y que tanto isla como matriz poseen una fase similar (terrestre) (Watson, 2002). En general, este tipo de islas se caracteriza por tener una biota integrada principalmente por especies compartidas con la matriz, así como también, en menor medida, endemismos tanto de especies como de adaptaciones (Burke et al., 1998; Porembski & Barthlott, 2000).

La biogeografía insular proporciona un contexto para examinar patrones de colonización, aislamiento, persistencia y extinción de especies (Whittaker, 1998; Whittaker et al., 2008). Estos patrones se pueden utilizar para revelar la evolución de procesos que impulsan la especiación, la diversidad y distribución de las especies en las comunidades de inselberg. En este sentido, la riqueza, abundancia y disposición de las especies pueden estar influenciadas por muchos factores. Por este motivo, se han propuesto varias hipótesis para poder explicar los procesos o fenómenos por los cuales las especies se distribuyen dentro de un paisaje. Aquí haremos referencia a tres de ellas: la hipótesis del tamaño del parche (relación especie-área), la de la heterogeneidad del hábitat y la de la matriz.

El incremento general del número de especies registradas con el aumento del área de muestreo, conocida como la relación especie-área (SAR), es uno de los patrones fundamentales estudiados en biogeografía (MacArthur & Wilson, 1967; Rosenzweig, 1995; Whittaker & Fernández Palacios, 2007). Uno de los principales modelos utilizados para describir esta relación fue propuesto por Arrhenius (1921), mediante una ecuación que relaciona la riqueza de especies y el tamaño del área con la intervención de dos constantes (Whittaker & Fernández Palacios, 2007). De esta manera, el efecto de la dependencia de la escala en la diversidad ha sido muy importante para entender patrones de distribución y composición de especies; considerando que es bien aceptado que los parámetros SAR pueden ser diferentes entre tipos de comunidades vegetales y escalas espaciales (Crawley & Harral, 2001; Pan, 2013; Matthews et al., 2016). Esta relación ha sido estudiada en los ecosistemas de Inselbergs en diferentes grupos vegetales y en su mayoría coinciden que el tamaño (superficie) del inselberg tiene una gran influencia sobre la riqueza y abundancia de especies (Villa et al., 2018; Henneron et al., 2019). Sin embargo, es escaso este tipo de análisis para diferentes grupos animales. Un estudio pionero del estudio en animales y su relación con el área de los inselbergs fue realizado por Michael et al., (2008) analizando una gran proporción y diversidad de tipos de Inselbergs y de reptiles de Australia. Michael et al., (2008), hallaron una relación positiva entre el aumento de la riqueza de reptiles y el tamaño de los parches (inselbergs).

Una de las piedras angulares de la ecología es la hipótesis de la heterogeneidad del hábitat, la cual se ha probado con éxito en varios estudios empíricos en diferentes biomas y taxones. La misma asume que los hábitats más complejos estructuralmente (entorno diverso

y heterogéneo) pueden proporcionar más nichos y diversas formas de explotar los recursos ambientales y, de esta manera, incrementar la diversidad de especies (Pianka, 1966). En la mayoría de los hábitats, las comunidades vegetales son las que determinan la estructura física del ambiente y, por lo tanto, tienen una influencia considerable en la distribución e interacción de especies animales. La heterogeneidad del hábitat también es un componente de los entornos insulares terrestres como los inselbergs, que proporcionan un mosaico de hábitats que facilita la persistencia de especies y diversidad. En este sentido, Michael et al., (2008) observaron un efecto de la complejidad del hábitat sobre la diversidad de reptiles de los inselbergs, la cual se relaciona positivamente con la complejidad estructural y con el tipo geomorfológico del mismo. Sin embargo, las investigaciones en relación a la fauna son reducidas y los trabajos que existen en la bibliografía científica, se refieren en general a cómo influye la heterogeneidad del hábitat, en la diversidad y en la variabilidad de rasgos intraespecíficos de especies de plantas en inselbergs (Burke, 2003; Porembski & Barthlott, 2000).

Con el paso del tiempo, los estudios en ecología empezaron a prestar mayor atención a las formas en la que la matriz puede influir en la distribución y dinámica de la población de organismos que habitan en ecosistemas aislados (Gascon et al., 1999; Ricketts, 2001). Se ha demostrado que la relación isla-matriz varía en relación a distintos factores como el tipo de matriz, el tamaño y el estado de conservación de la misma, entre otros (Burke, 2002 a,b; 2003). Michael et al., (2008) observaron que aquellos paisajes circundantes variados y continuos en cuanto a la vegetación nativa influyen positivamente en la diversidad de reptiles de los inselbergs, respecto de aquellos rodeados por paisajes fragmentados con relictos de vegetación nativa. En este sentido, la ecología del paisaje afecta principalmente en la colonización del inselberg por parte de especies provenientes del paisaje circundante (especies derivadas de la matriz, Watson 2002). Al igual que en los casos anteriores en los inselbergs la mayoría de los estudios refieren al análisis de la influencia de la matriz respecto a la composición florística.

4.1.2. En relación a lo expuesto anteriormente, en el presente capítulo se plantean los siguientes objetivos:

- A. Evaluar el efecto del tamaño de parche (cerro) (teoría del tamaño de parche) sobre la diversidad de especies.
- B. Evaluar la influencia de la complejidad estructural del hábitat (teoría de la heterogeneidad del hábitat) en cada cerro sobre la diversidad de especies.
- C. Evaluar la influencia del paisaje circundante de los cerros (teoría de la matriz) sobre la diversidad de especies dentro de los parches (cerros).

4.2. METODOLOGÍA

4.2.1. Muestreo de anfibios y reptiles.

El mismo se llevó a cabo como se detalla en el Capítulo I, en la sección “Diseño experimental y metodología de los muestreos”.

Además, se utilizaron datos provenientes de muestreos de la herpetofauna (Piñeiro et al., en prensa) (Capítulo II, Anexo 2.I) realizados en refugios naturales, como debajo de rocas y troncos, entre vegetación, agujeros y grietas, utilizando la metodología de "inventarios completos de especies" para capturar y registrar los animales (Scott, 1994).

4.2. 2. Análisis de datos

Para evaluar si la diversidad varía con el tamaño del área, se calculó el tamaño del área que abarca cada uno de los cerros a partir de imágenes satelitales y mediante el uso de polígonos medidos en hectáreas utilizando el software GoogleEarth. Además, se calculó para cada cerro la diversidad alfa de la comunidad de anfibios y reptiles en estudio, utilizando la propuesta de Hill (1973) que relaciona la riqueza de especies y las abundancias relativas de las mismas en distintos órdenes de q (ver Capítulo II). Finalmente se utilizó una regresión lineal para tener una estimación de la relación especie/área, y se analizó el número de individuos de especies endémicas en relación al área de los cerros previamente calculada a partir de datos no publicados obtenidos de Odriozola (2014).

Para determinar la influencia de la complejidad estructural del hábitat en la diversidad de especies, se midió en cada cerro el número de roquedales presentes como variable de heterogeneidad del hábitat. Los roquedales representan unidades discretas y dispersas en cada cerro, que resultan fácilmente cuantificables. Sobre el entorno de estos roquedales se establecen asociaciones vegetales en directa relación con las rocas y con el suelo que los rodea. Los roquedales representan el hábitat principal y exclusivo de la especie endémica *Homonota taragui*, mientras que también es utilizado, junto con las porciones de suelo y vegetación de pastizal, por el taxón endémico en proceso de descripción *Ameivula* sp.. Dado el patrón de que las especies endémicas resultan un fiel reflejo de su relación con el hábitat y la mayor abundancia de sus poblaciones respecto de

las especies no endémicas, se realizó un análisis adicional considerando únicamente a las dos especies endémicas mencionadas. Finalmente, a los fines prácticos de los análisis consideramos por lo tanto que un mayor número de roquedales representa una mayor complejidad del hábitat en cada cerro.

Para determinar la influencia de la matriz en la composición de especies de los inselbergs se calculó el porcentaje de las especies que están presentes en el ecosistema de inselberg y que además se encuentran en la llanura circundante (matriz). De este modo se evaluó si los inselbergs estudiados responden al patrón general de los Inselbergs alrededor del mundo. Esto es, que ellos se hallan caracterizados principalmente por especies provenientes de la matriz y en menor medida especies endémicas. Teniendo en cuenta que, tanto el cerro Nazareno (Nz) como el cerro Chico (Ch) están muy próximos entre si y sujetos a presiones similares, en el presente trabajo se analizaron ambos en conjunto.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Relación especies/área

Las comparaciones de diversidad muestran que a pesar de que para $q=0,1$ el cerro Nz fue más diverso y para $q=2$ el cerro Ch fue el más diverso, no se observaron diferencias significativas en la diversidad alfa entre los cerros para ningún orden de q , ya que los intervalos de confianza se superpusieron a lo largo del perfil (Tabla 4.I, Fig. 4.1). En cuanto a la extensión en tamaño, el cerro Nz registro una mayor extensión con un área de 42 ha, el doble del tamaño que el cerro Ch, el cual registró una extensión de 20 ha (Tabla 4. II).

Tabla 4. I. Valores de diversidad alfa verdadera para tres órdenes de q (qD) obtenidos para los cerros Nazareno y Chico. EE: error estándar; $qD.LCL$ y $qD.UCL$: intervalo de confianza inferior y superior, respectivamente.

	Orden	qD	EE	$qD.LCL$	$qD.UCL$
Nazareno	0	17	1.78	13.72	20.50
	1	7.25	0.79	5.61	8.53
	2	4.10	0.49	3.14	5.10
Chico	0	14	1.99	11.08	17.08
	1	7.14	0.78	5.67	8.18
	2	5.23	0.57	4.32	6.04

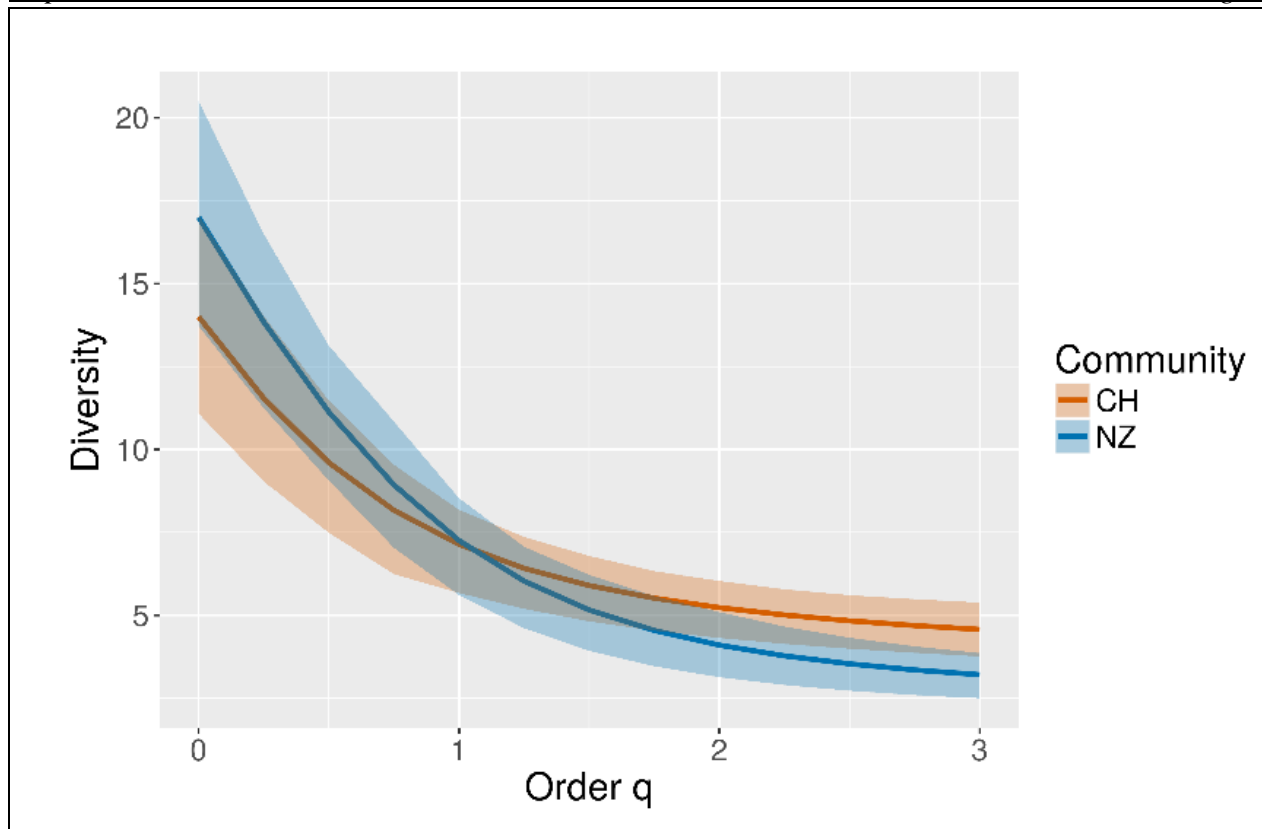


Figura 4.1. Perfil de diversidad alfa verdadera para los cerros Nazareno (NZ) y Chico (CH).

Tabla 4.II. Comparación de los cerros Nazareno, Chico y Capara. ha: hectáreas. Abun, endémicas: número de individuos endémicos registrados en cada cerro.

	Cerro Nazareno	Cerro Chico	Cerro Capará
Área (ha)	42.22	20.14	35.83
Roquedales	36	22	27
Riqueza	17	14	15
Abun, endémicas	44	23	29

La regresión lineal muestra que existe una relación positiva entre el tamaño del área y el número de especies siendo el cerro de mayor tamaño (Nz) el que presentó el mayor número de especies, y que el modelo explica el 83% de la variación. En cuanto al número de individuos de especies endémicas asociado al tamaño del cerro, se observó nuevamente una relación positiva, el modelo explica el 79% de la variación (Fig. 4. 2).

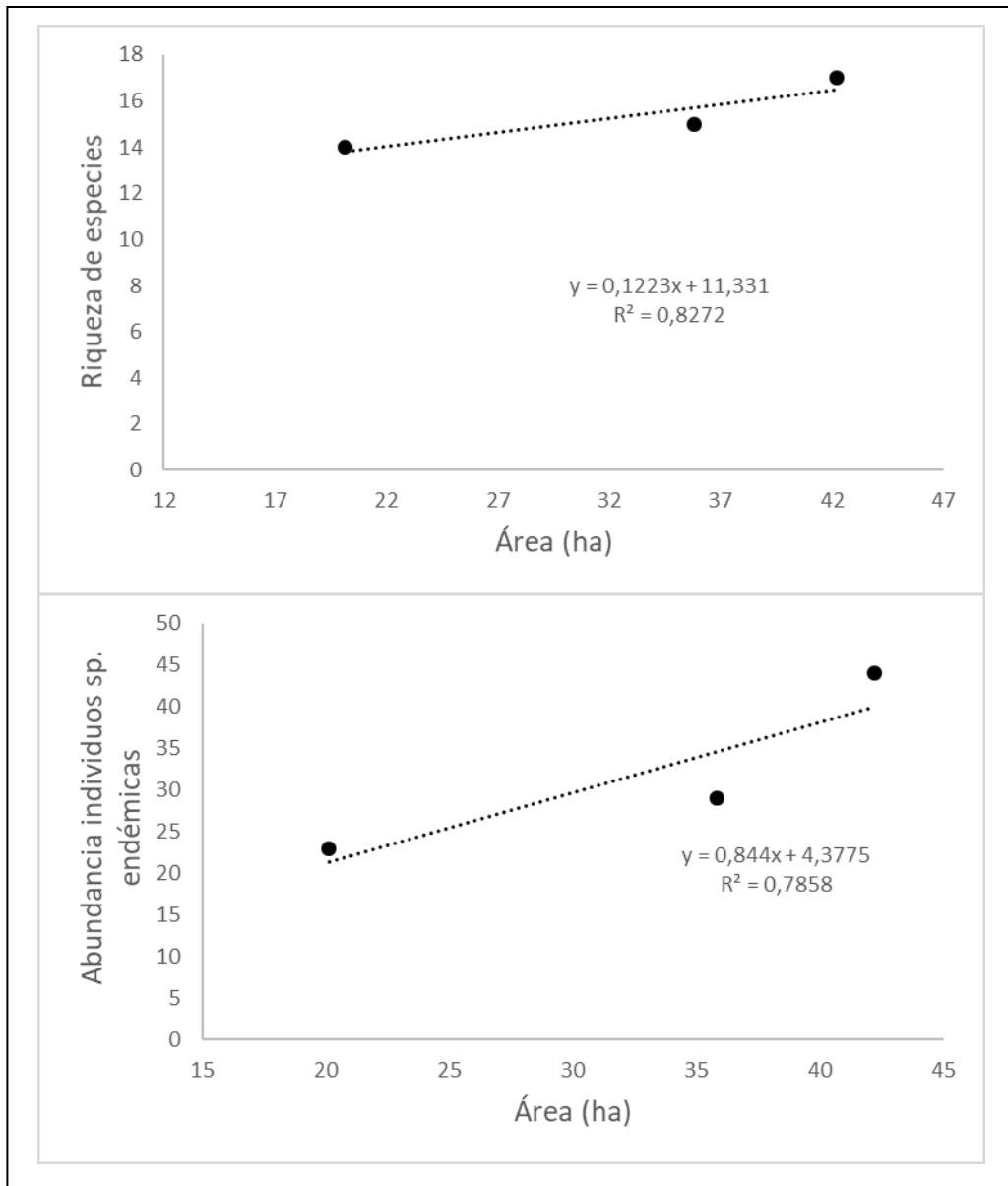


Figura 4.2. Relaciones de (Superior) especie/área y de (Inferior) individuos de especies endémicas/área en los Cerros Nazareno, Chico y Capará.

4.3.2 Heterogeneidad del hábitat

El conteo de roquedales como medida de complejidad estructural del hábitat, arrojó como resultado que el cerro Nz presenta mayor heterogeneidad, seguido por el cerro Capará y finalmente el cerro Ch fue el menos heterogéneo (Tabla 4.II). Como resultado de la regresión lineal, relacionando heterogeneidad con número de especies, se obtuvo que ambas presentan una relación positiva, aumentando el número de especies junto con la heterogeneidad y el modelo explica el 99% de la variación. Adicionalmente, teniendo en cuenta la abundancia de individuos de las especies endémicas de reptiles, se observó también una relación positiva entre el número de individuos y la heterogeneidad del hábitat (Fig. 4.3).

4.3.3. Influencia de la matriz

A partir de la comparación entre la composición de especies del ecosistema de Inselberg y la llanura circundante, se observó que la matriz contiene el 63% de las especies registradas en el Inselberg. Realizando el análisis separando anfibios y reptiles, se evidencia que la llanura contiene al 92% de las especies de anfibios registradas en el Inselberg. Por otro lado, en la matriz no fue registrado algún individuo perteneciente a las especies de reptiles encontradas en el ecosistema de Inselberg.

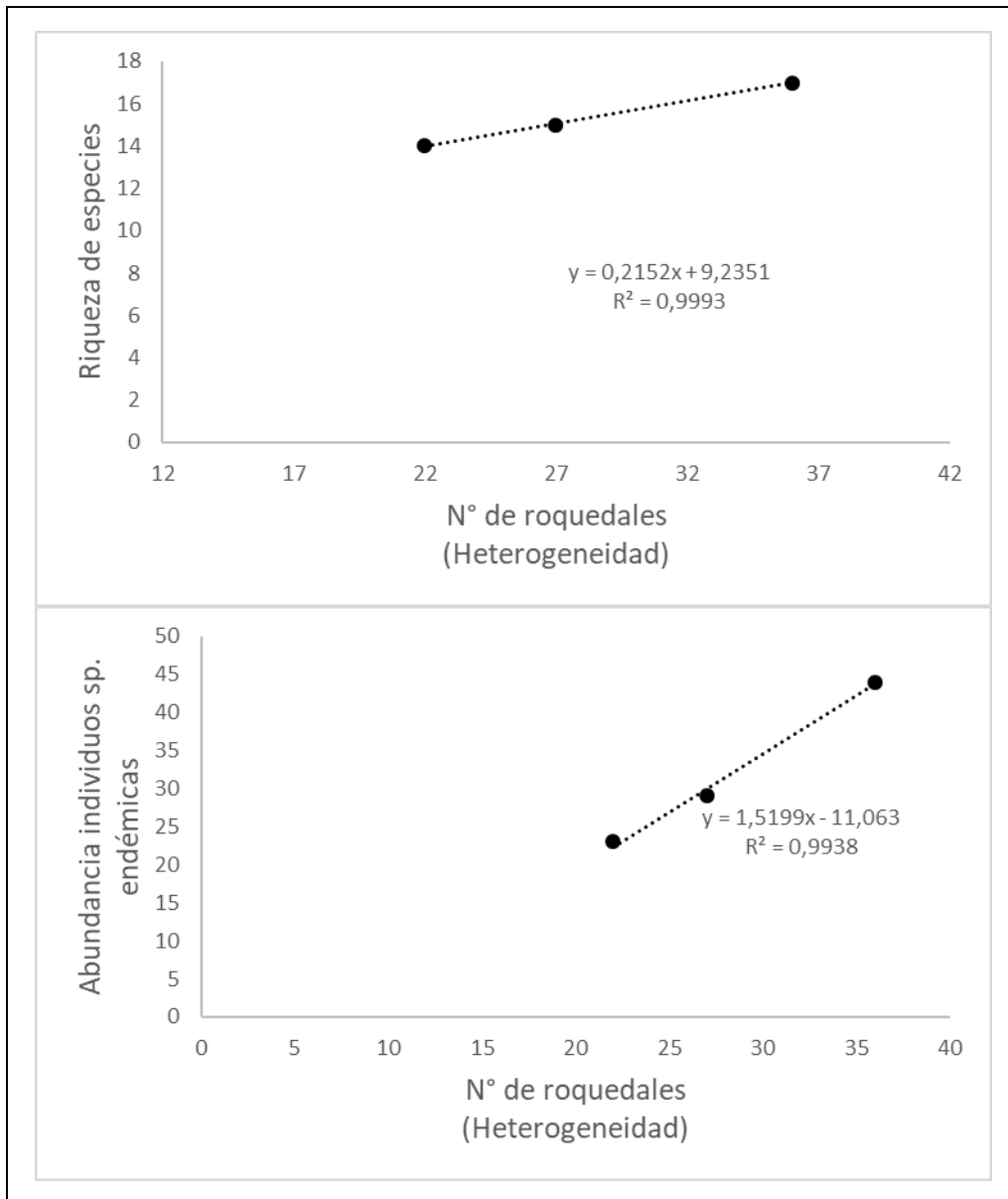


Figura 4.3. Relaciones de (A) especie/heterogeneidad y de (B) individuos de especies endémicas/heterogeneidad en los Cerros Nazareno, Chico y Capará

4.4. DISCUSIÓN

4.4.1. Relación especies/área

Los ecosistemas de inselbergs son reconocidos por ser sistemas de tipo isla, por lo que las hipótesis relacionadas a los ecosistemas aislados son, en parte, aplicables a estos entornos, y la hipótesis de la relación especie/área no es la excepción. En el presente trabajo se observó cómo el cerro Nazareno, el cual es dos veces más extenso que el cerro Chico, posee una mayor diversidad en relación a los ordenes de q_0 y q_1 (riqueza y frecuencia de especies). Esto concuerda con la hipótesis mencionada y también pudo ser demostrado por Michael et al. (2008), quienes observaron cómo la diversidad de reptiles varía en relación al tamaño del parche en ecosistemas de inselbergs en Australia. En adición, en un estudio de vegetación de inselbergs de Venezuela, Villa et al. (2018) concluyen que el tamaño de los parches posee una gran influencia sobre la riqueza de especies de plantas, así como también sobre la estructura de la comunidad. Si bien los valores de q_2 fueron mayores en Ch que en el Nz, este orden de “q” tiene su enfoque en el número de especies muy abundantes (dominancia) por lo que tiene poca relación con la hipótesis especie/área puesta a prueba.

En el mismo sentido la regresión lineal realizada con los tres cerros nos brinda una aproximación de cómo la riqueza tiene una relación positiva con el aumento del área, si bien se precisan más estudios para reafirmar esta relación en los cerros estudiados. La evidencia científica indica que es de esperar que en este tipo de ecosistemas el número de especies aumente con el área. Además, esta relación positiva también pudo observarse con el número de individuos de las especies endémicas, donde el cerro Nazareno (mayor tamaño) fue el que presentó el mayor número de especímenes de taxones endémicos, seguido por el cerro Capara y, por último, el cerro Chico (menor tamaño). Esto puede explicarse en relación a que cuanto mayor sea el tamaño del inselberg aumenta la posibilidad de presentar mayor cantidad y variedad de hábitat disponible para cada especie (Whittaker & Fernández Palacios, 2007), tal como sucede en el presente caso en estudio, donde el entorno rocoso es utilizado por las especies *Homonota taragui* y *Ameivula* sp., así como también por otros reptiles, y también anfibios.

4.4.2 Heterogeneidad del hábitat

Los reptiles representan un excelente modelo para el análisis de biogeografía de islas, por su afinidad a los sustratos rocosos componentes habituales de la conformación estructural de los Inselbergs. La hipótesis sobre la diversidad de especies en relación a la heterogeneidad del hábitat ha sido ampliamente estudiada, y aunque varía según el grupo de estudio, su relación positiva ha sido constada en la mayoría de las investigaciones (Tews et al., 2004). En el presente trabajo de tesis, pudo observarse cómo el cerro con mayor disponibilidad de roquedales (característica asociada a la heterogeneidad) está asociada a una mayor riqueza de especies y la abundancia de individuos. Si bien estos resultados corresponden a las especies de reptiles endémicos, es posible extrapolarlo al resto de la herpetofauna, al asumir que los hábitats estructuralmente complejos pueden proporcionar más nichos y diversas formas de explotar los recursos ambientales y así incrementar la posibilidad de establecimiento de más especies. Una tendencia similar fue encontrada por Michael et al. (2008) en un estudio sobre inselbergs de Australia, donde observaron que la diversidad de reptiles se relaciona positivamente con la complejidad estructural y con el tipo geomorfológico del mismo. Teniendo en cuenta la clasificación de la condición de los afloramientos rocosos (ver Michael & Lindemayer, 2018) los inselbergs del Paraje Tres Cerros presentan una buena condición en cuanto al mantenimiento y conservación del estado de su vegetación y su complejidad estructural. En vista a esto y entendiendo que una mayor heterogeneidad del hábitat posibilita una mayor riqueza de especies, asegurar el cuidado y la conservación del número y la estructura de los roquedales presentes en cada uno de los cerros es un ítem a tener presente en los planes de manejo para la conservación en el Paraje Tres Cerros. En este sentido, considerando que la extracción del recurso rocoso es una de las principales amenazas que afectan que este tipo de ecosistemas alrededor de mundo (Porembski et al., 2016; Fitzsimons & Michael, 2017; Michael & Lindemayer, 2018), esta actividad debería ser prohibida como premisa fundamental para la conservación de estos ecosistemas y su biodiversidad.

4.4.3. Influencia de la matriz

En la comparación entre el ecosistema de Inselberg y la matriz, se observó que la matriz alberga gran parte de las especies encontradas en el Inselberg. Esta situación puede

ser esperable teniendo en cuenta que el aislamiento entre inselberg y matriz es de tipo ambiental, sin que existan barreras físicas, tal como sucede en relación a las islas oceánicas. Este patrón responde a lo definido por Watson (2002), donde las islas de bajo contraste (donde se encuentran incluidos los inselbergs) se caracterizan por poseer un gran número de especies provenientes de la matriz. A pesar de que corresponde a otro grupo taxonómico, similares resultados fueron registrados para estudios de vegetación en Inselbergs de Namibia (Burke, 2002a). Por otro lado, Michael et al., (2008) observaron también que los inselbergs poseen varias especies de reptiles provenientes de la matriz y que la riqueza de especies se ve influenciada por las características de la matriz. Resaltando que los paisajes circundantes variados y continuos en cuanto a la vegetación nativa son los que influyen positivamente en la diversidad de reptiles de los inselbergs, en comparación a aquellos rodeados por paisajes fragmentados con relictos de vegetación nativa. Haciendo una diferenciación entre los grupos analizados (anfibios y reptiles), el Inselberg y la matriz comparten casi la totalidad de las especies de anuros y en este caso no se registraron especies compartidas de reptiles. Como fue oportunamente mencionado en el capítulo II, esta situación revela la importancia de estos ecosistemas rocosos para las distintas especies de reptiles. Por otro lado, los inselbergs son también utilizados por varias especies de anfibios y si bien faltan estudios que lo demuestren, estos aprovecharían los recursos de alimentación y refugio disponibles en el entorno rocoso, mientras que la matriz con las llanuras de inundación representaría el principal sitio utilizado para la reproducción. Teniendo en cuenta que, tanto el cerro Nazareno como el cerro Chico, están muy próximos entre si y sujetos a presiones similares, en el presente trabajo solo pudo analizarse la influencia de la matriz en base a la composición de especies. Para poder explorar si el tipo de matriz influye en la diversidad de especies de anfibios y reptiles de los Inselbergs de Paraje Tres Cerros, futuros estudios deberán enfocarse en el cerro Capará y su llanura circundante.

En los últimos 20 años la matriz de los Inselbergs del Paraje Tres Cerros se ha ido modificando drásticamente con el surgimiento y continuo incremento de los monocultivos forestales. Éstos, a diferencia de la histórica práctica de ganadería extensiva que se realiza en la región sobre los pastizales naturales, producen un impacto directo sobre la estructura original de la vegetación, reemplazándola completamente produciendo efectos directos e

indirectos nocivos para la biodiversidad. Entre los efectos causados por los monocultivos forestales, recientemente, Gangenova et al., (2018) han demostrado como la homogenización del hábitat producto de los monocultivos forestales afectan a la composición y estructura de las comunidades de anuros, tanto en hábitats terrestres como acuáticos del bosque Atlántico de Argentina. La actividad forestal en el Paraje Tres Cerros continúa incrementando su superficie, reemplazando y reduciendo la matriz original de pastizales en la actualidad. Los cerros originalmente aislados por diferencias ambientales naturales, comienzan a estar más aislados por un contraste aún mayor dado por los ambientes artificiales. A pesar de no haberse podido analizar los efectos de la variación del estado de la matriz, por tener ambos cerros estudiados una matriz en común, en este estudio se observó que la presencia de especies comunes al inselberg y la matriz, representan de hecho el flujo entre las poblaciones de estas especies. En esta relación de interflujo, el Inselberg actuaría como reservorio y área de conservación para las especies, pero su dependencia con la matriz para el intercambio poblacional sería determinante para el mantenimiento de poblaciones saludables. Por lo tanto, la gestión y manejo de la naturaleza en el Paraje Tres Cerros, en un escenario de continuo avance de la industria forestal, debería incorporar la conservación de espacios naturales en la matriz para mantener el flujo de especies y la salud de las poblaciones en los inselbergs.

4.4.1 Comentarios finales

Existen en la literatura varias menciones sobre el funcionamiento como verdaderas islas y la importancia de los ecosistemas de Inselbergs para el enriquecimiento de la diversidad regional, la distribución de las especies y los endemismos. Los Inselbergs del Paraje Tres Cerros no son la excepción, pudiendo constatarse esto tanto en grupos de plantas y animales. Este trabajo brinda aproximaciones de cómo este ecosistema único en la provincia de Corrientes responde a algunos de los lineamientos generales de la teoría de biogeografía de islas, en este caso enfocado a anfibios y reptiles. En la Argentina, no son muchos los trabajos en relación a esta temática para este tipo de ecosistemas, por lo que el presente trabajo ayuda a enriquecer y sumar información al funcionamiento de los Inselbergs en nuestro país y en el mundo. Si bien quedan cuestiones por resolver, esta

primera aproximación sirve como un punto de partida para abordar nuevos interrogantes sobre diferentes aspectos biogeográficos de los Inselberg del paraje Tres Cerros. La investigación científica aún pendiente en el contexto geológico tendiente a responder preguntas sobre los procesos y tiempos de elevación de estos cerros y la evolución de su geomorfología, serán claves para interpretar el estudio biogeográfico de las especies endémicas allí presentes.

4.5. BIBLIOGRAFÍA

1. Arrhenius O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* 9: 95-99.
2. Brady KU, Kruckeberg AR & Bradshaw Jr HD. 2005. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 243-266.
3. Burke A, Jürgens N & Seely MK. 1998. Floristic affinities of an inselberg archipelago in the southern Namib desert-relic of the past, center of endemism or nothing special? *Journal of Biogeography* 25: 311-317.
4. Burke A. 2003. Inselbergs in a changing world – global trends. *Diversity and Distribution* 9: 375-383.
5. Burke A. 2002a. Island–matrix relationships in Nama Karoo inselberg landscapes. Part I: Do inselbergs provide a refuge for matrix species? *Plant Ecology* 160: 79-90.
6. Burke A. 2002b. Island matrix relationships in Nama Karoo inselberg landscapes Part II: Are some inselbergs better sources than other? *Plant Ecology* 158: 41-48.
7. Connor EF & McCoy ED. 2001. Species – Area relationships. *Encyclopedia of Biodiversity* 5: 397-411.
8. Crawley MJ & Hurrall, JE. 2001. Scale dependence in plant biodiversity. *Science* 291: 864-868.
9. Darwin CR. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London, England.
10. Fitzsimons JA & Michael DR. 2017. Rocky outcrops: A hard road in the conservation of critical habitats. *Biological Conservation* 211: 36-44.
11. Gangenova E, Zurita GA & Marangoni F. 2018. Changes to anuran diversity following forest replacement by tree plantations in the southern Atlantic forest of Argentina. *Forest Ecology and Management* 424: 529-35.
12. Gascon C, Lovejoy TE, Bierregaard RO, Malcolm JR, Stouffer PC, Vasconcelos HL, Laurance WF, Zimmerman B, Tocher M & Borges S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91: 223-229.

13. Gibson N, Meissner R, Markey AS & Thompson WA. 2012. Patterns of plant diversity in ironstone ranges in arid south western Australia. *Journal of Arid Environments* 77: 25-31.
14. Heaney LR. 1986. Biogeography of mammals in Southeast Asia: estimates of rates of colonization, extinction, and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 127-165.
15. Heaney LR. 2000. Dynamic disequilibrium: a long-term, large-scale perspective on the equilibrium model of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 9: 59-74.
16. Henneron L, Sarthou C, de Massary JC & Ponge, JF. 2019. Habitat diversity associated to island size and environmental filtering control the species richness of rock-savanna plants in neotropical inselbergs. *Ecography* 42: 1536-1547.
17. Hill M. 1973. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.
18. Itescu Y. 2018. Are island-like systems biologically similar to islands? A review of the evidence. *Ecography* 42: 1-17.
19. Jacobi, CM & Carmo FF. 2008. The contribution of ironstone outcrops to plant diversity in the Iron Quadrangle, a threatened Brazilian landscape. *Ambio* 37: 324-326.
20. MacArthur RH & Wilson EO. 1967. *The theory of island biogeography*. – Princeton Univ. Press.
21. Matthews TJ ET AL. 2016. Island species–area relationships and species accumulation curves are not equivalent: an analysis of habitat island datasets. – *Global Ecol. Biogeogr.* 25: 607-618.
22. Michael DR, Cunningham RB & Lindenmayer DB. 2008. A forgotten habitat? Granite inselbergs conserve reptile diversity in fragmented agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 45: 1742-1752.
23. Michael DR & Lindenmayer DB. 2018. *Rocky Outcrops in Australia: Ecology Conservation and Management*. Csiro Publishing 176 p.

24. Morrone JJ. 2004. Homología biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida. Cuadernos del Instituto de Biología No. 37. Universidad Nacional Autónoma de México, 199 p.
25. Odriozola MP. 2014. Complementariedad y solapamiento entre los nichos espacial y temporal de tres especies sintópicas de lagartijas del Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina. Unpublished Bachelor thesis Universidad Nacional del Nordeste Corrientes Argentina, 37p.
26. Pan, X. 2013. Fundamental equations for species-area theory. *Scientific Reports* 3: 1-3.
27. Pianka ER. 1966. Convexity, desert lizards and spatial heterogeneity. *Ecology* 47: 1055-1059.
28. Piñeiro JM, Cajade R, Hernando AB, Curtis A, Ingaramo MR & Marangoni F. 2021. The isolated rocky outcrops of northeastern Argentina and their role on the herpetofauna conservation. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias. En prensa.*
29. Poot P, Hopper SD & van Diggelen JMH. 2012. Exploring rock fissures: does a specialized root morphology explain endemism on granite outcrops? *Annals of Botany* 110: 291-300.
30. Porembski S & Barthlott W. 2000. Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions. *Ecological Studies* 146 Springer-Verlag Berlin, 524 p.
31. Porembski S, Silveira FA, Fiedler PL, Watve A, Rabarimanarivo M, Kouame F & Hopper SD. 2016. Worldwide destruction of inselbergs and related rock outcrops threatens a unique ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 25: 2827-2830.
32. Ricketts TH. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist* 158: 87-99.
33. Rosenzweig M. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press.
34. Scott Jr NJ. 1994. Complete species inventories. In: Heyer WR, Donnelly MA, McDiarmid RW, Hayek LC & Foster MS (Eds) *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press Washington DC, p. 73-80.

35. Simberloff DS. 1974. Equilibrium theory of island biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 161-182.
36. Tews J, Brose U, Grimm V, Tielborger K, Wichmann MC, Schwager M & Jeltsch F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92.
37. van der Ent A, Jaffré T, L'Huillier L, Gibson N & Reeves RD. 2015. The flora of ultramafic soils in the Australia–Pacific Region: state of knowledge and research priorities. *Australian Journal of Botany* 63: 173-190
38. Villa PM, de Siqueira Cardinelli L, Magnago LF, Heringer G, Martins SV, Campos PV, Rodrigues AC, Neri AV & Meira-Neto JAA. 2018. Relación especie-área y distribución de la abundancia de especies en una comunidad vegetal de un inselberg tropical: efecto del tamaño de los parches. *Revista de Biología Tropical* 66: 937-951.
39. Wallace AR. 1880. *Island Life*. Macmillan & Co., London.
40. Watson DM. 2002. A conceptual framework for studying species composition in fragments, islands and other patchy ecosystems. *Journal Biogeography* 29: 823-834.
41. Whittaker RJ. 1998. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. Oxford University Press, Oxford.
42. Whittaker RJ & Fernandez-Palacios JM. 2007. *Island Biogeography: Ecology, Evolution and Conservation*. Second Edition. Oxford (UK): Oxford University Press.
43. Whittaker RJ, Triantis KA & Ladle RJ. 2008. A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography* 35: 977-994.
44. Yates C, Gibson N, Pettit NE, Dillon R & Palmer R. 2011. The ecological relationships and demography of restricted ironstone endemic plant species: implications for conservation. *Australian Journal of Botany* 59: 692-700.
45. Zunino M & Zullini A. 1995. *Biogeografía: La dimensión espacial de la evolución*. Milán, Casa Editrice Ambrosiana.

CAPÍTULO V

Conclusiones generales



“YVITY”

Cerro en idioma guaraní. Vista de la ladera sur del cerro Nazareno desde la llanura.

5.1. CONCLUSIONES GENERALES

Desde el comienzo de su estudio los ecosistemas de inselbergs han sido reconocidos y valorados alrededor del mundo por los diferentes atributos que los caracterizan como refugios de importancia para la flora y fauna. En el mismo sentido, desde sus inicios el estudio de los inselbergs del Paraje Tres Cerros ha ido dilucidando la importancia de estos ecosistemas para la biodiversidad. El desarrollo intensivo de investigaciones a partir del año 2010, fue reafirmando esta idea y demostrando la importancia que posee tanto para los distintos grupos de plantas, así como también animales (invertebrados y vertebrados). Esta importancia también se demuestra en el aspecto socio-cultural y arqueológico (ver capítulo D). Por lo tanto, no ha representado un mero capricho la generación de un convenio para la gestión y creación de un área natural protegida, sino que responde a una valoración múltiple de estos ecosistemas que pone de manifiesto una necesidad primordial de proteger la integridad de este ecosistema único en la provincia de Corrientes. El presente trabajo de tesis es un aporte importante para seguir ampliando la interpretación funcional de los ecosistemas de Inselberg, y es el primero en su tipo a nivel mundial en brindar una perspectiva integradora a partir del estudio multifocal de los anfibios y reptiles. Las conclusiones abordadas incrementarán y promoverán la valoración y protección de estos ecosistemas al tiempo que extenderán sobre sus cimientos nuevos interrogantes a responder en la búsqueda apasionante de la verdad científica sobre el funcionamiento de estos ecosistemas a partir de la unificación del conocimiento.

Del presente trabajo de tesis se destacan las siguientes conclusiones.

5.1.1 *Diversidad*

- Albergando un 36% de la herpetofauna conocida de la provincia Corrientes en tan solo un 0,5% de superficie de la misma, representando un refugio para especies amenazadas e incluyendo endemismos, se concuerda con la hipótesis de que los inselbergs del PTC representan un ecosistema de gran importancia para la conservación de estos grupos animales.

- El Inselberg representa un sitio significativamente más diverso que su entorno de matriz y la composición de especies de esta última representa un subconjunto de la del Inselberg. En consecuencia, los principales esfuerzos de conservación deberían focalizarse en este ecosistema del Paraje Tres Cerros, teniendo en cuenta que los Inselbergs pueden funcionar como refugio y reservorio de especies.
- Los dos componentes topográficos del Inselberg, Cerro y Pedimento, se observan como una unidad de biodiversidad sin diferencias significativas entre ellos y con varias especies en común.
- El entorno rocoso presente en el Cerro es importante principalmente para las especies de reptiles, mientras que el Pedimento, el cual incluye cuerpos de agua, es un sitio más importante para los anfibios.
- Teniendo en cuenta su periódico anegamiento la llanura (matriz) representa el sitio más importante para los anfibios y su reproducción.
- Los cerros Nazareno y Chico son muy parecidos en hábitats, microhábitats y recursos disponibles, viéndose reflejado en su similar diversidad de especies.
- Los tajamares fueron los ambientes más diversos en riqueza de especies, representando ambientes de gran interés para su protección y conservación dentro del área de los pedimentos.
- La importancia considerable para la representatividad de especies de anfibios y reptiles observada en cada uno de los ambientes estudiados del Inselberg sugiere una valoración ambiental integral del ecosistema.
- Comparada con otras áreas de conservación de la provincia de Corrientes, los inselbergs del PTC poseen un alto valor de importancia teniendo en cuenta su

extensión, riqueza de especies, presencia de especies endémicas y especies incluidas bajo algún grado de amenaza.

5.1.2 *Ecología*

- En general, la mayoría de las especies anuros de los Inselbergs del PTC analizadas no presentaron dimorfismo sexual en el tamaño corporal, excepto en *Melanophryniscus atroluteus* y *Leptodactylus latinasus*. Además, tienen tamaños corporales que se encuentran intermedios en el rango de los hallados en otros estudios.
- Nuestro estudio mostró que no existe un efecto de los Inselberg sobre el tamaño corporal de las especies que lo habitan. Por lo que sugerimos que los Inselbergs no serían los responsables de las variaciones fenotípicas inter-específicas.
- Las tres especies de anuros de los Inselbergs del PTC analizadas alcanzan la madurez sexual entre el primer y segundo año de vida, y la longevidad varía entre 5 y 6 años. Además, no existen diferencias significativas entre sexos, tanto en la edad de madurez sexual como en la longevidad.
- Es importante para futuros estudios en los Inselbergs del PTC, aumentar y focalizar los esfuerzos y las estrategias para determinar el rol de este ecosistema en aspectos relacionados a la ecología poblacional de las especies.

5.1.3 *Biogeografía*

- El funcionamiento de los inselbergs responde a los lineamientos y relaciones de la biogeografía de islas, teniendo en cuenta la relación positiva encontrada de la riqueza y el número de individuos de las especies endémicas, con el aumento del área de los cerros.
- En los inselbergs del PTC la heterogeneidad del hábitat, generada en gran medida por los roquedales y su entorno inmediato, es muy importante para la diversidad. Al

igual que lo que plantea la hipótesis de la heterogeneidad del hábitat, la riqueza y el número de individuos de las especies endémicas, tienen una relación positiva con el aumento de la complejidad estructural (roquedales) de los cerros.

- Los inselbergs del PTC responden a mismos patrones biogeográficos observados en otros inselbergs alrededor del mundo (por ej.: gran diversidad en poca extensión, endemismos, refugio para especies amenazadas).
- Teniendo en cuenta la reducida extensión y la importancia de este ecosistema para numerosas especies de animales y plantas, así como también los servicios ecosistémicos que brinda, es necesario asegurar la protección y el mantenimiento integral de los Inselbergs del Paraje Tres Cerros. Una protección y uso sustentable no debe ir en detrimento de las actividades agropecuarias que aquí se desarrollan. Por lo tanto, intentar incluir a este ecosistema dentro de una categoría de protección que plantee un ordenamiento territorial acorde a la integración entre la conservación de la naturaleza y la producción agropecuaria sustentable lo antepuesto es una actividad a poner en consideración en decisiones futuras.

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

<i>Figuras</i>	<i>Pág.</i>
Figura 1.1. Ubicación del Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina.....	17
Figura 1.2. Perfil de vegetación de los inselbergs del Paraje Tres Cerros.....	18
Figura 1.3. Vistas panorámicas de los cerros.....	18
Figura 1.4. Imagen satelital de la disposición de las trampas.....	23
Figura 1.5. Ambientes muestreados, asociados a los inselbergs.....	24
Figura 1.6. Esquema de trampa de caída y refugio artificial.....	26
Figura 1.7. Foto de trampa de caída y refugio artificial.....	26
Figura 1.8. Ambientes muestreados en la llanura circundante.....	29
Figura 2.1. Esquema del diseño para el estudio de la diversidad.....	50
Figura 2.2. Variación temporal de la riqueza.....	59
Figura 2.3. Variación temporal de la abundancia.....	59
Figura 2.4. Riqueza de especies y abundancia de individuos para Inselberg y Llanura.....	60
Figura 2.5. Perfil de diversidad alfa verdadera para Inselberg y Llanura.....	61
Figura 2.6. Rango abundancia de las especies registradas en Inselberg y Llanura.....	62
Figura 2.7. Riqueza de especies y abundancia de individuos para Cerro y Pedimento.....	64
Figura 2.8: Perfil de diversidad alfa verdadera para Cerro, Pedimento y Llanura.....	65
Figura 2.9. Rango abundancia de las especies registradas en Cerro, Pedimento y Llanura.....	66
Figura 2.10. Riqueza de especies y abundancia de individuos para cerro Nazareno y Chico.....	67
Figura 2.11: Perfil de diversidad alfa verdadera para los cerros Nazareno y Chico.....	68
Figura 2.12. Rango abundancia de las especies registradas en los cerros Nazareno y Chico.....	69
Figura 2.13. Riqueza de especies y abundancia de individuos para los ambientes.....	70
Figura 2.14. Perfil de diversidad alfa verdadera para los ambientes.....	73
Figura 2.15. Rango abundancia de las especies registradas en los ambientes.....	74
Figura 2.16. Análisis comparativo de la importancia de cada área.....	77
Figura 3.1. Medidas morfométricas registradas.....	126
Figura 3.2. Técnica esqueletocronológica.....	129
Figura 3.3. Medición de las secciones en el software Image-Pro Plus.....	130
Figura 3.4. Comparación de la LHC y el peso entre macho y hembras.....	134
Figura 3.5. Corte transversal de falange de <i>Scinax fuscovarius</i>	139
Figura 3.6. Estructura de edades de <i>Scinax fuscovarius</i>	140
Figura 3.7. Modelo de crecimiento de <i>Scinax fuscovarius</i>	141
Figura 3.8. Corte transversal de falange de <i>Odontophrynus americanus</i>	142

Figura 3.9. Estructura de edades de <i>Odontophrynus americanus</i>	143
Figura 3.10. Modelo de crecimiento de <i>O. americanus</i>	144
Figura 3.11. Corte transversal de falange de <i>M. atroluteus</i>	146
Figura 3.12. Estructura de edades de <i>Melanophryniscus atroluteus</i>	146
Figura 3.13. Modelo de crecimiento de <i>Melanophryniscus atroluteus</i>	147
Figura 4.1. Perfil de diversidad alfa verdadera para los cerros.....	173
Figura 4.2. Relaciones de especie/área y de individuos de especies endémicas/área.....	174
Figura 4.3. Relaciones de especie/heterogeneidad y de individuos de especies endémicas/heterogeneidad.....	176

<i>Tablas</i>	<i>Pág.</i>
Tabla 2.I. Riqueza de especies de anfibios y abundancia por ambiente.....	57
Tabla 2.II. Riqueza de especies de reptiles registradas y abundancia por ambiente.....	58
Tabla 2.III. Valores de diversidad alfa verdadera para Inselberg y la llanura.....	61
Tabla 2.IV. Valores de disimilitud para las comunidades de herpetozoos.....	63
Tabla 2.V. Valores de diversidad alfa verdadera para Cerro, Pedimento y Llanura.....	65
Tabla 2.VI. Valores de diversidad alfa verdadera cerros Nazareno y Chico.....	68
Tabla 2.VII. Valores de diversidad alfa verdadera para los ambientes.....	72
Tabla 2. VIII. Valores de disimilitud para las comunidades de herpetozoos de los ambientes....	75
Tabla 2. IX. Comparación de la herpetofauna de los inselbergs del Paraje Tres Cerros (PTC) con otras áreas naturales de la provincia de Corrientes.....	76
Tabla 3.I. Resultados del MANOVA variables morfológicas.....	133
Tabla 3.II. Resultados de ANOVAs univariantes variables morfológicas.....	133
Tabla 3.III. Valores medios \pm DE variables morfológicas.....	135
Tabla 3.IV. Relación (LHC) y (DH).....	137
Tabla 3.V. Parámetros estadísticos de la estructura de edades.....	138
Tabla 4. I. Valores de diversidad alfa verdadera para los cerros Nazareno y Chico.....	172
Tabla 4.II. Comparación de los cerros Nazareno, Chico y Capara.....	173

AGRADECIMIENTOS

Es imposible que no me invadan los recuerdos y la nostalgia al finalizar esta tesis. Me traslado a la planificación de las campañas, el viaje interminable hasta la Cruz acompañado de charlas, mate y música, el temblequeo de la camioneta por el camino de ripio hasta llegar a los cerros. Llegar al quincho de la Higuera Cué, picar algo, armar el “campamento” y salir con la recorrida por las trampas. Volver ya con las piernas cansadas y con ansias de prender un fueguito y disfrutar de un mate a la tardecita con amigos y compañeros, mientras se comparten anécdotas y se planifica la comida. El que tenga una imagen de mí en lo cerros, además de caminando con la mochila por todos lados, será juntando leña, haciendo fuego siempre, con los verdes junto a la parrilla, olla o disco, sin dudas lo disfrutaba. Lluvia, tormentas, sol quemante, viento, frío y calor, pasamos por todas las condiciones, pero siempre con la mejor onda y predisposición de todas las personas con la que me toco compartir. No me alcanzarían los dedos para escribir todas las vivencias y recuerdos en los cerros, pero tengo la certeza de que los llevaré siempre conmigo y agradezco a todos por eso.

Sentarse a escribir esta sección encierra un sinfín de sensaciones, arrancando por el recuerdo de mis padres diciendo que siempre hay que ser agradecido en la vida y que es una acción reconfortante. Recordar todas las personas y personajes que me acompañaron durante todo el proceso de esta tesis y de mi formación sin dudas me hace sentir muy afortunado de haberlos cruzado en mi camino. A pesar de no ser alguien que se exprese muy seguido (los que me conocen estarán largando una sonrisa mientras leen), intentaré con la ayuda de mi incondicional “che irū”, el mate, escribir algunas líneas tratando de no olvidarme de nadie.

Mis eternos agradecimientos a cada persona que aportó su granito de arena, aún sin imaginarlo que lo estaba haciendo.

- A mi familia, los viejos Silvia y José Luis, por ser el cimiento que me sostiene, por enseñarme y formarme como persona. A mis hermanos, Ceci, Foli, Jose y a Bele e Yrupecha por sus buenas vibras y acompañarme siempre. Todo mi amor y agradecimiento para ustedes que siempre están ahí aguantándome con su incondicional apoyo.
- A toda mi familia, tíos y primos, los Piñeiro, los Buyatti y todos mis parientes del corazón. A mi abuelo Víctor “Popo” y al tío Edu, que me acompañan desde algún lugar.

- A Federico Marangoni, mi director, primero que nada, por haberme permitido trabajar bajo su dirección y por la confianza depositada, cuando todavía no me conocía y me decía “Luismi”. Por su acompañamiento, enseñanzas, por el aguante y sobre todo la paciencia en este último tramo. Por los consejos y charlas de la vida mientras compartimos un mate o algún morfi, donde fuimos generando un aprecio mutuo. Siempre te estaré agradecido chamigo.
- A Rodrigo Cajade, mi co-director, por la confianza desde el primer momento cuando todavía era un estudiante de la Licenciatura. Podría escribir un capítulo para agradecerte amigo, la persona responsable de que hoy este en este camino, de bancarme y seguir inyectándome energías para seguir en este andar de la ciencia. Por tu amistad, tu acompañamiento y buenas vibras en todo momento. A vos, Cami, Balti, Vicen y Amandita les agradezco infinitamente y saben del aprecio que mi familia y yo tenemos por ustedes, que ya son parte de la nuestra.
- A la Lic. Alejandra Hernando, una gran persona y compañera, por contribuir en mi formación como profesional, por sus enseñanzas, ayuda y buena predisposición en todo momento, siempre firme y dispuesta para aportar su asistencia para resolver cualquier situación.
- A la Lic. Beatriz Álvarez de Avanza, por aceptar co-dirigirme en el desarrollo de mi beca Doctoral, por su ayuda y predisposición y abrirme las puertas del Laboratorio de Herpetología.
- A mis compañeras y amigas del LABIDECOV, las “descon” Azul y Marita. A Azul, por bancarse todas las campañas conmigo y el ruido de mis botas bien temprano a la mañana, por su ayuda en los preparados del laboratorio y toda la papeleta de becas, informes y de más. A Marita por su ayuda con los análisis estadísticos, por su asistencia en las campañas y en el laboratorio. A ambas por la por su buena onda siempre, por esas tentadas de risas eternas que hacían más llevadera la jornada del laburo en el lab., por esas juntadas para morfar algo y pasar un buen momento.
- A mis compañeros y amigos del Laboratorio de Biología de los Cordados, Alejandra, Cami, Martin, Cinthia, Rodri, Juanma, Adán, Nati, David, Luz, Azul, Marita, Anto, Andrea, Pedro, por su buena predisposición siempre, por las juntadas y por los momentos vividos en la cátedra.

- A los integrantes del Laboratorio de Herpetología por hacerme sentir como uno más desde el primer momento, en especial a Migue y Paloma por su estar siempre dispuestos ante cualquier pedido o ayuda.
- A Luciano Fusco, Silvina Echeverria, Laura Leiva y al resto de los integrantes del LabInPro por su amabilidad y permitirme utilizar el microscopio para el fotografiado de los cortes.
- A José Luis, Ariel y Matias por tantos kilómetros recorridos hasta los cerros y su buena onda siempre.
- A la familia Giordani y Forestadora S.A, en especial a Ruth y Agustín por su calidez humana y permitirme el ingreso y trabajar en la estancia La Higuera Cué. Por brindarnos las comodidades del lugar para que podamos desarrollar nuestro trabajo.
- Al personal que forma o formó parte de La Higuera Cué, Don Soto y familia, Torito, Don Miguel, Pinto, Don Manuel, Fernández, Gomez y el resto de la peonada, gracias por recibarnos y asistirnos siempre con buena predisposición, por los mates y charlas y esos inolvidables partidos de fútbol.
- A los dueños de las estancias Las Marías, Estancia Buena Vista, La Palmita por abrirnos las puertas de sus establecimientos; y a todos los vecinos del Paraje Tres Cerros, por su hospitalidad.
- A Pedro Cuaranta, por su asistencia en el campo y en el laboratorio, por estar siempre dispuesto a ayudar y por su contante buena energía.
- A Rama Nuñez, un hermano de la vida, por su ayuda como DG, por la imagen de portada, enseñarme a usar Photoshop y su acompañamiento siempre. Gracias hermano.
- A Nacho Contreras, por su ayuda con los mapas e imágenes de elevación digital.
- A Melisa, Raúl, Graciela, Marcos y los Monti cuera, por acompañarme en este proceso y estar siempre pendientes.
- A mis amigos y compañeros de la facu, en especial a los “zopen” Adan, Nati, Luz; Juan, Mar, Adri, Mile, Emy y Cesar por su ayuda y buena onda.
- A mis a amigos de la vida (Gato, Rama, Emilio, Enano, Ubi) y a los del fútbol (Aldo, Ferchu, Walter, Adán, Fede, Ruben, Fofi, Seba, Flakillo) por estar inyectando energía en todo momento.
- A todas las personas e investigadores con las que me toco compartir alguna campaña en los cerros.

- A la Secretaría de Investigación y Posgrado de la FaCENA, a Liz y Ángel por su asistencia durante todo el doctorado.
- Al Departamento de Fauna Silvestre, Dirección de Recursos Naturales, Ministerio de Producción, Trabajo y Turismo de la provincia de Corrientes por los permisos de colecta otorgados.
- Al Conicet, a la Dirección de posgrado, a la secretaria general de Ciencia y Técnica de la UNNE por brindarme los recursos para realizar esta tesis doctoral.

Seguramente me esté olvidando de alguien, pero no quiero terminar sin darles nuevamente las gracias a todos.

¡¡¡ETERNAMENTE GRACIAS!!!

