



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
ECOLOGÍA

DISTRIBUCIÓN, DIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN DE LAS RANAS DE CRISTAL
(ANURA: CENTROLENIDAE)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ANGELA MARÍA MENDOZA HENAO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

COMITÉ TUTOR: Dra. ELLA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
Dr. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

MÉXICO, MORELIA. AGOSTO, 2013.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dr. Aldo Aza Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
PR060113

Por medio de la presente me permito informarle usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 11 de mayo del 2013, se acordó por unanimidad la consideración al alumno Jairo para el examen de grado de Maestro en Ciencias Biológicas de la carrera Angélica María Mendoza Henao con número de cuenta 012451146 con la tesis (Título): "Distribución, diversidad y conservación de las Ranas de Cristo (Anura: Centrolenidae)" bajo la dirección del Dr. Hector Tránsito Ariza Weterson.

Presidente:	Dr. Oscar Alberto Flores Vilch
Vice:	Dr. Guillermo Barria Manríquez
Secretario:	Cs. Eric Viquez Hernández
Subsecretario:	Dr. Andrés García Aguayo
Sustituto:	Cs. Víctor Anaya Rodríguez

Quedo particularmente a su servicio.

Afirmación
"POR LA PAZ, HABLAR EL ESPERANZA"
Del 11 de mayo del 2013 a 2013 por el Dr. A. A.

Aldo Aza Martínez
Dr. Aldo Aza Martínez
Coordinador del Programa

AGRADECIMIENTOS

Agradezco en primera instancia al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por permitirme vincularme en esta maestría. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca para estudios de posgrado nacionales (México) 2011-2012 con la cual cubrí mis gastos durante mi maestría y la Beca Mixta 2012-2013 para Movilidad en el extranjero para realizar la estancia de investigación en la Universidad Tecnológica Indoamérica en Ecuador. Al programa de apoyo a los estudios de posgrado (PAEP) por el apoyo para presentar los resultados de este trabajo en el XVI Congreso de la Sociedad Mesoamericana para la Biología y la Conservación. Finalmente, a la doctora Ella Vázquez Domínguez y el doctor Enrique Martínez Meyer, miembros del Comité Tutorial por sus valiosos comentarios y apoyo durante todo este proceso.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Primero que nada quiero agradecer al Dr. Héctor Arita que me recibió en su laboratorio sin pensarlo dos veces y me permitió explorar nuevas facetas de la ecología. A los doctores Enrique Martínez y Ella Vázquez quienes me ayudaron a fortalecer mi trabajo con sus recomendaciones y su apoyo durante todo este proceso.

A los miembros del jurado de tesis, a Oscar Flores, Andrés Aguayo, Guillermo Ibarra y Víctor Arroyo por sus valiosos aportes con los que logré que ésta tesis pudiera ser leída y entendida por todo aquel que en algún momento llegue a interesarse por lo que aquí está escrito.

A Ernesto Vega, Alejandro Casas, Víctor Jaramillo, Ana María Noguez y nuevamente a Víctor Arroyo, quienes además de ser los profes que fortalecieron mi conocimiento durante la maestría se volvieron además unos amigos increíbles.

A Fabricio Villalobos, Luis Erasmo Letelier, Aly Valderrama, Lorena Ramírez, Miriam San José (Y) y a Pachi Fuentealba que me recibieron en sus hogares que se volvieron también mi hogar durante el tiempo que estuve en cada uno.

A Dani, a Leo y a Jimena que me hicieron sentir en familia en el laboratorio de los macros en cada instante que estuvimos ahí, charlando, riendo, debatiendo y todos los -endos habidos y por haber.

A Dolores Rodríguez por su infinita paciencia, sin ella definitivamente no habría podido hacer todo lo que hice en esta maestría y no hay forma de expresarle toda mi gratitud por eso.

A Juan Manuel Guayasamín y Elisa Bonaccorso que a pesar de los pormenores, me recibieron en Ecuador y me permitieron hacer parte de su equipo aunque haya sido por poco tiempo. A Jane Lyons y a todo el personal de la Reserva las Galarias por dejarme visitar tan extraordinario lugar. A Carlos Ponce, doña Marta Ponce y don Carlos Ponce quienes me abrieron las puertas de su casa en el

momento más crítico y me permitieron conocer Ecuador desde una perspectiva que no hubiera sido posible de ninguna otra forma.

A toda la banda del CiEco, del CIGA y del chilango, a Ángela, Gaby, Liz, Mariana, Nando, Majito, Sergio, Susana, Julio, Johnny, Alicia, Alex, Héctor, Jenny, Erik, Eugenia, Aline, Rodrigo, Gabriel, Fabi, Chino, Iraís, Camilo, Oso, Leonardo, Pauloc, Pao, Karina, Moni, Edison, Rafa, Salo, Daniel, Lucy, Erika, Margarita, Dainíz, Aseneth, Ángel y Ana Laura. Gracias a todos por hacerme sentir en familia en este hermoso país, por todo lo reído, paseado, conocido, probado, bailado... por todo!

A México, este hermoso país que me abrió sus puertas y me acogió con todo su calor, que me dio la posibilidad de vivir y estudiar aquí durante estos dos años y me hizo sentir como si no estuviera en un país ajeno al mío.

A mi hermanita putativa Laura A. Rengifo, sin ella simplemente no hubiera sido capaz de dar el gran paso de salir de mi ciudad, de mi país a aventurarme a hacer una maestría en el extranjero.

Finalmente, a mi mamá, a mi abuelita y a Carlos, que se aguantaron que esta niña decidiera irse sola a otro país. Sin su apoyo incondicional no hubiera podido culminar este posgrado.

DEDICATORIA

*A mi mamá, a mi abuelita y a mi tío Jaime
que los quiero demasiado
... y los extraño muchísimo*



ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
INTRODUCCIÓN.....	5
OBJETIVOS.....	7
ANTECEDENTES.....	8
<i>Ranas de cristal</i>	8
<i>Identificación de prioridades y vacíos</i>	10
<i>Matrices de presencia y ausencia (PAM)</i>	12
<i>Información filogenética en la conservación</i>	15
METODOLOGÍA.....	16
<i>Base de datos y medidas de diversidad y distribución</i>	16
<i>Desempeño de las áreas naturales protegidas</i>	19
<i>Análisis de gaps por sitios y por especies</i>	21
RESULTADOS.....	24
<i>Patrones de diversidad y rareza</i>	24
<i>Desempeño de las áreas protegidas</i>	28
<i>Análisis de vacíos</i>	29
DISCUSIÓN.....	35
<i>Efecto de la inclusión de la información filogenética</i>	40
CONCLUSIONES.....	43
LITERATURA CITADA	44
ANEXO 1.....	55

LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1. Distribución de la familia Centrolenidae (región verde del mapa) según la IUCN (2012).

Figura 2. Fotografías de algunas especies de centrolénidos. A) *Ikakogi tayrona*, B) *Nymphargus rosada* C) *Sachatamia punctulata* D) *Vitreorana helenae*

Figura 3. Matrices de presencia-ausencia (PAM) en el análisis de los patrones de diversidad y distribución. Cada fila representa una especie mientras que cada columna representa un sitio. En los análisis tradicionales (a, b), el área de distribución de las especies o la diversidad de especies en los sitios se calculan mediante la suma de los elementos a lo largo de filas (R-modo) o columnas (modo-Q), respectivamente. En el modo Rq, se incorpora la diversidad de especies (totales de columna) de los sitios en los que la especie focal se produce para generar el campo de la diversidad. En el modo Qr, se incorpora el área de distribución (total de las filas) de las especies presentes en el sitio focal para generar el campo de dispersión

Figura 4. a) Estimación de los índices de diversidad filogenética y endemismo filogenético en una comunidad hipotética de cinco especies (A-D) presentes en cuatro localidades. b) La diversidad filogenética es calculada por medio de la suma de las longitudes de las ramas de las especies contenidas en una localidad. El endemismo filogenético es obtenido al sumar la relación entre la longitud de las ramas presentes en la localidad y el área de distribución en la que se presentan. c) El valor de Range Phylogenetic Diversity para cada especie se obtiene del promedio de los valores de diversidad filogenética de los sitios en los que se distribuye una especie y el valor de Range Phylogenetic Endemism corresponde a longitud total de la rama de cada especie, dividido por el número de cuadrantes en el que se presenta.

Figura 5. Porcentaje empírico de protección del ideal descrito para cada especie (eje Y) según el área de distribución de la misma (Eje X). En este caso, a la especie A se le asigna un valor negativo de protección, ya que se requiere incrementar su cobertura a 82% para alcanzar el mínimo de protección ideal. Del mismo modo, a la especie B se un valor positivo de protección ya que no sólo está cubierta sino que presenta un 22% más de protección respecto al mínimo ideal. Adaptado de Rodríguez et al (2004)

Figura 6. Gráfico de diversidad y área de distribución (gráfico RD) por especie, mostrando las prioridades de conservación establecidas por las variables de diversidad y rareza. Los valores de ambos ejes son proporcionales al número total de especies (149). El eje Y corresponde al área de distribución (número de cuadrantes ocupados por una especie) y el eje X al campo de diversidad (promedio del número de especies presentes en los sitios que componen el área de distribución de la especie). Los histogramas superior y lateral muestran la distribución de frecuencias de las dos variables.

Figura 7. Gráfico de diversidad y área de distribución (gráfico RD) por sitio, mostrando las prioridades de conservación establecidas por las variables de diversidad y rareza. Los valores de ambos ejes son proporcionales al número total de cuadros (1906). El eje Y corresponde a la riqueza de especies y el eje X corresponde al campo de dispersión (media del área de distribución de las especies presentes en el cuadrante focal). Los histogramas superior y lateral muestran la distribución de frecuencias de las dos variables.

Figura 8. Patrones geográficos de las cuatro variables de diversidad y rareza: (A) riqueza de especies, (B) campo de dispersión, (C) diversidad filogenética, y (D) endemismo filogenético. En (A) y (B) los mapas muestran el patrón para 149 especies; en (C) y (D) los mapas muestran el patrón para las 70 especies incluidas en los análisis filogenéticos. El último mapa (E) muestra la distribución de las áreas protegidas en el área de distribución de las ranas de cristal.

Figura 9. Valores de las características de diversidad y rareza en sitios protegidos (barras gris oscuro) y en los sitios sin protección (barras gris claro) teniendo en cuenta cinco puntos de umbral (5%, 10%, 25%, 33%, y 50%). Número encima de cada gráfico de barras se corresponde con el valor de p de la prueba de rangos de Wilcoxon.

Figura 10. Diferencias encontradas en la identificación de prioridades de protección mediante las dos variables de diversidad y rareza (riqueza de especies y campo de dispersión, mapa superior izquierdo) y mediante cuatro variables, al incluir la diversidad filogenética y endemismo filogenético (mapa inferior izquierdo). El mapa de la derecha muestra la diferencia en los valores de prioridad cuando se incluye información filogenética.

Tabla 1. Parámetros de diversidad y rareza aplicados en los análisis por sitios y por especies que se pueden extraer a partir de matrices de presencia-ausencia y de las matrices de especies por sitios que incluyen información filogenética.

Tabla 2. Coeficientes de correlación de Pearson y su p-valor (a partir de las pruebas de aleatorización) para la relación entre las variables de diversidad y rareza de ranas de cristal y el grado de cobertura dentro de las ANPs.

Tabla 3. Número de especies de centrolénidos por género incluidos en las categorías de prioridad de protección a partir de las cuatro variables de diversidad y rareza (Campo de diversidad, Area de distribución, Range Phylogenetic Diversity y Range Phylogenetic Endemism). La prioridad está definida en función de la suma de las variables para las que la especie era considerada desprotegida y prioritaria. En este sentido, las especies con mayor prioridad son las que fueron seleccionadas para un mayor número de variables.

Tabla 4. Matrices de coincidencias en las prioridades de conservación para las ranas de cristal identificadas a partir de los resultados con (filas) y sin (columnas) las variables filogenéticas. La prioridad está definida en función de la suma de las variables para las que el sitio o la especie fue considerada desprotegida y prioritaria, presentando un valor mínimo de 0 en ambos casos llegando a un máximo de 2 en el análisis sin variables filogenéticas y a un máximo de 4 en el análisis con todas las cuatro variables. Los sitios y las especies protegidas fueron excluidos.

RESUMEN

Considerando los cambios ambientales que amenazan la diversidad biológica, hay gran urgencia para evaluar las prioridades de conservación para los grupos especialmente vulnerables. En este trabajo se utilizó el concepto de los campos de la diversidad y dispersión para identificar las prioridades de conservación de las ranas de cristal (Centrolenidae) del Neotrópico, analizando al mismo tiempo los patrones de diversidad (riqueza de especies) y distribución (rareza geográfica), e incorporando información filogenética. De este modo, se obtuvieron cuatro parámetros que resumían la riqueza, la diversidad filogenética, el área de distribución y el endemismo filogenético para los sitios y para las especies. Los vacíos en la red existente de áreas protegidas fueron identificados mediante la correlación de estos cuatro parámetros respecto al grado de protección, en función de la presencia de áreas naturales protegidas. Se encontró que la mayoría de las especies de centrolénidos se encuentran en áreas de distribución extremadamente restringidas, y la familia presenta un bajo nivel de solapamiento de las mismas, lo que se traduce en patrones de diversidad relativamente baja y rareza extrema. Los sitios con mayor riqueza y diversidad filogenética se encontraron en el norte de los Andes y las zonas adyacentes de Centroamérica. Asimismo, los análisis de correlación mostraron un patrón opuesto al esperado si las áreas protegidas estuvieran ubicadas en los sitios de mayor diversidad y endemismo. Dichas correlaciones fueron significativas para riqueza de especies, diversidad filogenética, tamaño de área de distribución ($p < 0.001$ en estos casos), para el campo de diversidad y para la diversidad filogenética media en el área de distribución de cada especie ($p < 0.01$ en ambos casos). Por lo tanto,

los sitios y las especies que albergan mayor diversidad así como aquellos que contienen mayores niveles de endemismo, no están suficientemente representados en la red de las áreas naturales protegidas. Los vacíos identificados aquí se localizan principalmente en el Chocó y el norte de los Andes entre Colombia y Ecuador, regiones que han sido previamente consideradas de gran importancia para la conservación de la biodiversidad. Las especies *Nymphargus rosada* y *Sachatamia punctulata*, identificadas en el presente estudio como prioritarias para los cuatro parámetros, pueden actuar como especies sombrilla para la conservación de las ranas de cristal al ser especies que no sólo presentan elevados niveles de endemismo sino que albergan dentro de su área de distribución una gran riqueza de especies y elevada diversidad filogenética. Sin embargo, la falta de conocimiento sobre su ecología y sobre sus principales amenazas hace que sea necesario un esfuerzo mayor para cumplir este objetivo. Por otro lado, la inclusión de información filogenética permitió identificar regiones fundamentales en la historia evolutiva del grupo y por tanto que albergan gran diversidad morfológica y ecológica. Un ejemplo de esto fue el caso de la región del Escudo Guayanés que presentó altos niveles de diversidad y endemismo filogenéticos, pero que sería ignorada cuando se considerara sólo la riqueza de especies.

ABSTRACT

Considering the environmental changes that threaten biological diversity, there is great urgency to assess conservation priorities for particularly vulnerable groups. In this work were used the concept of diversity and dispersion fields to identify conservation priorities glass frogs (Centrolenidae) in the Neotropics, analyzing the patterns of diversity (species richness) and distribution (geographical rarity), and incorporating phylogenetic information in the process. Thus, four parameters were obtained by summarizing the richness, phylogenetic diversity, the range and phylogenetic endemism for sites and species. The gaps in the existing network of protected areas were identified by the correlation of these four parameters regarding the degree of protection, depending on the presence of protected natural areas. Most centrolenid species were in extremely limited ranges, and the family has a low degree of overlap thereof, which results in relatively low diversity patterns and extreme rarity. Sites with greater richness and phylogenetic diversity were found in the northern Andes and adjacent areas of Central America. Furthermore, correlation analysis showed a pattern opposite to that expected if protected areas were located at sites of greater diversity and endemism. These correlations were significant for species richness, phylogenetic diversity, range size ($p < 0.001$ in this case) to the diversity field and range phylogenetic diversity ($p < 0.01$ in both cases). Therefore, the sites and the species supporting greater diversity and those containing higher levels of endemism are not sufficiently represented in the network of protected natural areas. The gaps identified here are located mainly in the Chocó and north of the Andes between Colombia and

Ecuador, regions that have previously been considered of great importance for the conservation of biodiversity. *Nymphargus rosada* and *Sachatamia punctulata* species, identified in this study as a priority for the four parameters, can act as umbrella species for conservation of glass frogs to be species not only have high levels of endemism but inside its home range they have a high species richness and high phylogenetic diversity. However, the lack of knowledge about its ecology and its main threats makes it necessary to increase efforts to meet this goal. On the other hand, the inclusion of phylogenetic information allow to identified key regions in the evolutionary history of the group and therefore harboring morphological and ecological diversity. An example of this was the case of the Guiana Shield region that showed high levels of phylogenetic diversity and endemism, but that would be ignored when considered only species richness.

INTRODUCCIÓN

La biodiversidad está fuertemente amenazada por múltiples factores, como los cambios de uso de suelo, la contaminación, el cambio climático y la introducción de especies exóticas (Myers et al. 2000). Los anfibios son uno de los grupos más amenazados por los cambios ambientales, de modo que una de cada tres especies ha sido considerada dentro de las listas oficiales de amenaza (Stuart et al. 2004). En el Neotrópico se registran 2,916 especies de anfibios (49% del total mundial), de las cuales 1,145 especies (39%) se consideran amenazadas a escala global (Bolaños et al. 2008), las cuales se encuentran principalmente en Colombia (214 especies amenazadas), México (211), Ecuador (171) y Brasil (116).

Frente a este escenario, es urgente generar estrategias efectivas de conservación de anfibios en el neotrópico (Stuart et al 2004). Parte de esta labor la constituye la designación de áreas naturales protegidas (ANPs) que alberguen la diversidad biológica regional y sirvan como protección de la diversidad a largo plazo. Para ello, es indispensable el uso de la información disponible sobre la ecología e historia de vida de las especies. De este modo, es posible realizar una designación sistemática para mejorar el alcance y la eficacia de los análisis de establecimiento de prioridades de conservación (Loyola et al. 2009).

Esta labor puede ser fortalecida con la creciente información sobre la historia evolutiva y relaciones filogenéticas entre las especies, adquirida gracias al avance de las técnicas moleculares y bioinformáticas (Cavender-Bares et al. 2009). A partir de esta información, se pueden interpretar de manera más completa los patrones de diversidad y distribución de las especies y así favorecer

el mantenimiento de los procesos ecológicos y evolutivos a largo plazo dentro de las comunidades.

En este estudio se aplican nuevos conceptos que integran la información filogenética, de riqueza de especies y de endemismo en el establecimiento de prioridades de conservación para Centrolenidae, una de las familias de ranas del Neotrópico más diversas y amenazadas de la región (149 especies, con cerca del 36% de especies consideradas como amenazadas, IUCN 2010). Para ello, este trabajo toma ventaja de los procedimientos que integran simultáneamente la información de riqueza de especies y de área de distribución para llevar a cabo los análisis por sitios y por especie, y de este modo obtener una perspectiva integradora de las prioridades de conservación.

OBJETIVOS

Objetivo General

- Identificar áreas prioritarias de conservación de las ranas de cristal (Centrolenidae) por medio de la interpretación de los campos de diversidad y de dispersión.

Objetivos específicos

- Señalar los sitios con mayor número de especies raras usando las gráficas de diversidad y dispersión.
- Definir las especies prioritarias de conservación considerando su relación geográfica con las demás especies de la familia.
- Evaluar la efectividad del sistema de áreas naturales protegidas actual para la protección de los centrolénidos en el Neotrópico.
- Incluir información filogenética disponible en la determinación de prioridades de conservación para las ranas de cristal.

ANTECEDENTES

Ranas de cristal

La familia Centrolenidae, conocida comúnmente como ranas de vidrio o de cristal, incluye 12 géneros y 149 especies (Guayasamin et al. 2009). Las ranas de cristal se encuentran desde el sur de México pasando por Centroamérica y los Andes (desde Venezuela hasta Bolivia), la cuenca del río Amazonas, la región del escudo Guayanés, y los bosques atlánticos de Brasil y Argentina; sin embargo, gran parte de las especies se encuentran en los bosques tropicales del norte de los Andes (Figura 1, Ruiz-Carranza y Lynch, 1991).



Figura 1. Distribución de la familia Centrolenidae (región verde del mapa) según la IUCN (2012).

Los miembros de la familia son nocturnos y generalmente arborícolas (Figura 2). Se caracterizan por presentar el vientre parcial o totalmente transparente, a través del cual los órganos internos son visibles, ganándose así su nombre común. Depositán los huevos fuera del agua en rocas o en la vegetación

sobresaliente en los arroyos (Ruiz-Carranza y Lynch 1991). De acuerdo con la nomenclatura de Holdridge (1947), ocupan hábitats rivereños, sotobosque y el dosel de los bosques de hoja perenne y semi deciduos, bosques húmedos, bosques nubosos y los hábitats de páramo (Cisneros Heredia y McDiarmid 2007).

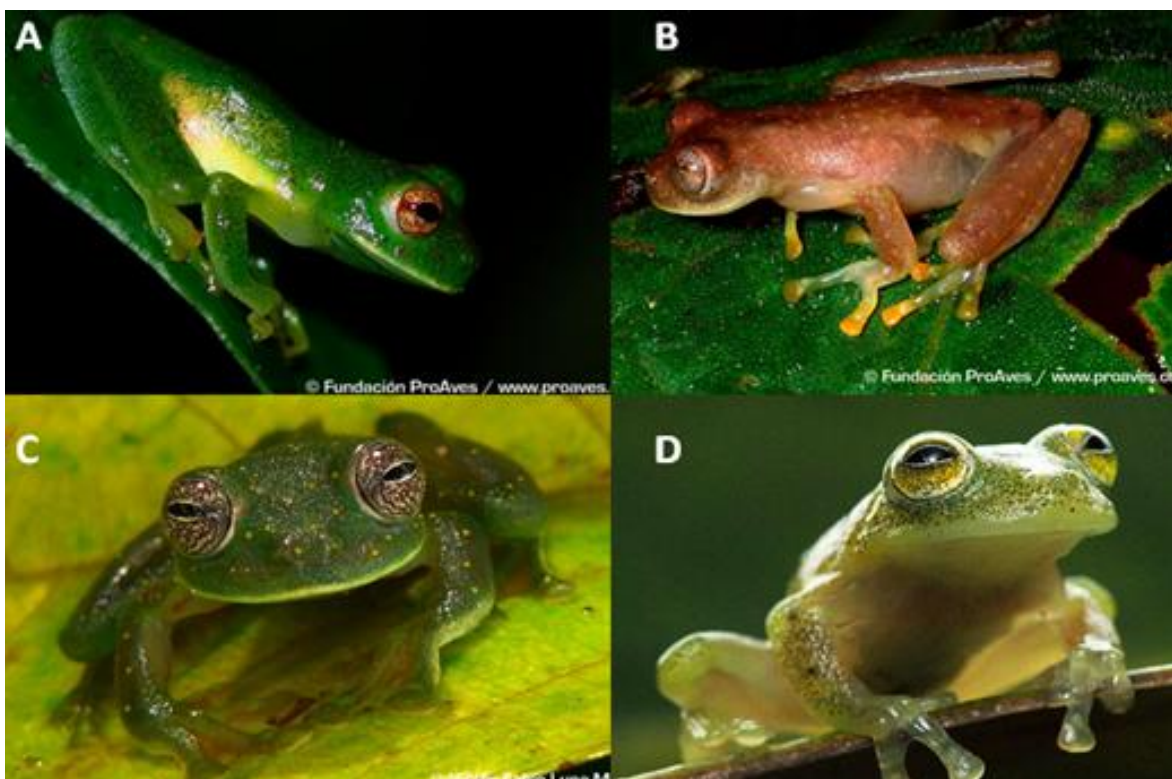


Figura 2. Fotografías de algunas especies de centrolénidos. A) *Ikakogi tayrona*, B) *Nymphargus rosada* C) *Sachatamia punctulata* D) *Vitreorana helenae*. Fotografías de Fundación Proaves y César L. Barrios

Debido a su dependencia por las quebradas y arroyos durante las primeras etapas de su vida y para la fase reproductiva, las ranas de cristal son muy sensibles a la alteración del hábitat, la contaminación y las enfermedades contagiosas (Hof et al. 2011). Por otra parte, la distribución restringida de muchas de las especies hace que la familia se considere como un grupo amenazado, ya que el 36% de las especies están en alguna de las categorías de riesgo de la

Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (6 especies en Peligro Crítico, 17 especies en Peligro y 29 especies Vulnerables, UICN 2010).

Identificación de prioridades y vacíos

Frente a la inminente amenaza que representa la pérdida y fragmentación del hábitat, así como el cambio climático global, las redes de ANPs representan una de las herramientas más efectivas para la conservación de la diversidad biológica (Possingham et al. 2006). A pesar de que incluso dentro de las ANPs la diversidad biológica no deja de ser totalmente vulnerable a presiones antrópicas (Laurance et al. 2012), siguen siendo refugios para especies y procesos ecológicos que no pueden mantenerse en paisajes alterados por actividades humanas. Además pueden servir como fuente de especies y procesos ecológicos fundamentales para el mantenimiento de la resistencia y resiliencia de los ecosistemas, contribuyendo así con su integridad a largo plazo. Debido a que los recursos humanos, económicos y de tiempo son escasos, la identificación de áreas prioritarias para la conservación debe realizarse a través de una estrategia eficiente de planeación, que maximice el nivel de protección de la diversidad y del endemismo, minimizando los costos (Margules y Pressey 2000; Margules et al. 2002).

Múltiples trabajos han surgido desde el reconocimiento de la necesidad de identificar las áreas prioritarias para la conservación. Por ejemplo, Rodrigues et al. (2004a, b) basándose en un análisis de vacíos global de la representación de la red de ANPs, proponen una estrategia de expansión de la red para cubrir los mamíferos, anfibios, tortugas y aves amenazadas. Ferrier et al. (2004) exploró las

posibles formas de evaluación de la cobertura de la biodiversidad, en particular la evaluación de los patrones de recambio para plantas e invertebrados. Asimismo, Eken et al. (2004) revisan el potencial para cambiar los análisis de vacíos a escalas más finas para la identificación de áreas puntuales como objetivos para la conservación. Por último, Bruner et al. (2004) evaluaron los costos probables de la gestión y la expansión del sistema de ANPs en países en desarrollo. Todo esto ha sido posible gracias a la formación de bases de datos mundiales, tanto de la distribución de las ANPs (IUCN/UNEP 2010), y de la distribución global de grupos taxonómicos como mamíferos, anfibios y peces de agua dulce (IUCN 2004)

La investigación reciente se ha centrado en la evaluación de la efectividad de las ANPs en la conservación de especies raras y amenazadas a nivel global o para determinados países o regiones (Buchanan et al. 2011; Fjeldsa et al. 2004; Funk y Fa 2010; Gaston et al. 2006; Jackson et al. 2009; Laurance et al. 2012; Rodrigues et al. 2004b). Se han propuesto diferentes enfoques para evaluar la efectividad de las ANPs existentes, cubriendo múltiples escalas desde genes hasta hábitats y ecosistemas completos (Gaston et al. 2008a). La estrategia más usada como aproximación a la biodiversidad sigue siendo el uso del número de especies presentes en un sitio (riqueza) y su grado de restricción espacial (endemismo o rareza) (Loyola et al. 2009).

El desarrollo de métodos para evaluar la eficacia de medidas de conservación en las áreas protegidas ha sido tema de diversas publicaciones en todo el mundo (ej, Ceballos 2007, Ervin 2003, Hockings 2003, Turner et al 2006), Un criterio útil para evaluar esta efectividad es tener en cuenta que el conjunto de

las ANPs debe cubrir un nivel de biodiversidad igual o superior a lo esperado si las áreas se distribuyen al azar (Deguise y Kerr 2006). Si el conjunto de ANPs coincide con las zonas que han sido identificadas como prioritarias, entonces debe encontrarse una correlación positiva entre el nivel de protección y la diversidad. De lo contrario, si la red de ANPs no se ha establecido en las zonas prioritarias identificadas, entonces tal correlación puede ser nula, o incluso negativa si se encuentran en sitios de baja diversidad. Adicionalmente, técnicas como el análisis de vacíos (*gaps*) permite la identificación de las zonas, especies, ecosistemas y/o procesos ecológicos que no estén debidamente preservadas dentro de la red de ANPs existente (Brooks et al. 2004; Margules y Pressey 2000).

Matrices de presencia y ausencia (PAM)

Al establecer prioridades de conservación y/o evaluar la eficacia de las redes de ANPs es fundamental conocer la distribución espacial de los organismos. En las escalas continentales o mundiales, los análisis de los patrones geográficos de la diversidad y distribución de especies se realizan normalmente utilizando matrices de especies por sitio, en el que las especies se organizan en filas y los sitios están ordenados en columnas. En estos casos, los elementos dentro de la matriz muestran algún atributo de una especie dada en un sitio particular, como por ejemplo, la presencia, abundancia o tamaño (Gaston et al. 2008a). La más simple de estas matrices es la matriz binaria de presencias y ausencias (PAM), en la que se muestran la presencia (1) o ausencia (0) de una especie en un sitio dado (Arita et al. 2012; Gaston et al. 2008a).

Cualquier matriz de especies por sitio puede ser analizada en dos maneras básicas: por columnas (análisis Q por sitios) y por filas (análisis R por especies). En una PAM, de la suma de elementos a lo largo de las columnas se obtiene la riqueza de especies de cada sitio, mientras que el procedimiento equivalente por filas produce el número de sitios en los que cada especie se encuentra, es decir, una medida de la amplitud de su distribución (Figura 3a,b). La riqueza de especies y el tamaño del área de distribución son los parámetros básicos para medir la diversidad de los sitios y la rareza geográfica (grado de restricción) de las especies, respectivamente (Arita et al. 1997).

Un procedimiento más amplio para extraer información de un PAM se ha propuesto recientemente (Arita et al. 2008). Por medio de la incorporación de información sobre la riqueza de especies de los sitios en los que se encuentra una especie dada, es decir, mediante la realización de un análisis Rq (por filas, luego por columnas), se genera el "campo de diversidad" de especies. El campo de diversidad es el conjunto de valores de riqueza de especies de los sitios en los que se encuentra una especie (Arita et al 2008; Villalobos y Arita 2010). En el análisis equivalente Qr (por columnas, luego por filas), se obtiene el conjunto de valores de área de distribución de las especies que se producen en un sitio dado. Este conjunto es el "campo de dispersión" de un sitio (Arita et al 2008; Graves y Rahbek 2005). El campo de diversidad permite la incorporación de un parámetro de la diversidad (riqueza) en los análisis por especies, mientras que el campo de dispersión integra un parámetro de distribución de las especies en los análisis de los sitios (Figura 3c, d). En los estudios de establecimiento de prioridades en

conservación, los análisis Rq y Qr permiten el uso simultáneo de parámetros de diversidad y distribución en los análisis por especies y sitios (Villalobos et al. 2013).

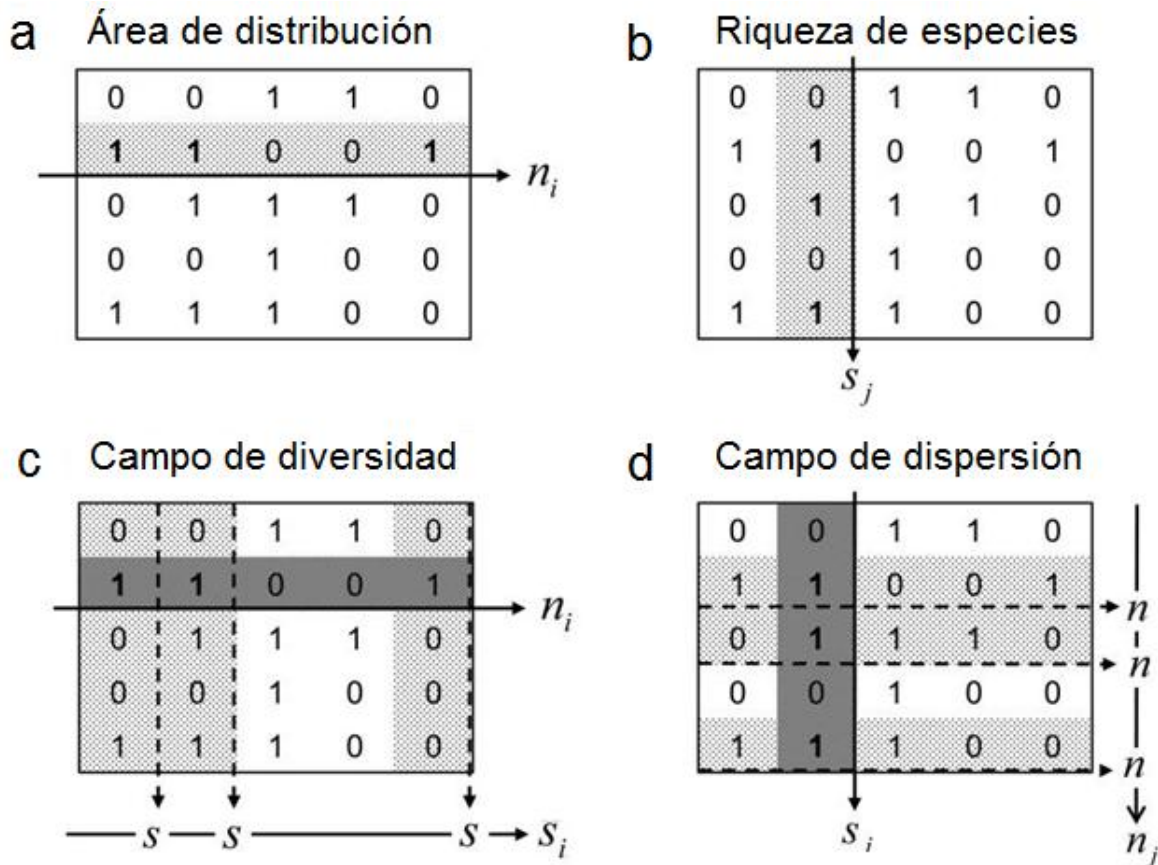


Figura 3. Matrices de presencia-ausencia (PAM) en el análisis de los patrones de diversidad y distribución. Cada fila representa una especie mientras que cada columna representa un sitio. En los análisis tradicionales (a, b), el área de distribución de las especies o la diversidad de especies en los sitios se calculan mediante la suma de los elementos a lo largo de filas (R-modo) o columnas (modo-Q), respectivamente. En el modo Rq, se incorpora la diversidad de especies (totales de columna) de los sitios en los que la especie focal se produce para generar el campo de la diversidad. En el modo Qr, se incorpora el área de distribución (total de las filas) de las especies presentes en el sitio focal para generar el campo de dispersión. Adaptado de Arita et al. (2008)

Información filogenética en la conservación

Las facilidades para el trabajo molecular han permitido que se generen bases de datos de información filogenética cada vez más completas y robustas. Por medio de la inclusión de esta información, es posible establecer prioridades teniendo en cuenta la diversidad filogenética y la historia evolutiva de los conjuntos de especies, que a su vez se pueden asociarse con procesos ecológicos (Cavender-Bares et al. 2009; Mouquet et al. 2012). Al conservar especies que pueden ser distantes en sus relaciones filogenéticas, se conserva del mismo modo la mayor cantidad de historia evolutiva en una comunidad (Cavender-Bares et al. 2009). En este sentido, considerando que la divergencia evolutiva se correlaciona con la disimilitud fenotípica (Felsenstein 1985, Harvey y Pagel 1991), las especies más distantes presentarán respuestas diferenciales más marcadas y por consiguiente, tenderán a ocupar nichos divergentes (Wiens et al. 2010). A pesar que han surgido discusiones sobre el uso de los índices de diversidad filogenética como indicadores de diversidad funcional (Winter et al. 2012), se ha demostrado que un sistema con mayor diversidad filogenética tendrá más opciones de responder a cambios de las condiciones ambientales que aquellos sistemas cuyas relaciones filogenéticas con mas agrupadas (Cadotte et al. 2012).

En el contexto actual, en las que las extinciones causadas por el ser humano no son aleatorias entre las especies sino que son taxonómicamente selectivas (Purvis et al. 2000), este tipo de criterios empiezan a ganar valor en las estrategias de conservación. Las propuestas para la inclusión de información filogenética dentro de las medidas de diversidad tienen una larga tradición (Faith 1992; May 1994),

pero sólo recientemente la cantidad y la calidad de las filogenias detalladas han permitido el uso generalizado de tales parámetros. Este criterio se ha empezado a incluir en la selección de prioridades de conservación (Vane-Wright et al. 1991; Collen et al. 2011; Isaac et al. 2012), lo que ha permitido demostrar el aporte de dicha característica, sobre todo cuando es difícil obtener información exacta de aspectos específicos de la ecología de las especies.

METODOLOGÍA

Base de datos y medidas de diversidad y distribución

Se recopiló la lista actualizada de especies de centrolénidos con base en publicaciones recientes de su filogenia (Guayasamin et al. 2009; Pyron y Wiens 2011). Por medio de ArcGIS 9.3 (ESRI 2007), se sobrelapó el mapa de distribución del Global Amphibian Assessment de la Union Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN 2004) con una gradilla de cuadrantes de 0.5° de latitud y longitud, que corresponde aproximadamente a 50 por 50 km en el ecuador. Dicha medida permitió una resolución suficiente para identificar los patrones de las especies de distribuciones más pequeñas sin llegar a dificultar la manipulación de la base de datos resultante. A partir de esto, se obtuvo la matriz de presencia y ausencia de 149 especies por 1906 cuadros. Por medio del script en R disponible en Arita et al. (2012), se estimó el área de distribución de cada especie (i.e. número de cuadrantes ocupados por cada especie) y la riqueza de especies (número de especies presentes en cada cuadrante). Adicionalmente, se generó el campo de diversidad de las especies, definido como la riqueza promedio

de los sitios en los que se encuentra una especie (Arita et al. 2008) y el campo de dispersión de los sitios, definido como el área de distribución promedio de las especies presentes en un sitio. Para visualizar la información resultante, se realizó la gráfica diversidad-distribución por sitios (riqueza de especies vs campo de dispersión) y por especies (riqueza de especies vs campo de diversidad), usando los valores proporcionales de riqueza (ponderado respecto al número total de especies, 149) y de área de distribución (ponderado respecto al número total de sitios, 1906).

Para cada cuadro, se calculó el índice de diversidad filogenética (Faith 1992) y el índice de endemismo filogenético (Rosauer et al. 2009). Con el primer índice se mide la cantidad de historia evolutiva contenida en un ensamble de especies, sumando la longitud de las ramas de una filogenia que conectan a todas las especies de un conjunto a la raíz del mismo. De este modo, se retiene la filogenia total de la región (Figura 4b, Morlon et al. 2011). El segundo índice cuantifica la cantidad de diversidad filogenética que está concentrada en un espacio determinado. Es calculado en función de la suma de la relación entre la longitud de las ramas y el área de distribución en la que se presenta, para todas las ramas que conectan el set de especies presentes en el sitio con la raíz del árbol (Figura 4b, Rosauer et al. 2009). Los datos de referencia para realizar estos análisis fueron extraídos de la filogenia de Pyron y Wiens (2011) construida a partir de 70 de las 149 especies, y los índices fueron calculados con el programa Biodiverse (Laffan et al. 2010).

Siguiendo el razonamiento detrás del campo de diversidad, calculamos el “range phylogenetic diversity”, definido como la diversidad filogenética media de los sitios en los que se presenta una especie. Adicionalmente, calculamos el valor de “range phylogenetic endemism” para cada especie, definido como la longitud total de la rama de cada especie, dividido por el número de cuadrantes en el que se presenta dicha especie (Figura 4c). Este último corresponde al valor ponderado de la contribución de cada especie al endemismo filogenético (Tabla 1).

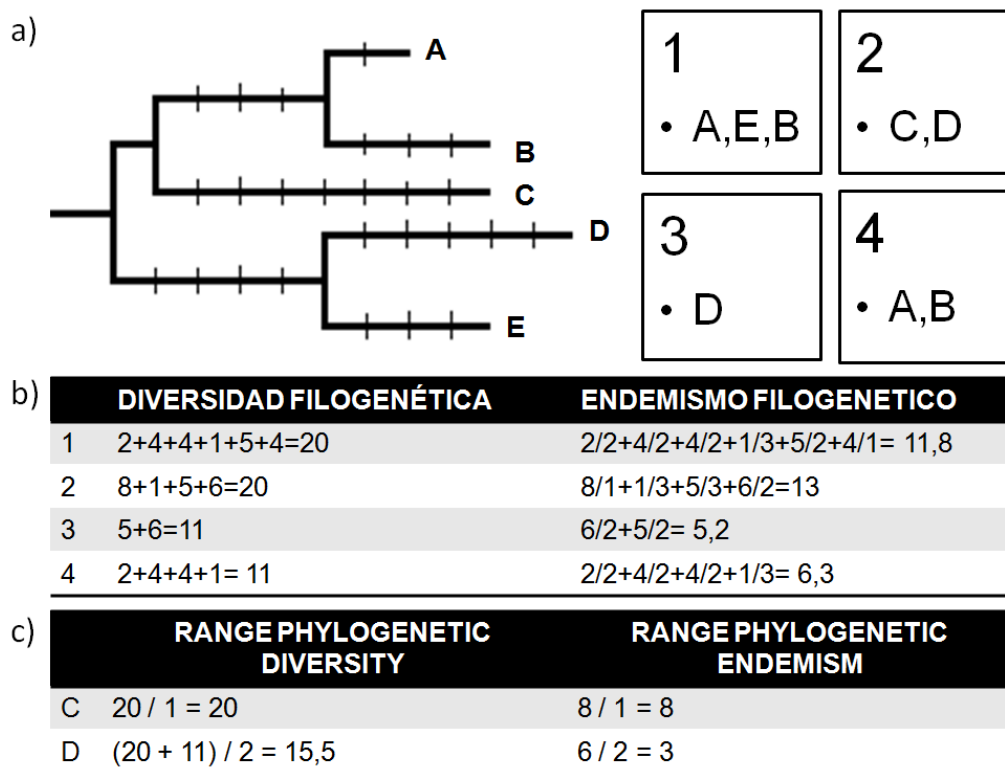


Figura 4. a) Estimación de los índices de diversidad filogenética y endemismo filogenético en una comunidad hipotética de cinco especies (A-E) presentes en cuatro localidades. b) La diversidad filogenética es calculada por medio de la suma de las longitudes de las ramas de las especies contenidas en una localidad. El endemismo filogenético es obtenido al sumar la relación entre la longitud de las ramas presentes en la localidad y el área de distribución en la que se presentan. c) El valor de Range Phylogenetic Diversity para cada especie se obtiene del promedio de los valores de diversidad filogenética de los sitios en los que se distribuye una especie y el valor de Range Phylogenetic Endemism corresponde a longitud total de la rama de cada especie, dividido por el número de cuadrantes en el que se presenta.

Tabla 1. Parámetros de diversidad y rareza aplicados en los análisis por sitios y por especies que se pueden extraer a partir de matrices de presencia-ausencia y de las matrices de especies por sitios que incluyen información filogenética.

	Por sitios	Por especies
S	Riqueza de especies	Campo de dispersión
N	Campo de diversidad	Área de distribución
PD	Diversidad filogenética	Range Phylogenetic Diversity
PE	Endemismo filogenético	Range Phylogenetic Endemism

Desempeño de las ANPs

Se sobrepusieron entre sí los polígonos de las ANPs de todas las categorías incluidas en la base de datos de la World Database of Protected Areas, WDPA (IUCN/UNEP 2010). Por medio de las herramientas del programa ArcGIS (ESRI 2007), se midió la proporción de cada cuadro de la base de datos que estaba contenido dentro de un área protegida. Se usó el coeficiente de Pearson para correlacionar estas proporciones con las cuatro variables medidas por sitio: riqueza de especies, campo de dispersión, diversidad filogenética y endemismo filogenético. Una correlación positiva entre la medida de diversidad y el grado de protección indica un buen desempeño de la red de áreas protegidas. La significancia de la correlación fue medida por medio de un modelo nulo en el cual los valores reales de proporción de área protegida por celda fueron ubicados aleatoriamente en los 1906 cuadrantes y el coeficiente de correlación era calculado nuevamente. Este procedimiento fue realizado 10,000 veces para generar una distribución de frecuencias contra la cual se comparó el valor real.

Para evaluar el grado de protección mínimo ideal de las especies, se siguió el criterio de Rodrigues et al. (2004a) en el que el área de distribución que cada especie determina cuanto porcentaje de la misma debería estar dentro de las ANPs: 100% para especies con un área de distribución menor a 1,000 km² y por lo menos 10% para las que tienen un área de distribución igual o mayor a 250,000 km². Para las especies con áreas de distribución intermedias entre estas dos, el porcentaje de protección mínimo se obtiene de la interpolación de estos dos extremos. Se calculó entonces la diferencia del porcentaje empírico de protección del ideal descrito para cada especie, dando como resultado valores positivos para especies con áreas protegidas mayores al ideal y negativos para especies menos protegidas de lo recomendado (Figura 5). Estos valores fueron correlacionados con las medidas de diversidad y distribución (área de distribución, campo de diversidad, “range phylogenetic diversity” y “range phylogenetic endemism”), y la significancia estadística de la relación fue calculada con un proceso de aleatorización análogo al realizado por sitios.

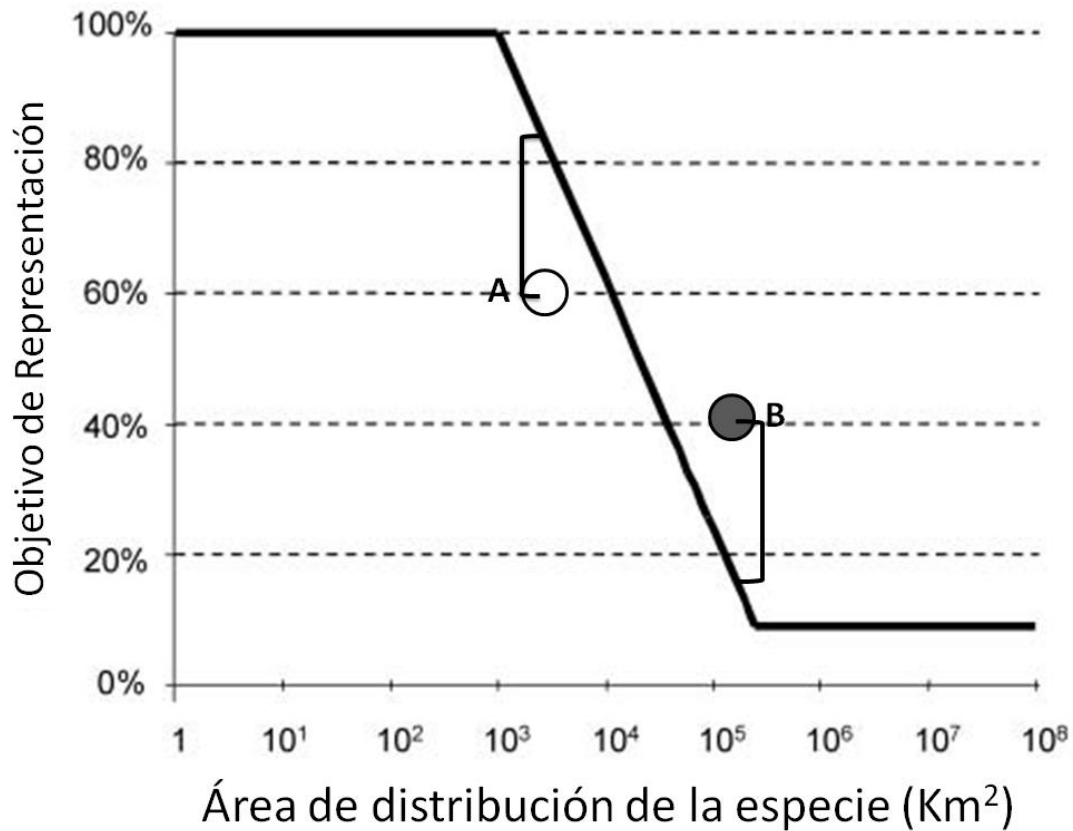


Figura 5. Porcentaje empírico de protección del ideal descrito para cada especie (eje Y) según el área de distribución de la misma (Eje X). En este caso, a la especie A se le asigna un valor negativo de protección, ya que se requiere incrementar su cobertura a 82% para alcanzar el mínimo de protección ideal. Del mismo modo, a la especie B se un valor positivo de protección ya que no sólo está cubierta sino que presenta un 22% más de protección respecto al mínimo ideal. Adaptado de Rodríguez et al (2004)

Análisis de gaps por sitios y por especies

Los cuadrantes fueron categorizados como protegidos o no protegidos siguiendo el criterio de porcentaje mínimo de protección (Fjeldsa et al. 2004). Fueron usados cinco puntos de corte de porcentaje mínimo cubierto dentro de área protegida por celda: 5%, 10%, 25%, 33% y 50%. Para cada punto de corte, se compararon los cuatro parámetros de diversidad y rareza entre los que estaban por debajo y por encima con una prueba de rangos de Wilcoxon y el valor mínimo

para considerar una celda como protegida o no protegida fue el que correspondió con el obtenido con la prueba de aleatorización de la correlación previa.

Una vez identificado este punto de corte, se realizó una regresión lineal entre la proporción de área protegida y los atributos de diversidad y rareza de cada sitio. De esta regresión se extrajeron los residuales para identificar los sitios con mayor o menor diversidad y rareza de lo esperado en función de la proporción de protección de la celda. Para los atributos de riqueza de especies, diversidad filogenética y endemismo filogenético, los residuales positivos indican áreas con mayor prioridad, ya que corresponden con sitios más diversos de lo esperado por su nivel de protección. En el caso del campo de dispersión, se usaron los residuales negativos, ya que indican la presencia de un mayor número de especies con distribuciones restringidas. La prioridad total fue establecida en función del número de variables para las que la celda era considerada desprotegida y prioritaria. En este sentido, las celdas con mayor prioridad eran las que fueran seleccionadas para un mayor número de variables. Los sitios fueron jerarquizados en cinco categorías de 0 a 4 (0: no importante bajo ninguna variable, 4: importante para las cuatro variables).

Procedimientos análogos fueron utilizados para establecer las prioridades de las especies. Los residuos de las regresiones entre las variables de rareza (área de distribución y “range phylogenetic endemism”) y de la diversidad (campo de dispersión y “range phylogenetic diversity”) y el grado de protección por especies se utilizaron para establecer prioridades de conservación. La relación entre las variables de la diversidad y de rareza fue examinada con los gráficos de

diversidad – área de distribución (gráficos RD por sus siglas en inglés, Arita et al. 2008, 2012). Los gráficos RD por especie muestran la relación entre el campo de dispersión y el área de distribución, mientras que los gráficos equivalentes por sitios representan la riqueza de especies por sitio y el campo de diversidad.

El mismo procedimiento fue realizado nuevamente, usando sólo las variables obtenidas con los datos de presencia/ausencia. De este modo, los sitios y especies con mayor prioridad fueron aquellos que eran seleccionados para las variables de riqueza de especies y área de distribución, sin considerar las relaciones filogenéticas entre las especies. Estos resultados fueron contrastados con los encontrados previamente con las cuatro variables con el fin de reconocer el impacto de la adición de variables filogenéticas en la determinación de prioridades.

RESULTADOS

Patrones de diversidad y rareza

Ciento dieciséis de las 149 especies evaluadas (77,9%) estuvieron presentes cada una en menos de 20 cuadros (1% de la distribución total de la familia), dando como resultado una distribución de frecuencias altamente sesgada para el área de distribución (Figura 6, histograma del panel derecho). Del mismo modo, como se muestra en la gráfica de distribución de frecuencias del campo de diversidad, la mayoría de las especies se encontraron en áreas de baja riqueza de especies (Figura 6, histograma superior). Sólo seis especies (*Nymphargus prasinus*, *Nymphargus wileyi*, *Nymphargus armatus*, *Nymphargus chami* y *Cochranella megistra*, todas ellas altamente restringidas), se encuentran en sitios que mantienen en promedio más del 10% de las 149 especies (puntos en la región inferior derecha de la Figura 6), mientras que una alta proporción de las especies (34 en total, tanto de amplia distribución como restringidas) se encuentran en áreas con una riqueza promedio menor del 2% de la riqueza total de especies (puntos en la región derecha de la Figura 6).

En el análisis por sitios, la riqueza de especies también mostró una distribución altamente sesgada. Más de 82% de los sitios (1568 de 1906 cuadros) contuvieron de una a tres especies (menos de 2% del número total de especies; histograma del panel derecho de la Figura 7). La distribución de frecuencias del campo de dispersión de cada sitio fue más o menos uniforme, excepto por un vacío entre el 17% y el 25% del número total de sitios (histograma superior, Figura 7). Esto significa que el área de distribución promedio de las especies que ocurren

en un cuadrante varió ampliamente, independiente de la riqueza de especies del cuadrante. Este patrón estuvo determinado en gran medida por el alto número de sitios que albergaban pocas especies con una amplia distribución geográfica (puntos en la esquina inferior derecha de la Figura 7).

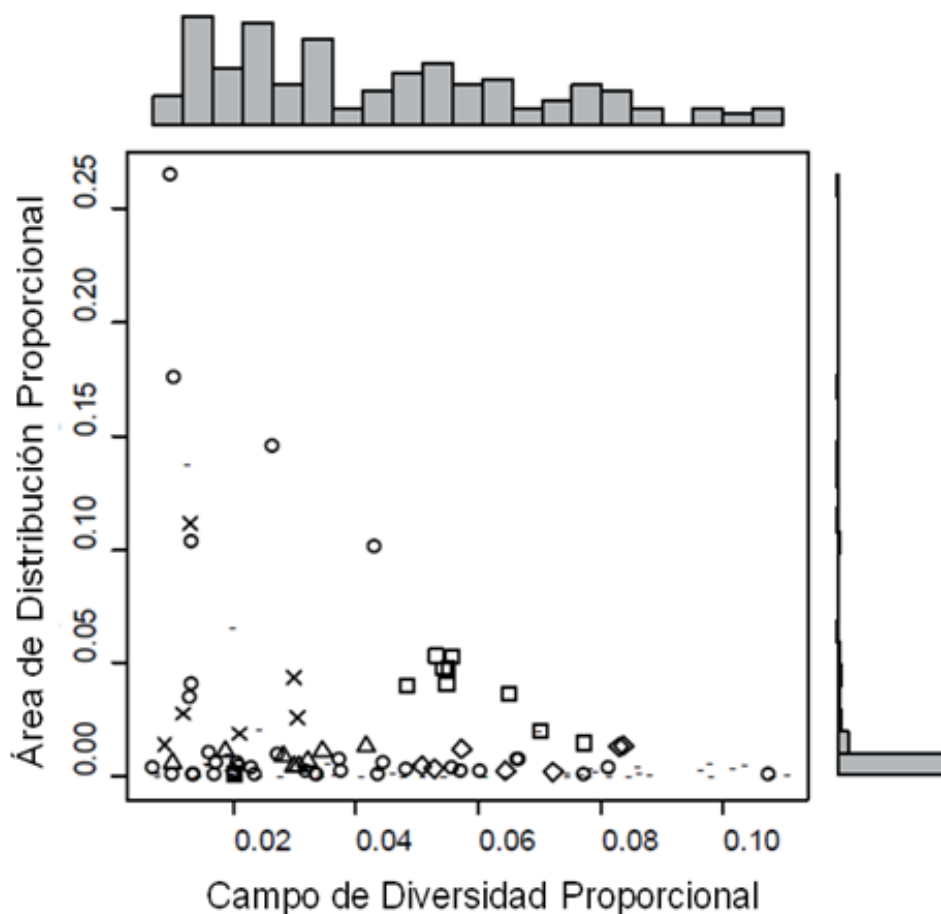


Figura 6. Gráfico de diversidad y área de distribución (gráfico RD) por especie, mostrando las prioridades de conservación establecidas por las variables de diversidad y rareza. Los valores de ambos ejes son proporcionales al número total de especies (149). El eje Y corresponde al área de distribución (número de cuadrantes ocupados por una especie) y el eje X al campo de diversidad (promedio del número de especies presentes en los sitios que componen el área de distribución de la especie). Los histogramas superior y lateral muestran la distribución de frecuencias de las dos variables. Diamantes: prioridad alta; cuadros: prioridad media; triángulos: prioridad baja; círculos: protegidos; Equis: no prioritarios; signos negativos: no incluidos en el árbol filogenético.

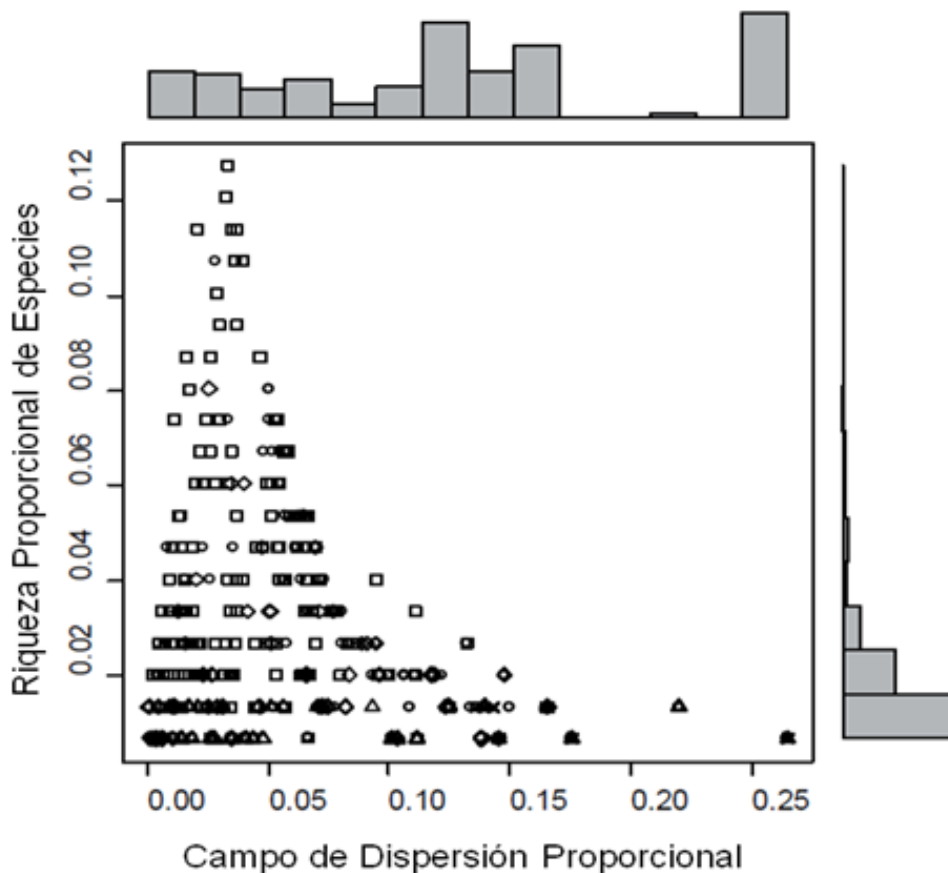


Figura 7. Gráfico de diversidad y área de distribución (gráfico RD) por sitio, mostrando las prioridades de conservación establecidas por las variables de diversidad y rareza. Los valores de ambos ejes son proporcionales al número total de cuadros (1906). El eje Y corresponde a la riqueza de especies y el eje X corresponde al campo de dispersión (media del área de distribución de las especies presentes en el cuadrante focal). Los histogramas superior y lateral muestran la distribución de frecuencias de las dos variables. Diamantes: prioridad alta; cuadros: prioridad media; triángulos: prioridad baja; círculos: protegidos; Equis: no prioritarios.

En un contexto geográfico, los sitios con mayor riqueza se encontraron en el norte de los Andes, en el Chocó-Darién (en Panamá y el norte de Colombia), y en las zonas adyacentes en América Central (Figura 8a). Las áreas de rareza muy alta (valores bajos de campo de dispersión) coincidieron en gran parte con las áreas de riqueza alta y media de especies, incluyendo además cuadros adicionales ubicados a lo largo del norte y el oeste de los Andes (Figura 8b). Los

patrones de diversidad filogenética y endemismo filogenético fueron similares a los patrones de riqueza de especies y de campo de dispersión, respectivamente (Figura 8c y d), pero se resaltan sitios importantes en América Central y en el escudo de las Guayanas.

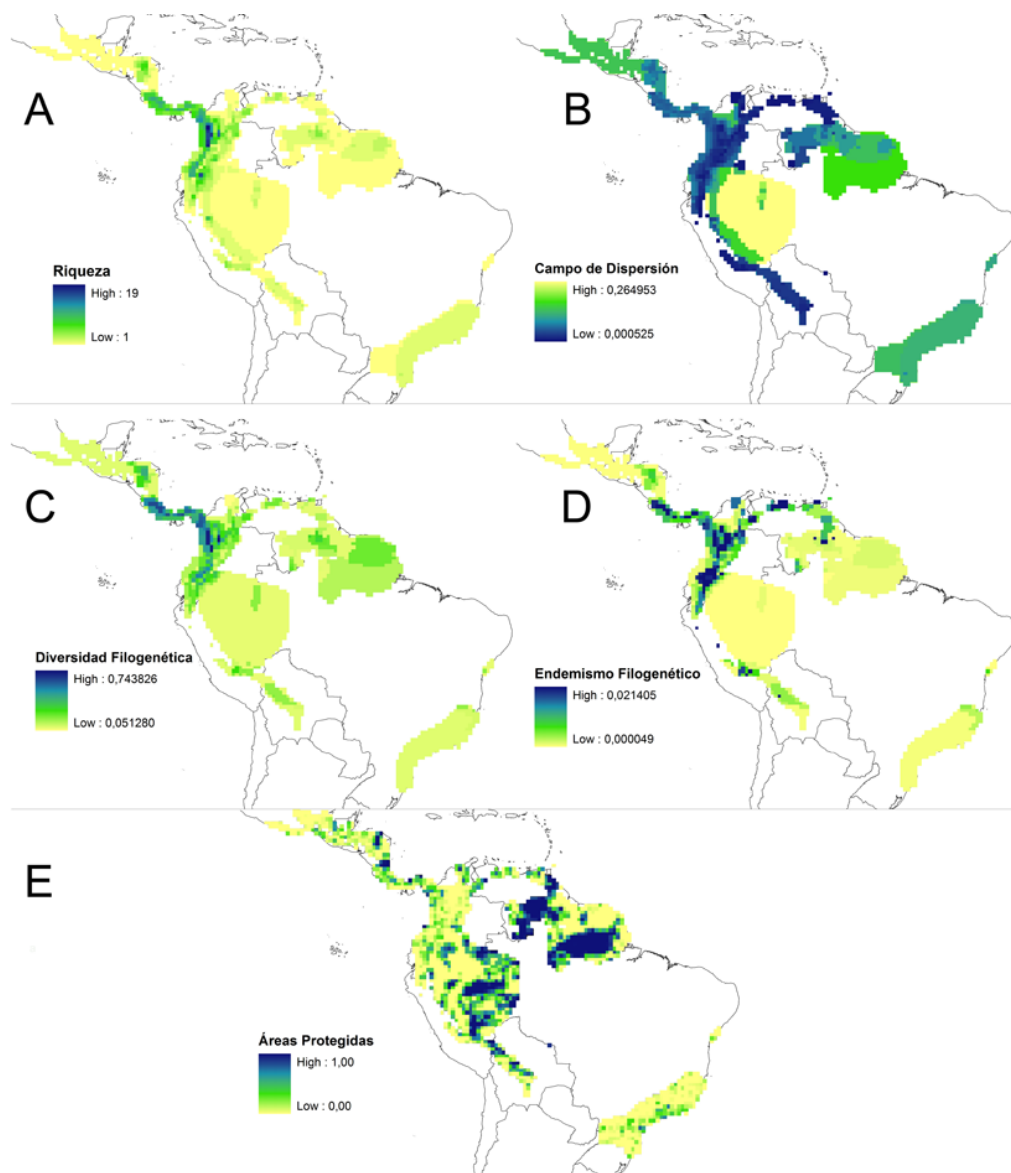


Figura 8. Patrones geográficos de las cuatro variables de diversidad y rareza: (A) riqueza de especies, (B) campo de dispersión, (C) diversidad filogenética, y (D) endemismo filogenético. En (A) y (B) los mapas muestran el patrón para 149 especies; en (C) y (D) los mapas muestran el patrón para las 70 especies incluidas en los análisis filogenéticos. El último mapa (E) muestra la proporción de cada cuadro contenido dentro de un área protegida (en valores de 0 a 1).

Desempeño de las áreas protegidas

Al comparar el mapa de distribución de áreas protegidas (Figura 8e) con los cuatro mapas de los parámetros de diversidad y dispersión por sitio (Figura 8a-d) se observa que la coincidencia de las áreas con mayor protección con las áreas de mayor diversidad y mayor endemismo es muy limitada. Las correlaciones entre el grado de protección de los sitios y las variables de diversidad y rareza fueron negativas para tres de los parámetros (riqueza de especies, diversidad filogenética y endemismo filogenético), y positiva para cada campo de dispersión (Tabla 2). Basada en las pruebas de aleatorización, la correlación respecto a riqueza de especies y campo de dispersión fueron significativas ($P < 0.001$), marginalmente no significativa para endemismo filogenético ($P = 0.051$), y no significativos para la diversidad filogenética ($P = 0.09$). En los análisis correspondientes de las especies, las correlaciones fueron negativas para el campo de diversidad, "Range Phylogenetic Diversity" y para "Range Phylogenetic Endemism", y positivo para el área de distribución (Tabla 2). Las correlaciones fueron significativamente diferentes de un patrón aleatorio ($P < 0,01$) con excepción de "Range Phylogenetic Endemism".

Análisis de vacíos

La tendencia encontrada en los análisis de regresión fue visible a partir del punto de corte de 33% en las pruebas de rangos de Wilcoxon para los cuatro parámetros de diversidad y rareza entre los sitios (Figura 9). Por lo tanto, para los análisis posteriores se estableció este porcentaje como punto de corte para separar los cuadros "protegidos" de los "no protegidas". Como consecuencia, 630

de los cuadros pueden ser considerados "protegidos", mientras que, de los 1276 cuadros no protegidas, 245 son prioritarias por su riqueza de especies, 679 para el campo de dispersión, 248 para la diversidad filogenética y 317 para el endemismo filogenético. Combinando los criterios, 171 de los cuadros presentaron prioridad para los cuatro parámetros, 73 sitios para tres, 90 para dos y 406 para una de las variables (Figuras 7 y 10). Los sitios con mayor prioridad a partir de la suma de los cuatro parámetros se concentraron en el norte de los Andes y partes adyacentes de América Central hasta Honduras, los Andes Occidentales, el norte de Venezuela, el Escudo de Guayana, y una pequeña porción de la costa atlántica brasileña (Figura 10).

Tabla 2. Coeficientes de correlación de Pearson y su p-valor (a partir de las pruebas de aleatorización) para la relación entre las variables de diversidad y rareza de ranas de cristal y el grado de cobertura dentro de las ANPs.

Variable	r	P valor
<i>Por Sitio</i>		
Riqueza de especies	-0.0920	<0.001
Campo de dispersión	0.1184	0.090
Diversidad filogenética	-0.0314	<0.001
Endemismo filogenético	-0.0369	0.051
<i>Por Especie</i>		
Campo de diversidad	-0.2786	<0.01
Área de distribución	0.8104	<0.001
Range Phylogenetic Diversity	-0.2567	<0.01
Range Phylogenetic Endemism	-0.0756	>0.05

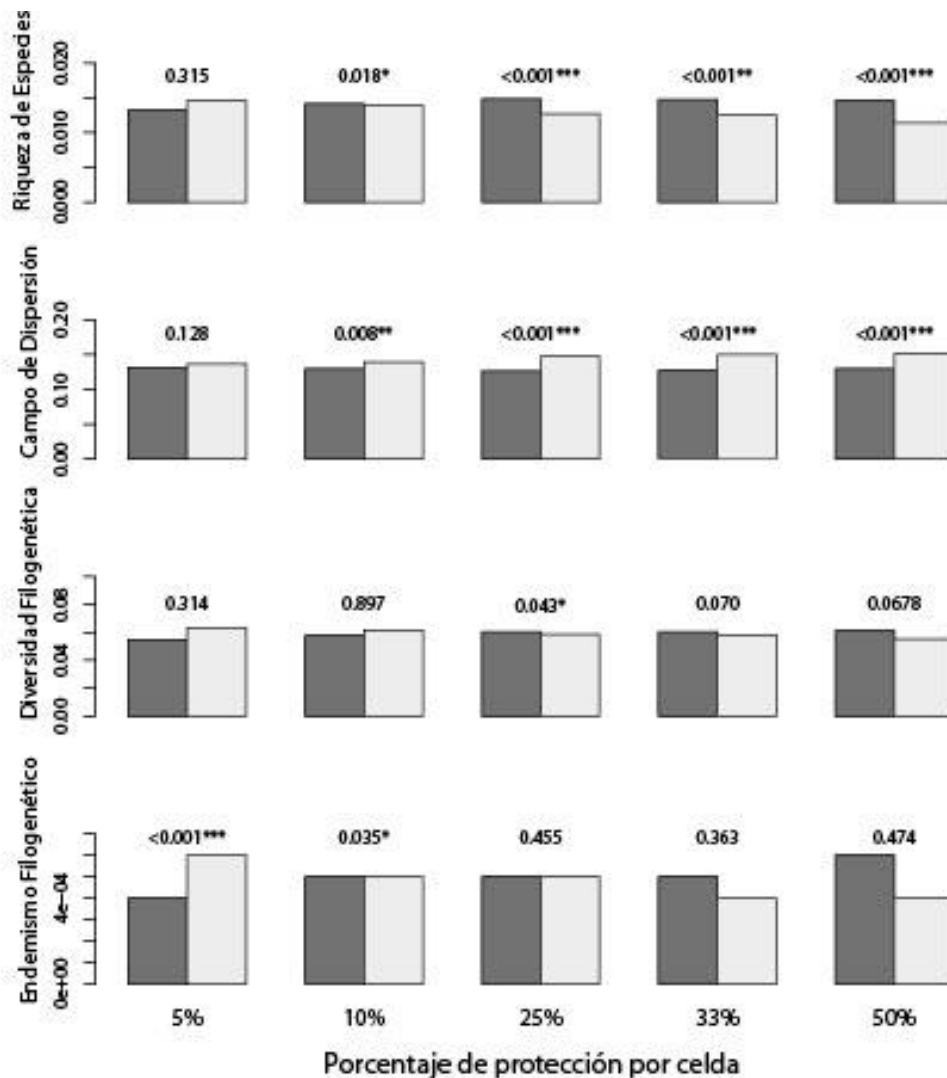


Figura 9. Valores de las características de diversidad y rareza en sitios protegidos (barras gris oscuro) y en los sitios sin protección (barras gris claro) teniendo en cuenta cinco puntos de umbral (5%, 10%, 25%, 33%, y 50%). Número encima de cada gráfico de barras se corresponde con el valor de p de la prueba de rangos de Wilcoxon. * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.005$.

Dos especies fueron identificadas como prioritarias para los cuatro parámetros (*Nymphargus rosada* y *Sachatamia punctulata*), y cinco especies como prioritarias para tres (*Centrolene antioquiense*, *Centrolene geckoideum*, *Rulyrana susatamai*, *Hyalinobatrachium aureoguttatum* y *Nymphargus griffithsi*), estas siete especies fueron categorizadas entonces en la prioridad Alta. Once especies fueron prioritarias para dos parámetros, definidas como prioridad media,

y catorce especies fueron prioritarias sólo para una de las variables de diversidad y rareza, definidas entonces como prioridad baja (Figura 6, Tabla 3 y Anexo 1). El gráfico RD por especie mostró que las especies que son prioridad para los cuatro parámetros se encontraban en el sector inferior derecho, es decir, se trata de especies con áreas de distribución pequeñas situados en zonas de alta riqueza de especies (Diamantes, Figura 6). Por el contrario, las especies que se consideraban no prioritarias o ya protegidas tienden a ubicarse en el sector medio y superior izquierdo del gráfico, es decir, son especies que se presentan en áreas de distribución grandes, situadas sobre todo en áreas de baja riqueza de especies (marcas en equis y círculos, Figura 6).

Tabla 3. Número de especies de centrolénidos por género incluidos en las categorías de prioridad de protección a partir de las cuatro variables de diversidad y rareza (Campo de diversidad, Área de distribución, Range Phylogenetic Diversity y Range Phylogenetic Endemism). La prioridad está definida en función de la suma de las variables para las que la especie era considerada desprotegida y prioritaria. En este sentido, las especies con mayor prioridad son las que fueron seleccionadas para un mayor número de variables.

Género	Total	Analizado	Protegido	Prioridad		
				Alta	Media	Baja
<i>Celsiella</i>	2	2	2	0	0	0
<i>Centrolene</i>	37	13	7	2	2	2
<i>Chimerella</i>	1	1	0	0	0	1
<i>Cochranella</i>	19	3	2	0	1	0
<i>Espadarana</i>	3	3	2	0	0	1
<i>Hyalinobatrachium</i>	29	19	12	1	3	4
<i>Ikakogi</i>	1	1	1	0	0	0
<i>Nymphargus</i>	33	12	6	2	1	2
<i>Rulyana</i>	9	4	0	1	0	3
<i>Sachatamia</i>	3	3	0	1	2	0
<i>Teratohyla</i>	4	3	1	0	2	0
<i>Vitreorana</i>	8	6	5	0	0	1
Total	149	70	38	7	11	14

Tabla 4. Matrices de coincidencias en las prioridades de conservación para las ranas de cristal identificadas a partir de los resultados con (filas) y sin (columnas) las variables filogenéticas. La prioridad está definida en función de la suma de las variables para las que el sitio o la especie fue considerada desprotegida y prioritaria, presentando un valor mínimo de 0 en ambos casos llegando a un máximo de 2 en el análisis sin variables filogenéticas y a un máximo de 4 en el análisis con todas las cuatro variables. Los sitios y las especies protegidas fueron excluidos

Prioridad	0	1	2
Por especies			
0	7	0	0
1	0	8	0
2	0	11	0
3	0	0	5
4	0	0	2
Por sitios			
0	536	0	0
1	56	350	0
2	3	48	39
3	0	40	33
4	0	0	171

De los 243 cuadrantes prioritarios para ambas variables sólo a partir de datos de presencia/ausencia, 171 son altamente prioritarios al incluir información filogenética en el análisis. De los 438 cuadrantes prioritarios sólo para una de las dos variables con datos de presencia/ausencia, 40 fueron prioritarios tanto para diversidad filogenética como para endemismo filogenético, lo que incrementa fuertemente su nivel de prioridad. Finalmente, dos cuadrantes que no presentaron prioridad con presencia/ausencia fueron importantes para diversidad y endemismo filogenético (Tabla 4). Los sitios que incrementaron su nivel de importancia al agregar información filogenética estuvieron distribuidos principalmente en las Guayanas y en algunos puntos del norte de los Andes; mientras que los

cuadrantes de la costa Atlántica y el sur de la región del Chocó mermaron su nivel de prioridad (Figura 10).

El análisis por especie mostró un patrón diferente. Las siete especies categorizadas de alta prioridad con P/A estaban en las dos categorías más altas de prioridad al incluir las variables filogenéticas. De las 19 especies priorizadas para una de las dos variables de P/A, 11 lo eran simultáneamente para su contraparte filogenética (Tabla 4). Es decir, las nueve especies que eran prioritarias a partir del campo de diversidad también lo eran para la Range Phylogenetic Diversity y las dos que eran prioritarias según su área de distribución, también lo eran según su Range Phylogenetic Endemism (Anexo 1).

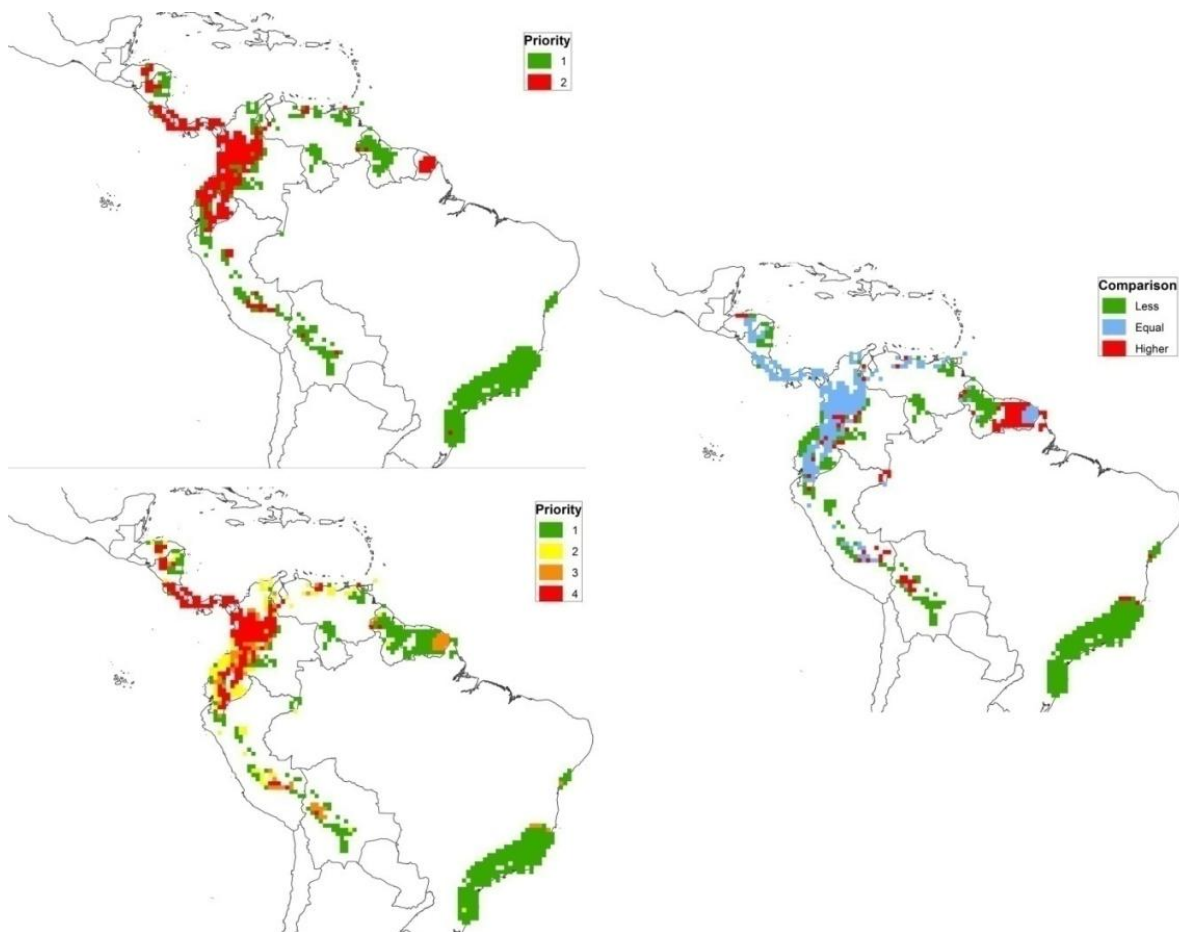


Figura 10. Diferencias encontradas en la identificación de prioridades de protección mediante el uso de sólo las dos variables de diversidad y rareza (riqueza de especies y campo de dispersión, mapa superior izquierdo) y mediante el uso de las cuatro variables, al incluir la diversidad filogenética y endemismo filogenético (mapa inferior izquierdo). El mapa de la derecha muestra la diferencia en los valores de prioridad cuando se incluye información filogenética. Los colores en los dos mapas de la izquierda corresponden al número de variables de diversidad y rareza para las que se encuentra prioridad en los sitios sin protección. Valores más altos representan mayor prioridad para los esfuerzos de conservación en el futuro.

DISCUSIÓN

A partir del presente estudio, se logró reconocer la gran deficiencia del sistema actual de ANPs en la conservación de las ranas de cristal a partir del análisis simultáneo de los patrones de diversidad y distribución de las especies, cuya interpretación además, permite reconocer los procesos que han dado resultado a dicha diversidad. Así mismo, se definieron las especies y sitios prioritarios para la conservación de la familia considerando los vacíos encontrados.

Una característica determinante de los patrones aquí identificados de diversidad y distribución en las ranas de cristal es su nivel extremo de restricción geográfica (Figura 6), comparado con otros grupos tales como mamíferos norteamericanos (Arita et al. 2008) y murciélagos filostómidos (Villalobos y Arita 2010). Los bajos niveles de solapamiento de las áreas de distribución determinan un patrón de riqueza de especies relativamente baja en la mayoría de los sitios y la segregación alta entre especies (Figura 8), un patrón que es consistente con las observaciones de otros autores para la familia Centrolenidae (ej. Guayasamín et al. 2008).

Los patrones de diversidad y de distribución encontrados en este trabajo son consistentes con la historia evolutiva de la familia Centrolenidae propuesta por Guayasamín et al. (2008) basada en datos moleculares. El clado de las ranas de cristal probablemente se originó en el norte de Suramérica, desde donde se dispersó y diversificó en dos rutas principales: 1) hacia el norte, a través de América Central y el sur de México, y 2) hacia el sur, hasta la costa Atlántica del sureste de Brasil. La tendencia de las especies a conservar rasgos ecológicos

similares en el tiempo (definida como conservadurismo de nicho de acuerdo con Wiens et al. 2010) da como resultado que las especies se mantengan en las condiciones ambientales aún después de los eventos de diversificación. Esta tendencia ha sido reportada para varios grupos de anfibios del Neotrópico y otros vertebrados (Smith et al. 2012; Wiens et al. 2006), y puede producir un patrón geográfico en las ranas de cristal en el que la mayor riqueza de especies y diversidad filogenética se encuentra en el norte de los Andes y las zonas adyacentes de América Central y los Andes occidentales, desde Costa Rica hasta Ecuador. Esta área ha sido reconocida como uno de los puntos más importantes de la diversidad de anfibios en el mundo (Duellman 1988). Como es el caso con otros anfibios del Neotrópico (familia Hylidae) y con otros vertebrados (Smith et al. 2012; Wiens et al. 2006). Otra tendencia notable en la distribución de la diversidad de Centrolenidae es la existencia de subconjuntos de especies en los límites norte y sur de la distribución de la familia, formados por pocas especies de distribución extensa que se han dispersado desde el centro de origen del grupo, formando ensamblajes pobres de especies, estrechamente relacionados y por consiguiente con diversidad filogenética baja.

Una vez identificados los patrones de distribución y diversidad de las ranas de cristal, estos pueden contrastarse con los patrones de distribución de las ANPs actuales. En este sentido, los resultados de las pruebas de aleatorización de correlaciones entre las variables de diversidad y rareza de ranas de cristal y el grado de cobertura dentro de las ANPs muestran inequívocamente que las ANPs no forman una red adecuada para la protección de las ranas de la familia

Centrolenidae, ya que su ubicación no coincide con los puntos de mayor concentración de diversidad y rareza identificados por los cuatro parámetros: riqueza de especies, campo de dispersión, diversidad filogenética y endemismo filogenético (Figura 8, Tabla 2). Una deficiencia importante en las ANPs se encuentra en la región de los Andes del sur de Colombia y norte de Ecuador (Figura 10). Dicha región es conocida por albergar conjuntos extraordinariamente ricos en especies de anfibios debido a las condiciones ambientales de alta humedad, la estabilidad climática y la heterogeneidad de hábitat, las cuales permiten altos niveles de especialización ecológica y altas tasas de especiación (Duellman 1999).

La importancia de la zona colombo-ecuatoriana en la conservación de la anurofauna se ha destacado desde las primeras evaluaciones de los “hotspots” de biodiversidad mundial (Myers et al. 2000). Años después, la zona fue considerada una prioridad para la expansión del sistema mundial de ANPs para la conservación de vertebrados (Rodríguez et al. 2004b). Sin embargo, a pesar de las 96.2 millones de hectáreas declaradas como nuevas ANPs en todo el mundo desde entonces (Ervin et al. 2010), estos resultados demuestran que la región colombo-ecuatoriana no se ha incluido en las acciones globales de conservación, lo que indica que los esfuerzos principales no se han aplicado de forma sistemática siguiendo las prioridades establecidas por estudios científicos previos. Áreas de amplios asentamientos humanos coinciden con muchas de las áreas prioritarias para la conservación en todo el mundo, lo que ocasiona que las ANPs existentes no estén ubicadas en regiones óptimas determinadas por criterios

biológicos, sino más bien en las regiones sub-óptimas con baja densidad humana, pero no con la mayor diversidad (Luck 2007; Pressey 1994). Este es el caso, por ejemplo, de las áreas prioritarias a lo largo de los Andes (Figura 8e), donde la expansión de las regiones pobladas ha reducido el hábitat disponible para las ANPs, por lo que la conservación de los bosques montanos de la región debe ser una clara prioridad en las agendas nacionales (Fandiño y Ferreira 1998).

A partir de este trabajo también se lograron identificar áreas prioritarias que no han sido consideradas en estudios anteriores (Figura 10). Por ejemplo, las localidades con mayor endemismo filogenético, que se consideraron prioritarias en los cuatro parámetros de diversidad y rareza, se encuentra en el Escudo de las Guayanas, una zona que alberga algunas especies peculiares de centrolénidos y donde se han descubierto nuevas especies recientemente (Castroviejo-Fisher et al. 2011; Kok y Castroviejo-Fisher 2008). Aunque en esos puntos no hay espacios protegidos formales designados, la zona no está muy lejos de extensas áreas protegidas que podrían ser conectadas a los vacíos que se han identificado aquí.

A través de los análisis aquí propuestos, las especies prioritarias pueden ser identificadas sobre la base de su rareza y la diversidad de los lugares en que se presentan. En este sentido, el énfasis sería dirigido hacia especies integradoras, es decir, aquellas que presentan valores elevados de campo de diversidad y valores bajos de tamaño de área de distribución (esquina inferior derecha, Figura 6). La conservación de sus poblaciones puede implicar la protección de poblaciones de otras especies simpátricas, por lo que pueden reconocerse como especies sombrilla (Roberger y Angelstam 2004). A esto se le

suma el hecho que las especies que se encuentran dentro de sus áreas de distribución son lo suficientemente divergentes entre sí, cubriendo de ese modo la mayor diversidad filogenética posible de la familia. Dichas especies actuarían entonces como objetivos para la asignación de recursos para la investigación y conservación de toda la familia (Fleishman et al. 2000).

Sachatamia punctulata estuvo entre las especies con mayor prioridad de conservación. Esta especie se considera altamente amenazada por pérdida de hábitat y su intolerancia a las perturbaciones (Gutiérrez-C y Rivera-Correa 2007). En otros casos, no se conoce ni siquiera la historia natural básica para muchas de las especies identificadas como prioridad. Incluso algunas como *R. susatamai* y *N. griffithsi* sólo se conocen a través de algunos informes de taxonomía y distribución (Gutiérrez-C. 2005; Hutter y Guayasamín 2012), y en otros, como *C. geckoideum* y *N. rosada*, no se han observado en el campo por más de una década (Grant et al 1998; Ruiz-Carranza y Lynch, 1997). Es evidente que, para que estas especies puedan actuar como especies sombrilla, el primer paso de un programa de conservación sería realizar estudios de campo destinados a conocer la ecología básica de las especies, así como sus amenazas inmediatas.

Para identificar las principales acciones necesarias para lograr la conservación efectiva de las ranas de cristal, es necesario tener una imagen completa del panorama de modo que se puedan identificar las dificultades reales en la designación de nuevas ANPs. Más allá de los innumerables estudios en los que se señalan las prioridades de conservación a partir de atributos biológicos, la designación de un terreno a transformarse en una ANP implica reconocer los

intereses locales económicos y la búsqueda de posibilidades de desarrollo y mejor calidad de vida para los habitantes de la región, sin contar con los impedimentos burocráticos a lo largo de todo el proceso. Lo anterior representa una inversión en términos económicos y sociales, que implica reconocer atributos más allá de los biológicos. Por otro lado, también es necesario tener en cuenta que el impacto de las condiciones ambientales por fuera de las reservas ha sido considerado como un factor relevante en la salud al interior de las ANPs en los trópicos (Laurance et al. 2012). Consecuentemente, el manejo que se lleve a cabo alrededor de dichas regiones es de vital importancia para una conservación efectiva de la biodiversidad local. En este sentido, estrategias incluyentes dentro y fuera de las ANPs, tales como la implementación de prácticas ambientales sostenibles, resultan siendo de gran valor en la conservación de grupos amenazados, sobre todo en los casos que la designación de ANPs se vuelve una lucha burocrática.

Efecto de la inclusión de la información filogenética

En términos generales, las aproximaciones que maximizan exclusivamente la riqueza de especies, como lo es el caso de los hotspots de especies endémicas, pueden no proteger la diversidad filogenética (Tucker et al. 2012). La concordancia entre los patrones de distribución de especies con los patrones filogeográficos se ve reflejado en la comparación de prioridades con y sin información filogenética, donde muchas de las celdas prioritarias sólo en función de la riqueza de especies también o fueron al incluir las variables filogenéticas (Tabla 4). Sin embargo, a lo largo del área de distribución hubo cuadros en los que el criterio de prioridad incrementaba o disminuía al considerar la filogenia del grupo; hecho que fue

evidente principalmente en el Escudo Guayanés (Figura 10). De este modo, fue posible identificar regiones que serían ignoradas si sólo se considera la riqueza de especies, pero que han sido fundamentales en la historia evolutiva del grupo y por consiguiente, siguiendo el razonamiento de Cadotte et al. (2009), albergarían gran diversidad morfológica y ecológica necesaria para la persistencia a futuro y la evolución de las ranas de cristal.

Sin embargo, las características filogenéticas por sí solas no pueden reemplazar totalmente las variables de riqueza de especies. En este caso, hubo regiones que eran prioritarias para las dos variables filogenéticas, pero no lo eran para las dos de distribución (Tabla 4). A pesar de que se incrementa el nivel de importancia al agregar la filogenia, estos cuadros seguían siendo menos prioritarios que aquellos que eran importantes para ambos conjuntos de variables los cuales, en cualquier caso, seguirán teniendo mayor prioridad.

El hacer inferencias usando estas medidas puede fortalecer las prioridades de conservación actuales. La combinación de información espacial, ambiental y filogenética puede ser usada para predecir el estado potencial de amenaza de las especies de las cuales se tiene poco conocimiento (Safi y Pettorelli 2010). En este caso, el hecho de que las siete especies prioritarias con ambas variables de presencia y ausencia presenten prioridad por lo menos para una de las dos variables filogenéticas, demuestra que los resultados obtenidos con ambos tipos de variables son consistentes. Además, las especies que son prioritarias para dos variables (una geográfica y una filogenética) están principalmente categorizadas según la IUCN como “Preocupación Menor” o “Datos Deficientes”, mientras que

las prioritarias sólo por una variable geográfica están principalmente en la categoría de “Vulnerable” (Tabla 4, Anexo 1). Por lo tanto, bajo este análisis se reconocieron especies que no eran primordiales bajo los criterios de la IUCN pero que son integradoras tanto en función de diversidad y endemismo como en función de la historia evolutiva del grupo.

Estos resultados ponen en evidencia el valor de los estudios filogenéticos para la identificación de prioridades de conservación. Para el caso de las ranas de cristal, a la fecha solo se cuenta con una filogenia para 70 de las 149 especies (Guayasamín et al. 2008; Pyron y Wiens 2011) lo cual implica que falta conocer las relaciones históricas para un gran número de especies de centrolénidos que pueden llegar a representar prioridades de conservación tan altas como las especies aquí identificadas. Lo anterior se pone en evidencia en la Figura 6, donde para algunas especies que presentan los mayores valores de campo de diversidad y mayor endemismo no se contaba con información filogenética. Por lo tanto, un mayor esfuerzo en la identificación de los patrones evolutivos de las especies, sobre todo para los géneros *Cochranella*, *Centrolene*, *Hyalinobatrachium* y *Nymphargus* (Tabla 3), no solo representará un acercamiento a la filogeografía del grupo, de gran interés en estudios de macroecología, biogeografía y biología evolutiva, sino que también será un gran aporte para la generación de estrategias de conservación que permitan proteger la mayor cantidad de historia en una comunidad.

CONCLUSIONES

En este trabajo se reconoce la deficiencia de la red de áreas protegidas actuales en el neotrópico para la conservación de las ranas de cristal. Por medio de las herramientas aquí utilizadas, que permitieron el análisis simultáneo de diversidad y rareza, se logró incorporar la información filogenética, la cual adquiere cada vez mayor valor en la interpretación de la diversidad biológica (Cavender-Bares et al. 2009; Mouquet et al. 2012; Swenson 2009; Vellend et al. 2011). De este modo, regiones como el norte de los Andes, el sur de Centroamérica y el Escudo Guayanés fueron reconocidas como los principales sitios en los que se deben ejecutar estrategias de conservación urgentemente con el fin de conservar la mayor cantidad de diversidad de ranas de cristal. Adicionalmente, especies tales como *N. rosada* y *S. punctulata* fueron reconocidas como especies sombrilla considerando la gran riqueza y diversidad filogenética que albergan, aunque la falta de conocimiento básico sobre las mismas representa un reto considerable. Este trabajo no solo constituye un gran aporte en la identificación de prioridades de conservación para las ranas de cristal sino que también proporciona nuevas herramientas valiosas, las cuales son fácilmente aplicables a otros grupos de especies amenazadas.

LITERATURA CITADA

- Arita HT, Figueroa F, Frisch A, Rodríguez P, Santos del Prado K (1997)
Geographical range size and the conservation of Mexican mammals.
Conserv Biol 11:92-100.
- Arita HT, Christen A, Rodríguez P, Soberón J (2008) Species diversity and
distribution in presence-absence matrices: mathematical relationships and
biological implications. Am Nat 112:519-532.
- Arita HT, Christen A, Rodríguez P, Soberón J (2012) The presence-absence matrix
reloaded: the use and interpretation of range-diversity plots. Global Ecol
Biogeogr 21:282-292.
- Bolaños F, Castro F, Cortez C, De la Riva I, Grant T, Hedges SB, Heyer WR,
Ibáñez R, La Marca E, Lavilla E, Silvano DL, Lötters S, Parra Olea G,
Reichle S, Reynolds R, Rodríguez L, Santos Barrera G, Scott NJ, Ubeda C,
Veloso A, Wilkinson M, Young B (2008) Amphibians of the Neotropical
Realm. In: Threatened Amphibians of the World, p. 92-99. Stuart, S.N.,
Hoffmann, M., Chanson, J.S., Cox, N.A., Berridge, R., Ramani, P., Young
B.E., Eds, España, Lynx Ediciones
- Brooks TM, Bakarr MI, Boucher T, Da Fonseca GAB, Hilton-Taylor C, Hoekstra
JM, Moritz T, Olivier S, Parrish J, Pressey RL, Rodrigues ASL, Sechrest W,
Stattersfield A, Strahm W, Stuart SN (2004) Coverage provided by the
global protected-area system: Is it enough? Bioscience 54:1081-1091.

- Bruner AG, Gullison RE, Balmford A (2004) Financial costs and shortfalls of managing and expanding protected-area systems in developing countries. *BioScience* 54:1119–1126.
- Buchanan GM, Donald PF, Butchart SHM (2011) Identifying priority areas for conservation: A global assessment for forest-dependent birds. *PLoS ONE* 6(12):e29080.
- Cadotte MW, Cavender-Bares J, Tilman D, Oakley TH (2009) Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE* 4(5):e5695
- Cadotte MW, Dinnage R, y Tilman D (2012). Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology*, 93(sp8):S223-S233.
- Castroviejo-Fisher S, Vila C, Ayarzagüena J, Blanc M, Ernst R (2011) Species diversity of *Hyalinobatrachium* glassfrogs (Amphibia: Centrolenidae) from the Guiana Shield, with the description of two new species. *Zootaxa* 3132:1-55.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol Lett* 12:693-715.
- Ceballos G (2007) Conservation priorities for mammals in megadiverse Mexico: the efficiency of reserve networks. *Ecol Appl* 17(2):569-578.
- Cisneros-Heredia DF, y McDiarmid RW (2007) Revision of the characters of Centrolenidae (Amphibia: Anura: Athesphatanura), with comments on its taxonomy and the description of new taxa of glassfrogs. *Zootaxa* 1572:1-82.

- Collen B, Turvey ST, Waterman C, Meredith HMR, Kuhn TS, Baillie JEM, Issac NJB (2011) Investing in evolutionary history: Implementing a phylogenetic approach for mammal conservation. *Phil Trans R Soc B* 366:2611–2622
- Deguisse IE, Kerr JT (2006) Protected areas and prospects for endangered species conservation in Canada. *Conserv Biol* 20:48-55.
- Duellman WE (1988) Patterns of species-diversity in anuran amphibians in the American tropics. *Ann Mo Bot Gard* 75:79-104.
- Duellman WE (1999) Patterns of distribution of amphibians: A global perspective. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, JHU Press.
- Eken G., Bennun, L., Fishpool, L.D.C., Brooks, T.M., Foster, M., Knox, D, Langhammer P, Matiku P, Radford E, Salaman P, Sechrest W, Smith ML, Spector S, Tordoff A (2004) Key biodiversity areas as site conservation targets. *BioScience* 54:1110–1118.
- Ervin J. 2003. Rapid assessment of protected area management effectiveness in four countries. *BioScience* 53:833–41
- Ervin J, Sechran N, Dinu A, Gidda S, Vergeichik M, Mee J (2010) Protected areas for the 21st century: Lessons from UNDP/GEF's portfolio. United Nations Development Programme and Montreal: Convention on Biological Diversity
- ESRI (2007) ArcGIS, version 9.3. 9.3 edn., Environmental Systems Research Institute (ESRI), Redlands, California
- Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol Conserv* 61:1-10.
- Fandiño M, Ferreira P (1998) Colombia biodiversidad siglo XXI: Propuesta técnica para la formulación de un plan de acción nacional en biodiversidad. Instituto

de de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt,
Bogotá, Colombia.

Felsenstein J (1985) Phylogenies and the comparative method. *Am Nat* 125:1–15.

Ferrier S, Powell GV, Richardson KS, Manion G, Overton JM, Allnutt TF, Cameron S, Mantle K, Burgess ND, Faith DP, Lamoreux JF, Kier G, Hijmans RJ, Funk VA, Cassis GA, Fisher BL, Flemons P, Lees D, Lovett JC, Van Rompaey RS (2004) Mapping more of terrestrial biodiversity for global conservation assessment. *BioScience* 54:1101–1109.

Fjeldsa J, Burgess ND, Blyth S, de Klerk HM (2004) Where are the major gaps in the reserve network for Africa's mammals? *Oryx* 38:17-25.

Fleishman E, Murphy DD, Brussard PE (2000) A new method for selection of umbrella species for conservation planning. *Ecol Appl* 10:569-579.

Funk SM, Fa JE (2010) Ecoregion prioritization suggests an armoury not a silver bullet for conservation planning. *PLoS ONE* 5(1):e8923.

Gaston KJ, Charman K, Jackson SF, Armsworth PR, Bonn A, Briers RA, Callaghan CSQ, Catchpole R, Hopkins J, Kunin WE, Latham J, Opdam P, Stoneman R, Stroud DA, Tratt R (2006) The ecological effectiveness of protected areas: The United Kingdom. *Biol Conserv* 132:76-87.

Gaston KJ, Chown SL, Evans KL (2008a) Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *J Biogeogr* 35:483-500.

Gaston KJ, Jackson SE, Cantu-Salazar L, Cruz-Pinon G (2008b) The ecological performance of protected areas. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39:93-113.

Grant T, Volívar-G W, Castro F (1998) The advertisement call of *Centrolene geckoideum*. *J Herpetol* 32:452-455.

- Graves GR, Rahbek C (2005) Source pool geometry and the assembly of continental avifaunas. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:7871-7876.
- Guayasamin JM, Castroviejo-Fisher S, Ayarzagüena J, Trueb L, Vila C (2008) Phylogenetic relationships of glassfrogs (Centrolenidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Mol Phylogen Evol* 48:574-595.
- Guayasamin JM, Castroviejo-Fisher S, Trueb L, Ayarzagüena J, Rada M, Vila C (2009) Phylogenetic systematics of Glassfrogs (Amphibia: Centrolenidae) and their sister taxon *Allophryne ruthveni*. *Zootaxa* 2100:1-97.
- Gutiérrez-C PD, Rivera-Correa M (2007) *Cochranella punctulata* Ruiz-Carranza y Lynch, 1995 - new record from the department of Antioquia (Colombia), with comments on the conservation status. *Herpetozoa* 20:75-77.
- Gutiérrez-C. P (2005) *Cochranella susatamai* (Susatama's glass frog). *Herpetological Review* 36:73.
- Harvey PH y Pagel M (1991) *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hockings M (2003) Systems for assessing the effectiveness of management in protected areas. *BioScience* 53:823–32
- Hof C, Araujo MB, Jetz W, Rahbek C (2011) Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. *Nature* 480:516-519.
- Holdridge, LR (1947) Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105:67-268.

- Hutter C, Guayasamin JM (2012) A new cryptic species of glassfrog (Centrolenidae: Nymphargus) from Reserva Las Gralarias, Ecuador. *Zootaxa* 3257:1-21.
- Isaac NJB, Redding DW, Meredith HM, Safi K (2012) Phylogenetically-Informed Priorities for Amphibian Conservation. *PLoS ONE* 7(8):e43912
- IUCN (2004) Global amphibian assessment. <http://www.iucnredlist.org/initiatives/amphibians/>. Accessed 2012
- IUCN (2010) IUCN Red list of threatened species, version 2010.4. www.iucnredlist.org. 2012
- IUCN/UNEP (2010) The world database on protected areas (WDPA), www.protectedplanet.net.
- Jackson SF, Evans KL, Gaston KJ (2009) Statutory protected areas and avian species richness in Britain. *Biodivers Conserv* 18:2143-2151.
- Kok PJR, Castroviejo-Fisher S (2008) Glassfrogs (Anura: Centrolenidae) of Kaieteur National Park, Guyana, with notes on the distribution and taxonomy of some species of the family in the Guiana Shield. *Zootaxa* 1680:25-53.
- Laffan SW, Lubarsky E, Rosauer DF (2010) Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography* 33:643-647.
- Loyola RD, Kubota U, da Fonseca GA, y Lewinsohn TM (2009) Key Neotropical ecoregions for conservation of terrestrial vertebrates. *Biodivers Conserv*, 18:2017-2031.
- Luck GW (2007) A review of the relationships between human population density and biodiversity. *Biological Reviews* 82:607-645.

- Margules CR, Pressey RL (2000) Systematic conservation planning. *Nature* 405:243-253.
- Margules CR, Pressey RL, Williams PH (2002) Representing biodiversity: data and procedures for identifying priority areas for conservation. *J Biosci (Bangalore)* 27:309-326.
- May RM (1994) Conceptual aspects of the quantification of the extent of biological diversity. *Philos T Roy Soc B* 345:13-20.
- McDiarmid RW (1978) Evolution of parental care in frogs. Pp. 127-147. En G. M. Burghardt y M. Bekoff (Eds.), *The Development of Behavior*. Garland Press, New York. USA.
- Morlon H, Schwilk DW, Bryant JA, Marquet PA, Rebelo AG, Tauss C, Bohannan BJM, Green JL (2011) Spatial patterns of phylogenetic diversity. *Ecol Lett* 14:141-149.
- Mouquet N, Devictor V, Meynard CN, Munoz F, Bersier L-F, Chave J, Coueron P, Dalecky A, Fontaine C, Gravel D, Hardy OJ, Jabot F, Lavergne S, Leibold M, Mouillot D, Münkemüller T, Pavoine S, Prinzing A, Rodrigues ASL, Rohr RP, Thébault E, Thuiller W (2012) Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biol Rev* 87:769-785.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier GC, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Possingham H, Wilson K, Andelman S, Vynne C (2006) Protected areas: Goals, limitations, and design. En: *Principles of conservation biology*. Groom M, Meffe G, Carroll C. Eds. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

- Pressey RL (1994) Ad hoc reservations - Forward or backward steps in developing representative reserve systems. *Conserv Biol* 8:662-668.
- Purvis A, Agapow PM, Gittleman JL, Mace GM (2000) Nonrandom extinction and the loss of evolutionary history. *Science* 288:328–330
- Pyron RA, Wiens JJ (2011) A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Mol Phylogen Evol* 61:543-583.
- Roberger J, Angelstam P (2004) Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Cons. Biol.* 18: 76-85.
- Rodrigues ASL, Akcakaya HR, Andelman SJ, Bakarr MI, Boitani L, Brooks TM, Chanson JS, Fishpool LDC, Da Fonseca GAB, Gaston KJ, Hoffmann M, Marquet PA, Pilgrim JD, Pressey RL, Schipper J, Sechrest W, Stuart SN, Underhill LG, Waller RW, Watts MEJ, Yan X (2004a) Global gap analysis: Priority regions for expanding the global protected-area network. *Bioscience* 54:1092-1100.
- Rodrigues ASL, Andelman SJ, Bakarr MI, Boitani L, Brooks TM, Cowling RM, Fishpool LDC, da Fonseca GAB, Gaston KJ, Hoffmann M, Long JS, Marquet PA, Pilgrim JD, Pressey RL, Schipper J, Sechrest W, Stuart SN, Underhill LG, Waller RW, Watts MEJ, Yan X (2004b) Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature* 428:640-643.
- Rosauer D, Laffan SW, Crisp MD, Donnellan SC, Cook LG (2009) Phylogenetic endemism: a new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Mol Ecol* 18:4061-4072.

- Ruiz-Carranza P, Lynch JD (1991) Ranas Centrolenidae de Colombia I: Propuesta de una nueva clasificación genérica. *Lozania* 57:1-30.
- Ruiz-Carranza P, Lynch J (1997) Ranas Centrolenidae de Colombia X: Los centrolénidos de un perfil del flanco oriental de la Cordillera Central en el Departamento de Caldas. *Revista Acad Colomb Cienc* 21:541-553.
- Safi K, Pettorelli N (2010) Phylogenetic, spatial and environmental components of extinction risk in carnivores. *Global Ecol Biogeogr* 19:352–362.
- Smith BT, Bryson RW, Houston DD, Klicka J (2012) An asymmetry in niche conservatism contributes to the latitudinal species diversity gradient in New World vertebrates. *Ecol Lett* 15:1318-1325.
- Stuart SN, Chanson JS, Cox NA, Young BE, Rodrigues AS, Fischman DL, y Waller RW (2004) Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306(5702):1783-1786.
- Swenson NG (2009) Phylogenetic resolution and quantifying the phylogenetic diversity and dispersion of communities. *PLoS ONE* 4:e4390.
- Tucker CM, Cadotte MW, Davies TJ, Rebelo TG (2012) Incorporating Geographical and Evolutionary Rarity into Conservation Prioritization. *Conservation Biology*, 26(4):593-601.
- Turner WR, Wilcove DS, Swain HM (2006) Assessing the effectiveness of reserve acquisition programs in protecting rare and threatened species. *Conserv Biol* 20:1657-1669.
- Vane-Wright RI, Humphries CJ, Williams PH (1991) What to protect?—Systematics and the agony of choice. *Biol Conserv* 55: 235-254.

- Vellend M, Cornwell WK, Magnuson-Ford K, Mooers AO (2011) Measuring phylogenetic biodiversity. En: Biological diversity: Frontiers in measurement and assessment. Magurran AE, Mc Gill BJ. Eds. Oxford University Press, Oxford.
- Villalobos F, Arita HT (2010) The diversity field of New World leaf-nosed bats (Phyllostomidae). *Global Ecol Biogeogr* 19:200-211.
- Villalobos F, Lira-Noriega A, Soberon J, Arita HT (2013) Range-diversity plots for conservation assessments: using richness and rarity in priority setting. *Biol Conserv* 158: 313-320.
- Wiens JJ, Graham CH, Moen DS, Smith SA, Reeder TW (2006) Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in Hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *Am Nat* 168:579-596.
- Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, Anacker BL, Buckley LB, Cornell HV, Damschen EJ, Davies TJ, Grytnes J-A, Harrison SP, Hawkins BA, Holt RD, McCain C, Stephens PR (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecol Lett* 13(10):1310-1324.
- Winter M, Devictor V, Schweiger O (2012) Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we?. *TREE* 28(4):199-204.

Anexo 1. Valores de las características de diversidad y rareza de las especies medidos para cada categoría de prioridad: Campo de diversidad (S), Area de distribución (N), Range Phylogenetic Diversity (PD) y Range Phylogenetic Endemism (PE). Los valores son proporcionales al número total de cuadrantes (1906) y el número total de especies (149). La columna final (Cov) es el número de cuadrantes superiores e inferiores a la meta de representación en las áreas protegidas.

Especie	Estado	N	S	PDsp	PE	Cov
Efectivamente conservadas						
<i>Celsiella revocata</i>	(VU)	0.2083	0.0023	0.0039	0.0408	0.25
<i>Celsiella vozmedianoi</i>	(DD)	0.2226	0.0306	0.0006	0.0429	0.11
<i>Centrolene altitudinale</i>	(DD)	0.2629	0.0025	0.0006	0.0714	0.48
<i>Centrolene bacatum</i>	(DD)	0.3076	0.0017	0.0033	0.0762	1.73
<i>Centrolene hesperium</i>	(VU)	0.0964	0.0166	0.0006	0.0143	0.00
<i>Centrolene hybrida</i>	(LC)	0.1851	0.0007	0.0100	0.0373	0.92
<i>Centrolene pipilatum</i>	(EN)	0.3565	0.0044	0.0011	0.1071	1.15
<i>Centrolene savagei</i>	(DD)	0.5234	0.0034	0.0044	0.1304	0.09
<i>Centrolene venezuelense</i>	(LC)	0.1783	0.0006	0.0067	0.0440	2.39
<i>Cochranella litoralis</i>	(DD)	0.4471	0.0051	0.0039	0.1020	0.38
<i>Cochranella mache</i>	(EN)	0.3589	0.0052	0.0028	0.0743	0.35
<i>Espadarana callistomma</i>	(DD)	0.4018	0.0032	0.0022	0.1036	0.74
<i>Espadarana prosoblepon</i>	(LC)	0.3751	0.0001	0.1073	0.0802	22.8
<i>Hyalinobatrachium bergeri</i>	(LC)	0.1471	0.0003	0.0373	0.0237	7.18
<i>Hyalinobatrachium chirripoi</i>	(LC)	0.5433	0.0014	0.0083	0.1295	0.94
<i>Hyalinobatrachium crurifasciatum</i>	(LC)	0.1287	0.0000	0.0434	0.0278	41.2
<i>Hyalinobatrachium durantei</i>	(DD)	0.2638	0.0034	0.0022	0.0679	1.23
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i>	(LC)	0.2544	0.0001	0.1541	0.0519	18.7
<i>Hyalinobatrachium fragile</i>	(VU)	0.1830	0.0040	0.0061	0.0325	0.3
<i>Hyalinobatrachium iaspidiense</i>	(DD)	0.1779	0.0032	0.0111	0.0336	8.16
<i>Hyalinobatrachium pallidum</i>	(EN)	0.1740	0.0012	0.0022	0.0429	1.33
<i>Hyalinobatrachium talamancae</i>	(LC)	0.5956	0.0033	0.0083	0.1352	2.46
<i>Hyalinobatrachium tatayoi</i>	(LC)	0.1262	0.0050	0.0011	0.0214	0.57
<i>Hyalinobatrachium taylori</i>	(LC)	0.1667	0.0001	0.1096	0.0263	64.2

<i>Ikakogi tayrona</i>	(VU)	0.0513	0.0057	0.0044	0.0143	0.57
<i>Nymphargus cochranae</i>	(VU)	0.2829	0.0000	0.0078	0.0602	2.02
<i>Nymphargus megacheirus</i>	(DD)	0.3619	0.0069	0.0022	0.0964	1.52
<i>Nymphargus mixomaculatus</i>	(DD)	0.0882	0.0271	0.0006	0.0143	0
<i>Nymphargus puyoensis</i>	(EN)	0.3180	0.0136	0.0011	0.0714	0.96
<i>Nymphargus siren</i>	(VU)	0.3199	0.0022	0.0061	0.0701	1.28
<i>Nymphargus wileyi</i>	(DD)	0.4873	0.0154	0.0006	0.1429	0.61
<i>Teratohyla midas</i>	(LC)	0.0910	0.0001	0.2809	0.0161	137
<i>Vitreorana antisthenesi</i>	(VU)	0.2047	0.0029	0.0050	0.0381	0.35
<i>Vitreorana castroviejoi</i>	(DD)	0.2014	0.0152	0.0011	0.0357	0.21
<i>Vitreorana gorzulae</i>	(DD)	0.2640	0.0329	0.0011	0.0500	0.79
<i>Vitreorana helenae</i>	(DD)	0.3203	0.0089	0.0011	0.0714	1.89
<i>Vitreorana oyampiensis</i>	(LC)	0.1710	0.0001	0.1863	0.0206	139
Prioridad alta						
<i>Centrolene antioquiense</i>	(NT)	0.4105	0.0004	0.0050	0.0905	-1.26
<i>Centrolene geckoideum</i>	(VU)	0.3686	0.0021	0.0128	0.0870	-1.52
<i>Hyalinobatrachium aureoguttatum</i>	(NT)	0.5421	0.0005	0.0139	0.1309	-1.73
<i>Nymphargus griffithsi</i>	(NT)	0.5081	0.0007	0.0145	0.1203	-0.88
<i>Nymphargus rosada</i>	(VU)	0.5264	0.0049	0.0028	0.1200	-0.14
<i>Rulyrana susatamai</i>	(VU)	0.6018	0.0010	0.0022	0.1357	-0.74
<i>Sachatamia punctulata</i>	(VU)	0.4895	0.0061	0.0039	0.1020	-0.67
Prioridad media						
<i>Centrolene peristictum</i>	(VU)	0.4711	0.0004	0.0156	0.1097	-1.51
<i>Cochranella granulosa</i>	(LC)	0.4519	0.0003	0.0423	0.0970	-4.26
<i>Hyalinobatrachium colymbiphyllum</i>	(LC)	0.4834	0.0001	0.0562	0.1059	-9.4
<i>Hyalinobatrachium ignioculus</i>	(DD)	0.2234	0.0088	0.0006	0.0429	-0.01
<i>Hyalinobatrachium valerioi</i>	(LC)	0.4560	0.0002	0.0506	0.1013	-11.2
<i>Nymphargus grandisonae</i>	(LC)	0.4503	0.0008	0.0211	0.1045	-2.08
<i>Nymphargus pluvialis</i>	(DD)	0.2032	0.0079	0.0017	0.0333	-0.03
<i>Sachatamia albomaculata</i>	(LC)	0.4781	0.0005	0.0434	0.1035	-0.34

<i>Sachatamia ilex</i>	(LC)	0.5345	0.0005	0.0384	0.1219	-5.88
<i>Teratohyla pulverata</i>	(LC)	0.4714	0.0005	0.0567	0.1035	-2.22
<i>Teratohyla spinosa</i>	(LC)	0.4711	0.0005	0.0512	0.1042	-4.87
Prioridad baja						
<i>Centrolene daidaleum</i>	(VU)	0.3006	0.0016	0.0072	0.0648	-1.34
<i>Chimerella mariaelenae</i>	(VU)	0.2498	0.0022	0.0117	0.0517	-0.49
<i>Centrolene notostictum</i>	(LC)	0.2836	0.0004	0.0095	0.0597	-1.31
<i>Hyalinobatrachium ibama</i>	(VU)	0.2911	0.0008	0.0050	0.0603	-1.33
<i>Hyalinobatrachium orientale</i>	(VU)	0.1138	0.0023	0.0067	0.0202	-0.14
<i>Nymphargus posadae</i>	(VU)	0.3033	0.0004	0.0145	0.0654	-1.55
<i>Rulyrana adiazeta</i>	(VU)	0.2997	0.0005	0.0050	0.0619	-1.16
<i>Rulyrana spiculata</i>	(NT)	0.1728	0.0016	0.0122	0.0247	-2.38
<i>Centrolene buckleyi</i>	(VU)	0.2400	0.0002	0.0462	0.0520	-8.16
<i>Espadarana andina</i>	(LC)	0.2037	0.0005	0.0200	0.0433	-3.19
<i>Hyalinobatrachium eccentricum</i>	(DD)	0.0858	0.0006	0.0006	0.0286	-0.00
<i>Hyalinobatrachium mondolfii</i>	(LC)	0.1046	0.0011	0.0150	0.0185	-1.61
<i>Nymphargus bejaranoi</i>	(LC)	0.1445	0.0003	0.0295	0.0218	-7.21
<i>Rulyrana flavopunctata</i>	(LC)	0.2046	0.0003	0.0273	0.0423	-7.81
<i>Vitreorana eurygnatha</i>	(LC)	0.0913	0.0002	0.1185	0.0143	-2.1