

PARQUE NACIONAL CIERVO DE LOS PANTANOS: DIEZ AÑOS DE SEGUIMIENTO DE LAS COMUNIDADES DE ANFIBIOS ANUROS

CIERVO DE LOS PANTANOS NATIONAL PARK: TEN YEARS OF MONITORING ANURAN AMPHIBIAN COMMUNITIES MONITORING

Leonardo Raffo^{1*}, Roberto F. Bó² & Laura C. Sanchez^{3,4}

¹ Administración de Parques Nacionales (APN), Programa de Áreas Protegidas de la Región Centro Este, Dirección Nacional de Conservación, CABA, Bs As

² Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias. Exactas y Naturales (FCEyN-UBA), Grupo de Investigaciones en Ecología de Humedales, Departamento de Ecología, Genética y Evolución (EGE) e Instituto de Ecología, Genética y Evolución (IEGEB-CONICET).

³ Centro de Investigación Científica y de Transferencia Tecnológica a la Producción, CICYTTP (CONICET – Prov. de Entre Ríos - UADER), Laboratorio de Herpetología, España 149 (E3105BWA), Diamante, Entre Ríos, Argentina,

⁴ Universidad Autónoma de Entre Ríos, Facultad de Ciencia y Tecnología, Cátedra de Ecología de Comunidades y Ecosistemas, Tratado del Pilar 314 (E3105AUD), Diamante, Entre Ríos, Argentina.

*Correspondence: lraffo@apn.gob.ar

Received: 2022-12-28. Accepted: 2023-05-16. Published: 2023-06-27.

Editor: Felipe Rabanal, Chile.

Abstract.— The amphibian global decline is widely documented. However, in Argentina, the status of this group at the local level in several of its protected areas is unknown. In this context, we analyze the richness, relative abundance, diversity, evenness, and proportion of occupied sites in amphibian communities of the Ciervo de los Pantanos National Park (PNCdLP), Buenos Aires Province, Argentina, and we evaluate the trends of these parameters over ten years. We performed visual and auditive nocturnal surveys using bands throughout transects during the spring-summer 2004/05-2014/15 seasons in three environments of the protected area: high grassland (HG), low grassland (LG) and low marsh (LM). We estimated Hill's diversity of zero, one, and two orders (No, N1, and N2), abundance (Ab), and evenness (E), as well as the proportion of occupied sites (PSO) for the different species. The temporal trends of the parameters analyzed were evaluated using the Cox-Stuart test. Sixteen anuran species were recorded. Community parameters were significantly different among environments. LM was the most diverse and equitable community. The wetland environments, with greater flooding and water permanence (LM and LG), showed significant differences with HG in almost all the estimated attributes. On the other hand, the analysis of temporal trends showed a significant increase for most of the parameters studied in wetland types. In HG that increase was observed only in Ab and in No. On the other hand, the PSO exhibited variable results (increases and/or decreases). The species most adapted to sites modified by humans (such as *Leptodactylus latinasus* and *Boana pulchella*) expressed increases in more than one type of environment. Except in particular cases, no negative population trends were observed. We conclude that the PNCdLP constitutes a site of great importance for amphibian conservation of the Pampeana and Deltaico-riberena regions of Argentina.

Key words.— Abundance, anurans, Argentina, diversity, protected area, temporary trends.

Resumen.— La declinación global de los anfibios está ampliamente documentada. Sin embargo, en Argentina no se conoce el estado de este grupo a nivel local en varias de sus áreas protegidas. En este contexto, analizamos la riqueza, abundancia relativa, diversidad, equitatividad y proporción de sitios ocupados por las comunidades de anuros del Parque Nacional Ciervo de los Pantanos (PNCdLP), Provincia de Buenos Aires, Argentina, y evaluamos las tendencias de estos parámetros a lo largo de diez años. Se realizaron registros

visuales y auditivos nocturnos utilizando bandas a lo largo de transectas durante las temporadas primavera-verano 2004/05-2014/15 en tres ambientes del área protegida: pastizal de alto (PA), pastizal de bajo (PB) y bajo palustre (BP). Se estimaron la diversidad de Hill de orden cero, uno y dos (No, N1 y N2), la abundancia (Ab) y la equitatividad (E), así como la proporción de sitios ocupados (PSO) para las distintas especies. Se evaluó la existencia de tendencias temporales en los parámetros analizados mediante la prueba de Cox-Stuart. Se registraron 16 especies de anuros. Los parámetros comunitarios difirieron significativamente entre ambientes. El BP fue el más diverso y equitativo. Los ambientes de humedal, con mayor inundabilidad y permanencia de agua (BP y PB), presentaron diferencias significativas con PA en casi todos los atributos estimados. Por otro lado, los análisis de tendencias temporales mostraron un aumento significativo para la mayoría de los parámetros estudiados en los ambientes de humedal. En PA dicho aumento se observó sólo en Ab y en No. En cambio, la PSO exhibió resultados variables (aumentos y/o descensos). Las especies más adaptadas a sitios modificados por el hombre (como *Leptodactylus latinasus* y *Boana pulchella*) expresaron incrementos en más de un tipo de ambiente. Salvo en casos particulares, no se observaron tendencias poblacionales negativas. Se concluye que el PNCdLP constituye un sitio de gran importancia para la conservación de anfibios anuros de las regiones pampeana y deltaico-riberaña de Argentina.

Palabras clave.- Abundancia, anuros, área protegida, Argentina, diversidad, tendencias temporales.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento ecológico sobre las comunidades de anfibios resulta clave para establecer prioridades y aplicar medidas tendientes a su preservación. Existe una creciente preocupación sobre el estado de conservación de los anfibios debido a la declinación de sus poblaciones, así como sobre los factores que la producen (Campbell Grant et al., 2020; Green et al., 2020). De hecho, el grupo atraviesa una situación alarmante en la cual cerca del 41% de sus especies se encuentran incluidas en alguna categoría de amenaza (IUCN, 2022). En este contexto, en los últimos años y en diversas partes del mundo, se han concentrado esfuerzos para evaluar el grado de efectividad de las áreas protegidas en la protección de este grupo taxonómico de alta vulnerabilidad (Ochoa-Ochoa et al., 2009; Nori et al., 2015; Albornoz-Espinell et al., 2017; Chen et al., 2017).

La composición, diversidad y abundancia de anfibios son particularmente influenciadas por el clima, la altitud y la dinámica hidrológica (Cayuela et al., 2012; Ortiz-Yusty et al., 2013; Davis et al., 2017), así como por otros factores abióticos que limitan su reproducción y el uso de los recursos que satisfacen sus requerimientos de vida básicos (Duellman & Trueb, 1986; Stein et al., 2014). En este sentido, elementos estructurales, como el tipo y diversidad de hábitats, la presencia de sitios reproductivos de calidad y las dimensiones de los cuerpos de agua, resultan clave como condicionantes de la diversidad y abundancia de anfibios (Kopp & Eterovick, 2006; Silva et al., 2011; Gonçalves & Crivellar, 2015; Semlitsch et al., 2015).

Los mecanismos que producen la declinación global de los anfibios son variados y complejos (Kiesecker et al., 2001). Las modificaciones y daños ambientales inducidos por las

actividades humanas (tales como la agricultura, la ganadería, la explotación forestal y los fuegos prescritos) pueden afectar la diversidad y abundancia de este grupo taxonómico (Vallan, 2002; Cano & Leynaud, 2009; Jongsma et al., 2014; Kacoliris et al., 2022). Otros factores a tener en cuenta son aquellos vinculados a los efectos del cambio climático (Pounds et al., 2006; Ochoa-Ochoa et al., 2012; Walls et al., 2013), incluyendo el aumento de la incidencia de patógenos relacionado con el calentamiento global (Pounds, 2001; Pounds et al., 2006).

El Parque Nacional Ciervo de los Pantanos (PNCdLP) se localiza al norte de la provincia de Buenos Aires, en la región centro-este de Argentina. El área incluye sectores pertenecientes a las ecorregiones “Pampa” y “Delta e Islas de los ríos Paraná y Uruguay” (*sensu* Morello et al., 2012). En el parque se han registrado 20 especies de anuros (Haene & Pereira, 2003; Codugnello, 2008; Guzmán & Raffo, 2011; Administración de Parques Nacionales, 2020). La diversidad y abundancia de anuros en el área, así como el uso del hábitat por parte de las distintas especies, han sido analizados previamente mediante un estudio de dos años de duración (Codugnello, 2008). Los trabajos de monitoreo a mediano y largo plazo son escasos en la literatura debido al esfuerzo y tiempo que insumen, y al financiamiento y recursos sostenidos que requieren (Estes-Zumpf et al., 2022; Meek, 2022). No obstante, son necesarios para comprender las dinámicas complejas en las fluctuaciones de los diferentes parámetros comunitarios, evaluar sus respuestas a las condiciones climáticas cambiantes o a las prácticas antrópicas del uso de la tierra, analizar tendencias en grupos bioindicadores que sirvan como sistemas de alerta temprana para la disminución de la integridad ecológica, o informar los



Figure 1. Types of environments defined within the Ciervo de los Pantanos National Park, Argentina. (A) PA is located in the upper zone, with little to no waterlogging. (B) PB presents a medium flooding, with semi-permanent and bathed watercourses. (C) BP is located in the lowest zone, its degree of flooding is medium to high, with semi-permanent and permanent water bodies.

Figura 1. Tipos de ambientes definidos dentro del Parque Nacional Ciervo de los Pantanos, Argentina. (A) PA se localiza en la zona alta, con anegamiento escaso a nulo. (B) PB presenta un anegamiento medio, con cursos de agua semipermanentes y bañados. (C) BP se localiza en la zona más baja, su grado de anegamiento es medio a alto, con cuerpos de agua semipermanentes y permanentes.

impactos de actividades de gestión o estrategias de conservación (Estes-Zumpf et al., 2022).

Por todo lo expuesto, el presente trabajo tiene como objetivos: a) analizar la riqueza, abundancia relativa, diversidad, equitatividad y proporción de sitios ocupados de la comunidad de anfibios anuros, en los principales tipos de ambientes hallados en el PNCdLP, y b) evaluar las tendencias de estos parámetros a lo largo de diez años.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El PNCdLP se encuentra en el centro-este de la Argentina, a 65 km al oeste de la ciudad de Buenos Aires, en la localidad de Campana (34°14'20" S, 58°51'54" O). La temperatura media anual es de 15.8 °C con un coeficiente de variación (CV) relativamente bajo (0.09). La temperatura media del mes más cálido (enero) es de 22.4 °C y la del mes más frío (julio) de 9 °C. La precipitación total anual es de 999 mm (CV: 0.07) distribuyéndose a lo largo de todo el año (Codugnello, 2008). Si bien esta última tiende a incrementarse en primavera y verano, no existe una estación seca claramente marcada (Matteucci, 2012). Durante el período de duración de este estudio (2004-2015), el clima experimentó una variación interanual importante, sucediendo incluso eventos de sequía extremos en las temporadas 2008-2009 y 2011-2012 (Barros & Camilloni, 2016; Administración de Parques Nacionales, 2020; Bó et al., 2021).

El área contiene ambientes representativos de las ecorregiones "Delta e Islas de los ríos Paraná y Uruguay" y "Pampa", con sus comunidades vegetales características (Burkart et al., 1999; Chichizola, 1993; Haene & Pereira, 2003; Morello et al., 2012).

A su vez, es claramente afectada por una particular dinámica hidrológica relacionada no sólo con las precipitaciones, sino con las crecientes y bajantes del río Paraná y del Río de la Plata (Bó & Malvárez, 1999). Dentro del PNCdLP se definieron tres grandes tipos de ambientes (Fig. 1) siguiendo el gradiente topográfico: el Pastizal de Alto (PA), el Pastizal de Bajo (PB) y el Bajo Palustre (BP), los cuales presentan diferencias en inundabilidad, drenaje y vegetación dominante (Graziani & Raffo, 2004; Codugnello, 2008; Administración de Parques Nacionales, 2020).

Muestreo

Los muestreos se realizaron entre los meses de octubre y marzo en 10 temporadas consecutivas (2004/5 a 2014/15), con al menos un relevamiento en primavera y otro en verano. Dichos meses se corresponden con la estación reproductiva de la mayoría de las especies de anuros presentes en el área según Haene & Pereira (2003), y las campañas se efectuaron con posterioridad a las precipitaciones. Se realizaron relevamientos nocturnos de anuros mediante detecciones visuales y auditivas a lo largo de bandas en transectas (Heyer et al., 1994; Sutherland, 1996) en los tres ambientes presentes (PA, PB y BP). Para ello, en cada uno se dispusieron al azar cuatro transectas de 300 metros. En ellas, se determinaron cinco bandas activas de 30 metros cada una, longitudinales a la transecta, e intercaladas por cinco "inter-bandas" (o bandas inactivas) de igual longitud, a fin de evitar el doble registro de los cantos (Fig. 2). Consecuentemente, se prospectaron sobre las cuatro transectas, 20 bandas activas por ambiente durante las primeras horas de la noche, recorriendo a pie cada banda durante dos minutos a fin de registrar por detección visual y auditiva los anuros presentes. En el entrenamiento auditivo se utilizó una técnica desarrollada en particular para este estudio, con procesadores de audio multi track o multipista de uso libre, que permiten simular

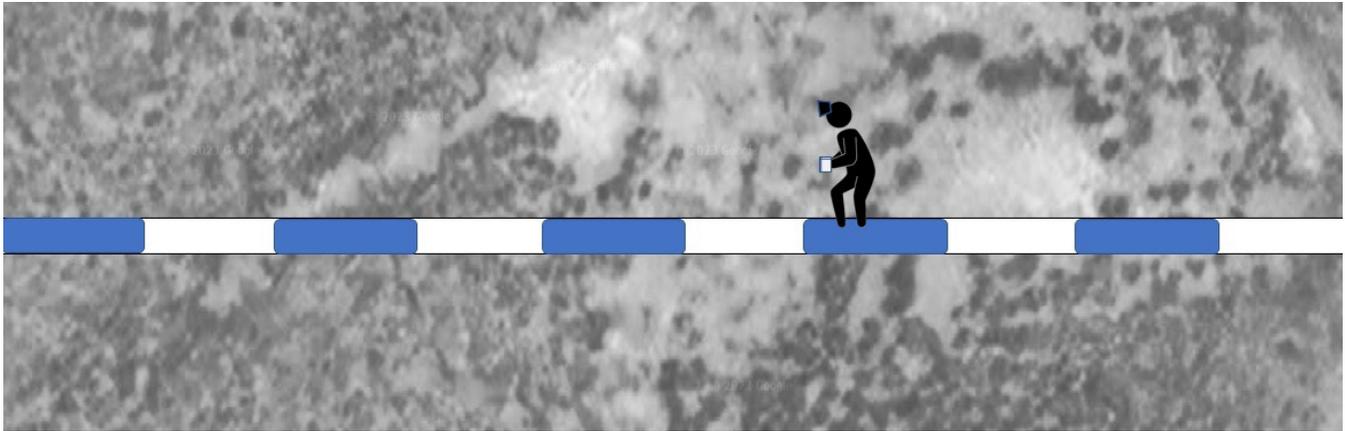


Figure 2. Scheme of bands in transects. The transect determines the line of march. The bands (sampling units) and interbands are interspersed and are longitudinal.

Figura 2. Esquema de bandas en transectas. La transecta determina la línea de marcha. Las bandas (unidades de muestreo) e interbandas están intercaladas y son longitudinales.

coros replicando una grabación individual. De esta manera se determinó que a partir de cuatro individuos cantando al unísono no era posible discriminar el número, por lo cual un coro se contabilizaba como cinco individuos (Administración de Parques Nacionales, 2020). Los registros auditivos permitieron detectar mayor cantidad de individuos y de especies, por lo que finalmente los registros visuales no fueron utilizados en el análisis del presente trabajo.

Análisis de datos

En cada muestreo estacional se estimaron dos propiedades básicas para caracterizar la biota de anfibios anuros: la diversidad de Hill de orden cero (No) o riqueza de especies, y la abundancia relativa de cada una de ellas (Ab). Ambos resultan elementales para evaluar su estado tanto en el tiempo como en el espacio. Además, se estimaron la diversidad de Hill de orden 1 y 2 (N1 y N2) y la equitatividad (E), es decir la forma en que las abundancias se distribuyen entre las distintas especies, empleando la tasa modificada de Hill (Hill, 1973; Ludwig & Reynolds, 1988; Moreno et al., 2011; Jost, 2018).

La abundancia (Ab) de las especies de anuros se determinó en base al número total de individuos estimado en los registros auditivos. Asimismo, se evaluó la proporción de sitios ocupados (PSO) o frecuencia de ocurrencia por especie (Gaston et al., 2000; MacKenzie & Nichols, 2004), la que se estimó como el número de bandas donde la especie X fue detectada al tiempo t_i sobre el número total de estaciones de muestreo (bandas).

Se realizaron pruebas de Shapiro-Wilks (Sokal & Rohlf, 1979) a los fines de analizar si los valores de Ab, PSO, No, N1, N2 y E,

seguían distribuciones normales. Habiendo constatado la ausencia de normalidad en los sets de datos, se aplicó el test no paramétrico de Kruskal Wallis para establecer eventuales diferencias significativas entre ambientes en los atributos comunitarios considerados (Kruskal & Wallis, 1952; Sprent & Smeeton, 2007). Posteriormente, se efectuaron comparaciones post hoc por pares, aplicando la corrección de Benjamini & Hochberg (1995). Las pruebas estadísticas fueron realizadas mediante la utilización del software R versión 4.2.0 (R Core Team, 2022).

Por último, para evaluar la posible existencia de alguna tendencia temporal significativa en los parámetros a lo largo de los diez años de muestreo, se aplicó la prueba de tendencias de Cox-Stuart ($p < 0.05$, con un intervalo de confianza de 95 %; Cox & Lewis, 1968; Lehtinen et al., 1997; Sprent & Smeeton, 2007). Para ello se compararon los primeros cinco años con los segundos cinco años para todas las medidas analizadas (Ab, PSO, No, N1, N2 y E). De la comparación de a pares entre los datos de la primera y segunda mitad de la serie se obtuvieron los valores k^- y k^+ , los que, junto con el N de los datos, permiten generar el estadístico del test y establecer la significancia de la tendencia observada (Administración de Parques Nacionales, 2020).

RESULTADOS

Presencia de especies

Durante los 10 años de muestreo se registraron 16 especies de anuros en las bandas en transectas, distribuidas en cinco familias (Tabla 1). La riqueza acumulada global durante el período prospectado fue mayor en PB.

Table 1. Global list of species recorded during the period 2004-2015 in the surveyed environments of the Ciervo de los Pantanos National Park, Argentina. PA, high grassland; PB, low grassland; BP, low marsh.

Tabla 1. Listado global de las especies registradas durante el período 2004-2015 en los ambientes prospectados del Parque Nacional Ciervo de los Pantanos, Argentina. PA, pastizal de alto; PB, pastizal de bajo; BP, bajo palustre.

ESPECIE	PA	PB	BP
BUFONIDAE			
<i>Rhinella arenarum</i> (Hensel, 1867)	X	X	
<i>Rhinella dorbignyi</i> (Duméril & Bibron, 1841)		X	X
HYLIDAE			
<i>Boana pulchella</i> (Duméril & Bibron, 1841)	X	X	X
<i>Dendropsophus nanus</i> (Boulenger, 1889)	X	X	X
<i>Dendropsophus sanborni</i> (Schmidt, 1944)		X	X
<i>Pseudis minuta</i> Günther, 1858		X	X
<i>Scinax berthae</i> (Barrio, 1962)		X	X
<i>Scinax granulatus</i> (Peters, 1871)	X	X	X
<i>Scinax nasicus</i> (Cope, 1862)	X	X	
<i>Scinax squalirostris</i> (Lutz, 1925)		X	X
LEPTODACTYLIDAE			
<i>Leptodactylus gracilis</i> (Duméril & Bibron, 1840)	X	X	X
<i>Leptodactylus latinasus</i> Jiménez de la Espada, 1875	X	X	X
<i>Leptodactylus luctator</i> (Hudson, 1892)		X	X
<i>Leptodactylus mystacinus</i> (Burmeister, 1861)		X	X
MICROHYLIDAE			
<i>Elachistocleis bicolor</i> (Guérin-Méneville, 1838)		X	
ODONTOPHYRIDAE			
<i>Odontophrynus americanus</i> (Duméril & Bibron, 1841)	X		

Diferencias entre ambientes

Al comparar los parámetros comunitarios registrados estacionalmente, la abundancia (Ab), diversidad (No, N1 y N2) y equitatividad (E) de las comunidades de anuros difirieron significativamente entre ambientes. Todos los parámetros analizados resultaron significativamente mayores en BP y PB respecto de PA. Si bien no se encontraron diferencias significativas entre BP y PB, el primero presentó valores mayores en todos los casos (Fig. 3).

La proporción de sitios ocupados (PSO) reveló diferencias significativas entre ambientes en varias de las especies de anuros

analizadas (Fig. 4). *Boana pulchella*, *Pseudis minuta*, *Scinax berthae* y *S. squalirostris* presentaron una PSO significativamente más alta para los dos ambientes de humedal (PB y BP) con respecto a PA, sin diferencias estadísticas entre PB y BP. *Leptodactylus gracilis* y *L. latinasus* no mostraron diferencias significativas entre los dos tipos de pastizales (PA y PB) presentes pero sí en comparación con BP.

Por último, *S. granulatus* expuso una PSO significativamente más alta en PA con relación a BP, mientras PB no difirió significativamente ni de PA ni de BP. *Rhinella dorbignyi* y *S. nasicus*, por su parte, no mostraron diferencias estadísticas

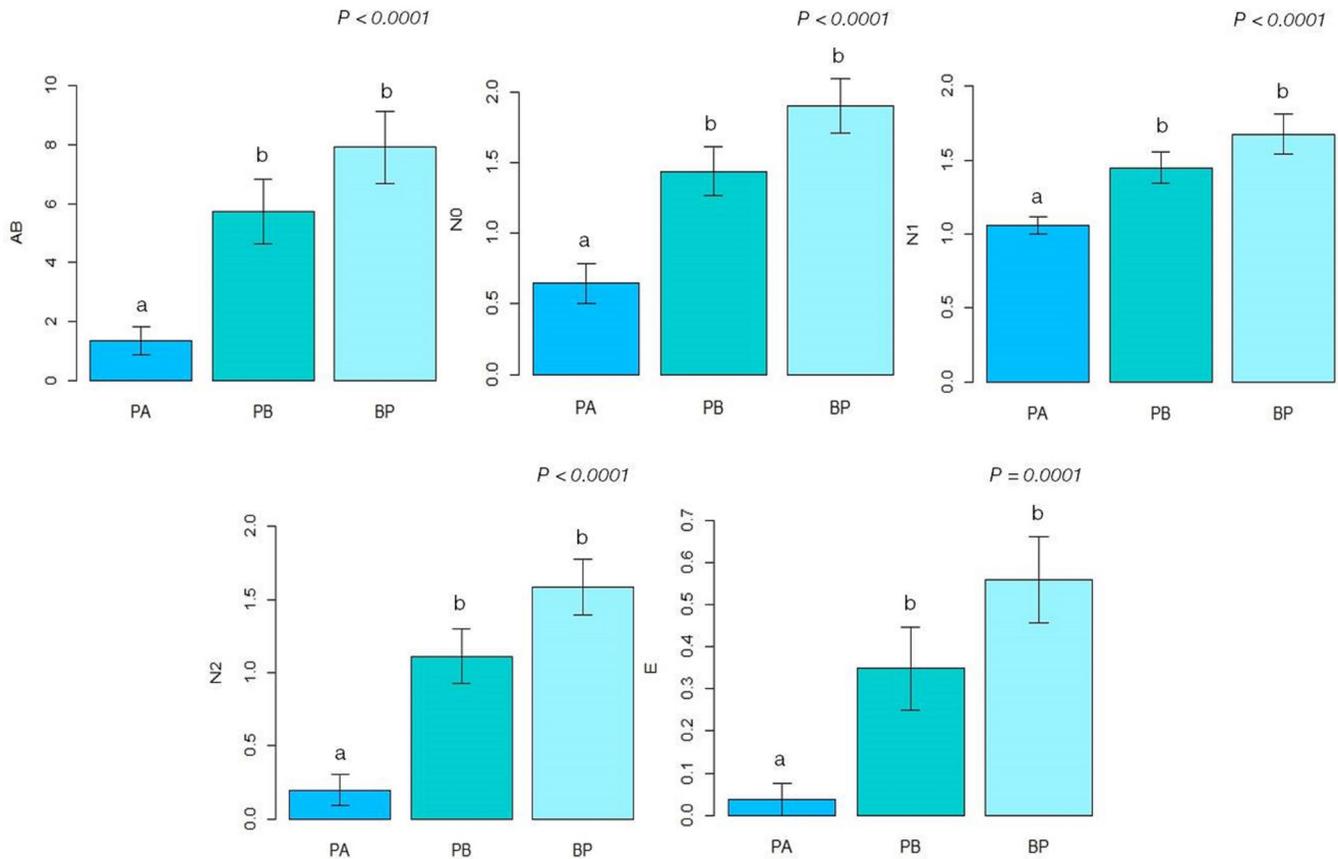


Figure 3. Comparison of community parameters of anuran amphibians recorded in each sampling between different environments of the Ciervo de los Pantanos National Park, Argentina. The P-values for the Kruskal-Wallis tests are shown in the upper right corner of each graph. The different letters above each bar show significant differences in the Kruskal-Wallis post-hoc pairwise tests. AB, abundance; NO, N1 and N2, Hill diversity of order 0, 1 and 2 respectively; E, evenness; PA, high grassland; PB, low grassland; BP, low marsh. The bars represent the standard error.

Figura 3. Comparación de los parámetros de la comunidad de anfibios anuros registrados en cada muestreo entre distintos ambientes del Parque Nacional Ciervo de los Pantanos, Argentina. Los valores P de las pruebas de Kruskal-Wallis se muestran en la esquina superior derecha de cada gráfico. Las diferentes letras sobre cada barra muestran diferencias significativas en las pruebas por pares post-hoc de Kruskal-Wallis. AB, abundancia; NO, N1 y N2, Diversidad de Hill de orden 0, 1 y 2 respectivamente; E, equitatividad; PA, pastizal de alto; PB, pastizal de bajo; BP, bajo palustre. Las barras representan el error estándar.

entre los ambientes (Fig. 4). El resto de las especies no han sido analizadas por carecer de datos suficientes para efectuar este análisis.

Variaciones y tendencias temporales

Se observó una alta variabilidad en los valores de los parámetros, Ab, NO, N1, N2 y E a lo largo del período estudiado. Se destacan las variaciones registradas durante las temporadas reproductivas 2008/2009 y 2011/2012, durante las cuales los parámetros mostraron cambios diferentes al resto de los diez años, muy marcados para la abundancia en los ambientes inundables (Fig. 5).

El análisis de tendencias temporales reveló, para el ambiente PA, una propensión al incremento significativa tanto en Ab como en NO ($P = 0.001$ en ambos casos). Por su parte, en PB y en BP, la totalidad de los atributos comunitarios presentaron una tendencia al aumento significativa (PB: $P_{N1} = 0.001$; $P_{N2} = 0.006$; $P_E = 0.006$; $P_{Ab} = 0.008$; $P_{No} = 0.006$; BP: $P = 0.001$ en todos los parámetros). Los valores de PSO también expusieron una alta variación a lo largo de los diez años de relevamientos. Durante este lapso de tiempo, todas las especies mostraron valores de cero en diferentes oportunidades. Esto ocurrió incluso en aquellas que exhibieron PSO relativamente altos, como *Boana pulchella* o *Pseudis minuta* en BP.



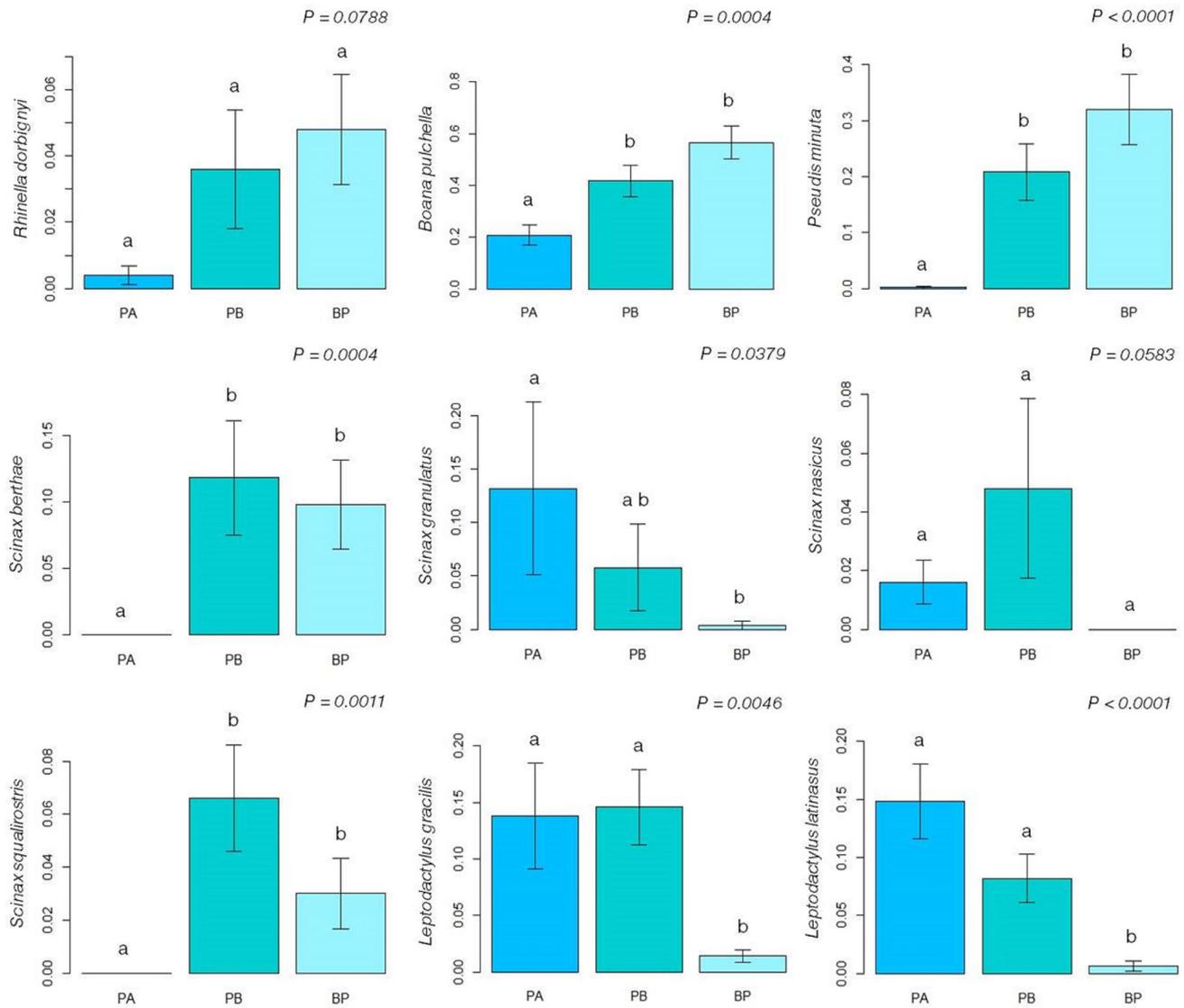


Figure 4. Comparison of the proportion of occupied sites of anuran amphibian species present in three environments of the Cervo de los Pantanos National Park, Argentina. PA, high grassland; PB, low grassland; BP, low marsh. The bars represent the standard error.

Figura 4. Comparación de la proporción de sitios ocupados de las especies de anfibios anuros presentes en tres ambientes del Parque Nacional Cervo de los Pantanos, Argentina. PA, pastizal de alto; PB, pastizal de bajo; BP, bajo palustre. Las barras representan el error estándar

Las pruebas de tendencia realizadas revelaron la presencia tanto de especies con tendencias significativas crecientes como con trayectorias decrecientes. En el ambiente PA, *Boana pulchella* y *Leptodactylus latinasus* mostraron tendencias crecientes ($P = 0.001$ en ambos casos), mientras que *L. gracilis* registró una tendencia decreciente ($P = 0.006$). En PB, *B. pulchella*, *L. latinasus* y *L. gracilis* presentaron trayectorias crecientes significativas

($P = 0.008$, 0.006 y 0.002 , respectivamente), en tanto que con *Pseudis minuta* y *Scinax nasicus* ocurrió lo contrario ($P = 0.001$ y 0.011 , respectivamente). En BP, *P. minuta* y *S. berthae* exhibieron tendencias crecientes ($P = 0.001$ y 0.004 , respectivamente), mientras que en *Rhinella dorbignyi* y *L. gracilis* las trayectorias fueron decrecientes ($P = 0.001$ y 0.004 , respectivamente).

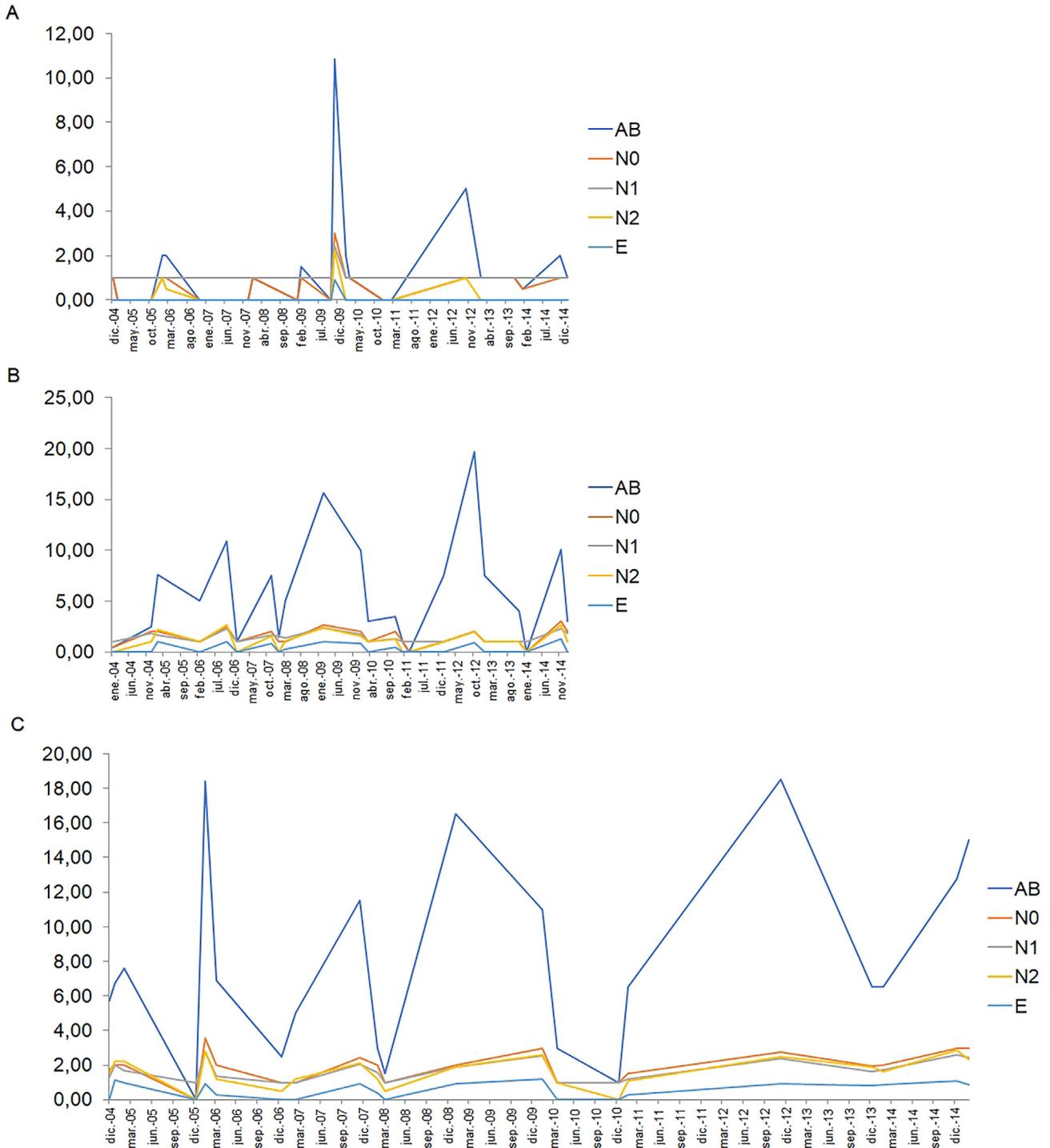


Figure 5. Variation of the parameters of the amphibian community structure throughout the period 2004-2015 in the Ciervo de los Pantanos National Park, Argentina, for the environments (A) high grassland, (B) low grassland and (C) low marsh. AB, Abundance; N0, Diversity of order 0; N1, Diversity of order 1; N2, Diversity of order 2; E, Evenness.

Figura 5. Variación de los parámetros de la estructura comunitaria de anfibios a lo largo del período 2004-2015 en el Parque Nacional Ciervo de los Pantanos, Argentina, para los ambientes (A) pastizal de alto, (B) pastizal de bajo y (C) bajo palustre. AB, Abundancia; N0, Diversidad de orden 0; N1, Diversidad de orden 1; N2, Diversidad de orden 2; E, Equitatividad.

DISCUSIÓN

Presencia de especies

Hasta la fecha se encuentran citadas para la provincia de Buenos Aires 29 especies de anfibios (Vaira et al., 2012), de las cuales en el presente estudio, y para un área de 5600 ha que constituye el PNCdLP, se registraron el 55,17 % (n = 16). Cuatro especies de presencia potencial no han sido observadas en los diez años de muestreo (*Nyctimantis siemersi*, *Ceratophrys ornata*, *Leptodactylus podicipinus* y *Lysapsus limellum*). En el caso de *C. ornata* se cuenta con un registro no confirmado en el año 1998 (Marcelo Zanello, com.pers.). Por su parte, *Odontophrynus americanus* y *Elachistocleis bicolor* exhibieron escasos registros durante el estudio, resultados que coinciden con lo informado por Haene & Pereira (2003) para el área. Debemos tener en cuenta que las especies eventualmente faltantes en los relevamientos pueden ser localmente raras, o bien estar representadas por individuos errantes y en proceso de dispersión (Moreno & Halffter, 2000). Por otra parte, algunas especies pueden variar su fenología de un año a otro y no ser detectables todos los años, mientras que otras pueden ampliar o reducir su distribución local debido a cambios ambientales (por ejemplo, climáticos o hidrológicos), factores que explican porqué con frecuencia los inventarios biológicos difícilmente llegan a completarse (Jiménez-Valverde & Hortal, 2003).

Diferencias entre ambientes

Al comparar estacionalmente los parámetros comunitarios, los valores más altos en diversidad, equitatividad, abundancia y riqueza hallados en BP podrían explicarse, por un lado, por sus características físicas e hidrológicas, y por otro por presentar una significativa heterogeneidad en cuanto a su vegetación y hábitats. Su fisiografía es compleja, con presencia de madrejones, albardones, lagunas y charcas, y distintas asociaciones vegetales como pastizales, juncuales, totorales y plantas flotantes (Administración de Parques Nacionales, 2015). Al respecto, diversos autores señalan que una mayor superficie de los sistemas acuáticos, de mayor tamaño como los presentes en BP, se asocian a una mayor diversidad de anuros (Parris, 2006; Peltzer et al., 2006). Tanto el PB como el BP contienen humedales de distintas dimensiones, pero siempre de mayor tamaño y permanencia que el PA, por lo que la mayor diversidad y abundancia encontrada coincide con los resultados de estos autores.

El BP y el PB presentan, además, aportes de lluvias, aguas subterráneas, desbordes de ríos y arroyos pampeanos, así como de crecidas del Río Paraná, lo que genera una elevada heterogeneidad estructural y temporal. Silva et al. (2011) señalaron que una mayor heterogeneidad estructural de los

humedales en base a la vegetación, la disponibilidad de agua libre, costas vegetadas, entre otras características, permite conservar un mayor número de especies.

Por otro lado, BP presenta un menor grado de uso histórico y de modificación antrópica en relación con PB y PA, en los cuales se han desarrollado actividades ganaderas previo a la creación del área protegida (Administración de Parques Nacionales, 2015). En una comparación entre localidades con y sin ganadería en llanuras aluviales del sureste de Australia, Jansen & Healey (2003) encontraron que la intensidad de pastoreo por ganado afecta significativamente la diversidad de anfibios al modificar la vegetación y los cuerpos de agua. En la misma línea, Cano & Leynaud (2009), estudiando pastizales del noreste de Argentina, concluyeron que, en sitios con ganadería y fuego prescripto, la abundancia de especies del género *Leptodactylus* se reduce significativamente. Entonces, la mayor diversidad hallada en BP podría deberse no solo a su alta disponibilidad de agua y heterogeneidad estructural, sino también a factores vinculados a un menor uso histórico y un menor daño ambiental.

El PB, el ambiente con mayor riqueza acumulada en los 10 años prospectados en el presente estudio, y considerado también como el de mayor riqueza por Haene & Pereira (2003), se conforma mayormente de sistemas acuáticos con distinto grado de permanencia del agua y características estructurales. Exhibe una heterogeneidad apreciable, con presencia de pequeñas lagunas, charcas, paleocanales de marea, cordones litorales y canales artificiales, formas modeladas a su vez por acción fluvial y humana (Administración de Parques Nacionales, 2015). Según algunos autores (Skelly et al., 1999; Silva et al., 2011) la dinámica de cambios en la vegetación, la complejidad morfológica y la variedad florística asociada, favorece el uso del ambiente por una mayor variedad de anfibios con distintos requerimientos lo que podría explicar, en parte, los valores significativamente más altos de diversidad de anuros observados en PB. Por otra parte, el uso histórico y las modificaciones ambientales han sido más importantes en este último que en BP.

El PA ha sido el ambiente sometido al mayor uso y modificación antrópica, principalmente por ganadería, además de entrenamientos militares, asentamientos humanos e introducción de especies exóticas (Administración de Parques Nacionales, 2015). Si bien se trata de una unidad ambiental con menor disponibilidad de humedales, lo que explica mayormente los valores observados, factores vinculados al uso y pérdida de integridad ecológica podrían explicar secundariamente la baja diversidad observada, en coincidencia con Jansen & Healey (2003). La disponibilidad de humedales es reducida y, en general,



Figure 6. (A) *Boana pulchella*, (B) *Pseudis minuta* and (C) *Scinax nasicus*. / Figura 6. (A) *Boana pulchella*, (B) *Pseudis minuta* y (C) *Scinax nasicus*.

los cuerpos de agua son efímeros y de un tamaño relativamente pequeño, por lo que sólo en épocas de fuertes lluvias los anfibios cuentan con suficiente disponibilidad de hábitats reproductivos. *Leptodactylus latinasus* y *Rhinella arenarum* han sido especies frecuentes en este ambiente. Estos taxones suelen poseer una abundancia incrementada en sitios antropizados. En este sentido, *R. arenarum* es considerado un organismo habitual de zonas periurbanas con presencia de establecimientos rurales o urbanizaciones (Agostini, 2012), mientras que *L. latinasus*, ha sido propuesto como especie invasora de áreas alteradas (Sanchez et al., 2013). Estos resultados refuerzan lo expuesto previamente acerca del alto grado de disturbio antrópico que afectó al PA en el pasado. La fragmentación y aislamiento del pastizal pampeano a nivel regional (Baldi et al., 2006), podría ser

otro factor que explique la baja diversidad de anfibios observada en este ambiente.

Además de los factores ya mencionados, las historias de vida y modos reproductivos de cada especie podrían explicar las diferencias en la PSO. *Boana pulchella*, *Pseudis minuta* (Fig. 6 A y B, respectivamente), *Scinax berthae* y *S. squalirostris* mostraron una PSO significativamente mayor en los ambientes de humedal (PB y BP). Al respecto, *P. minuta* es considerada una especie acuática, muy asociada a cuerpos de agua permanentes y semipermanentes, mientras los restantes hílidos mencionados se consideran habitualmente arborícolas (Gallardo, 1980; Ghirardi & López, 2020). Pero todas poseen estrategias reproductivas que requieren una mayor disponibilidad de agua,

ya que implican depositar los huevos individualmente (*P. minuta*) o bien formando una masa globosa (*B. pulchella*, *S. berthae* y *S. squalirostris*) directamente en el agua (Lavilla & Rougés, 1992). Por su parte, *Leptodactylus latinasus* y *L. gracilis* son especies de hábitos más terrestres y subterráneos (Gallardo, 1980; Ghirardi & López, 2020), las cuales depositan sus huevos en nidos de espuma en la tierra, en grietas o estructuras especialmente construidas en el sedimento, y por lo general se ubican en áreas anegadizas o en las proximidades de cuerpos de agua. El desarrollo embrionario, eclosión y primeras etapas del desarrollo larval pueden llevarse a cabo en el lugar de la puesta o en el agua, dependiendo del momento en que las lluvias inundan el nido y lo arrastran hacia cuerpos de agua mayores (Gallardo, 1974; Lavilla & Rougés, 1992). Los nidos de espuma serían una adaptación que permitiría evitar la desecación de los huevos y de los primeros estadios de la etapa larval en casos de evaporación de dichos cuerpos de agua (Heyer, 1969; Duellman & Trueb, 1986), motivo por el cual es esperable registrar especies con estas características en ambientes con menor permanencia de agua. Concordantemente, tanto *L. latinasus* como *L. gracilis* mostraron una PSO más alta en los pastizales respecto del BP.

Variaciones y tendencias temporales

Se registraron amplias variaciones en los valores de los atributos analizados durante las sequías ocurridas en los períodos 2008/2009 y 2011/2012, las que coincidieron con fases frías del ENSO, conocidas como “La Niña” (Barros & Camilloni, 2016), pero también ocurrieron fases cálidas de “El Niño” que con frecuencia resultaron en importantes precipitaciones en la región, como en la primavera del año 2015. Al respecto, Ab, N1 y E mostraron los descensos más marcados durante a las sequías o con posterioridad a estas. No obstante, como se mencionó previamente, el área de estudio presenta distintas aportaciones de agua y una dinámica hidrológica compleja por lo cual conocer sus efectos sobre los parámetros monitoreados requiere de estudios específicos sobre la supervivencia y el reclutamiento de las especies presentes en el PNCdLP. La existencia de diferentes cuencas, como las de origen pampeano (Río Lujan y Ao. Otamendi), deltense (Delta del Paraná) y de humedales artificiales (canales), genera una importante disponibilidad de hábitats reproductivos, con independencia de las precipitaciones locales. Según Jacob et al. (2003), la complejidad y variabilidad hidrológica favorecen el éxito reproductivo de las distintas especies con diferentes fenologías y estrategias.

En el caso de los humedales deltenses estos ofrecen un ambiente poco predecible y con altas tasas de cambio en el paisaje, ya que la regularidad de los eventos hidrológicos en el Paraguay-Paraná es decreciente desde el Pantanal hacia el Delta del Paraná (Neiff,

1999). Esto podría ser un factor clave para el mantenimiento de la riqueza y abundancia de anfibios anuros en el área a lo largo del tiempo.

En los ambientes con mayor inundabilidad y permanencia de agua, PB y BP, se observaron varias especies con tendencias temporales crecientes (*Boana pulchella*, *Leptodactylus latinasus*, *L. gracilis*, *Pseudis minuta* y *Scinax berthae*), cuatro con trayectorias decrecientes, y otras no mostraron tendencia alguna. Esta variabilidad en los resultados resalta la importancia que tienen las características particulares de cada especie al analizar los patrones obtenidos. *Boana pulchella* es un taxón abundante, que utiliza diferentes hábitats y sitios modificados, cuya reproducción es prolongada a lo largo del año, e incluso continua (Antoniazzi et al., 2019), lo que le permitiría mantener su elevada abundancia relativa. *Leptodactylus latinasus* es, por su parte, un representante habitual de áreas alteradas y peridomésticas por lo cual los cambios ambientales no afectarían tanto su abundancia como podría esperarse para otras especies. Los casos puntuales de tendencias decrecientes en el PNCdLP [*Scinax nasicus* (Fig. 6C), *Rhinella dorbignyi*, *Leptodactylus gracilis* y *Pseudis minuta* en algunos ambientes] deben ser tenidos en consideración en futuros monitoreos, a los fines de dilucidar si existe algún daño o pérdida de integridad ecológica en sus ecosistemas constituyentes (Estes-Zumpff et al., 2022).

Con respecto a los eventuales procesos de declinación local, Campbell Grant et al. (2020) concluyen que la disminución global de anfibios es real pero no ubicua, y que existen múltiples factores que conducen a dichos fenómenos, siendo su importancia relativa variable entre especies, poblaciones y regiones. Según Green et al. (2020), este fenómeno se ha vuelto más complejo de lo que originalmente se esperaba y dado las múltiples causas posibles, cada caso debería ser estudiado en particular. En este sentido, para aquellas especies que exhibieron tendencias decrecientes durante la presente investigación (*Scinax nasicus*, *Rhinella dorbignyi*, *Leptodactylus gracilis* y *Pseudis minuta*), se sugiere la realización de estudios específicos que permitan determinar los factores causales que están afectando puntualmente a estas poblaciones.

CONCLUSIONES

En el PNCdLP, salvo para los casos puntuales de tendencias decrecientes en algunas de las especies registradas, no se observa una trayectoria negativa generalizada que pueda indicar una declinación de las comunidades de anfibios anuros en su conjunto. La riqueza específica observada, exhibiendo en una acotada superficie más del 50% de las especies citadas para la

provincia de Buenos Aires, sumado a la estabilidad general de la diversidad y abundancia evaluadas a lo largo de 10 años, muestra que el PNCdLP es un área de importancia para la conservación de anfibios anuros de las regiones pampeana y deltaico-riberaña de Argentina, y en particular para la preservación de las especies de la provincia de Buenos Aires.

Agradecimientos.- Los autores manifiestan su agradecimiento a la Administración de Parques Nacionales de Argentina, así como a todos los colaboradores que aportaron su trabajo durante los diez años de relevamientos. En especial a Martín Izquierdo, Marcelo Zanello, Leonardo Juber, Mariana Méndez, Cynthia Bandurek, Nadia Codugnello, Laura Chazarreta, Gabriel Bihé, y Gonzalo Alves.

LITERATURA CITADA

- Administración de Parques Nacionales. 2015. Plan de Gestión de la Reserva Natural Otamendi 2016-2021. https://sib.gob.ar/archivos/Plan_de_Gestion_de_la_RNO_2016_2021.pdf [Consultado en julio 2022]
- Administración de Parques Nacionales. 2020. Estudios Ecológicos de las Comunidades de Anfibios Anuros Del Parque Nacional Ciervo de los Pantanos (Campana, Buenos Aires), Diez Años de Relevamientos. Informe técnico. https://sib.gob.ar/archivos/anf_ciervos_raffo.pdf [Consultado en marzo 2022]
- Agostini, M.G. 2012. Ranas y Sapos del Fondo de tu Casa: Anfibios de Agroecosistemas de La Plata y Alrededores. Editorial de la Universidad de La Plata, La Plata, Argentina.
- Albornoz-Espinel, M.M., C.H. Cáceres-Martínez & A.A. Acevedo-Rincón. 2017. Protected areas assessment for the conservation of threatened amphibians in the Cordillera Oriental of Colombia. *Herpetology Notes* 10:685-696.
- Antoniazzi, C.E., J.A. López, R. Ghirardi & A.P. Armando. 2019. Biología reproductiva de *Boana pulchella* y *Boana punctata* (Anura: Hylidae) en poblaciones simpátricas de humedales templados. *Caldasia* 41:245-256.
- Baldi, G., J.P. Guerschman & J.M. Paruelo. 2006. Characterizing fragmentation in temperate South America grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 116:197-208.
- Barros, V. & I. Camilloni. 2016. La Argentina y el Cambio Climático, de la Física a la Política. Eudeba, Buenos Aires, Argentina.
- Benjamini, Y. & Y. Hochberg. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B* 57:289-300.
- Bó, R.F. & A.I. Malvárez. 1999. Las inundaciones y la biodiversidad en humedales. Un análisis del efecto de eventos extremos sobre la fauna silvestre. Pp. 151-172. En A.I. Malvárez (Ed.), *Tópicos Sobre Humedales Subtropicales y Templados de Sudamérica*. MAB/UNESCO, Montevideo, Uruguay.
- Bó, R.F., M.C. Reeves & E.S. Massa. 2021. El Cambio Climático en el Delta del Río Paraná. Información Básica y Propuestas para Pobladores, Productores Ganaderos y Organismos De Gestión de la Región. Fundación Humedales/Wetlands International, Buenos Aires, Argentina.
- Burkart, R.N., O. Bárbaro, R.O. Sánchez & D.A. Gómez. 1999. Eco-regiones de la Argentina. Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, Argentina.
- Campbell Grant, E.H., D.A.W. Miller & E. Muths. 2020. A synthesis of evidence of drivers of amphibian declines. *Herpetologica* 76:101-107.
- Cano, P.D. & G.C. Leynaud. 2009. Effects of fire and cattle grazing on amphibians and lizards in northeastern Argentina (Humid Chaco). *European Journal of Wildlife Research* 56:411-420.
- Cayuela, H., A. Besnard, A. Bechet, V. Devictor & A. Olivier. 2012. Reproductive dynamics of three amphibian species in Mediterranean wetlands: the role of local precipitation and hydrological regimes. *Freshwater Biology* 57:2629-2640.
- Chen, Y., J. Zhang, J. Jiang, S.E. Nielsen & F. He. 2017. Assessing the effectiveness of China's protected areas to conserve current and future amphibian diversity. *Diversity and Distributions* 23:146-157.
- Chichizola, S.E. 1993. Las comunidades vegetales de la Reserva Natural Estricta Otamendi y sus relaciones con el ambiente. *Parodiana* 8:227-263.
- Codugnello, N.B. 2008. Estudios de Diversidad y Uso de Hábitat de Anfibios Anuros en la Reserva Natural Otamendi (Campana, Provincia de Buenos Aires). Tesis de licenciatura. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Cox, D.R. & P.A.W. Lewis. 1968. *The Statistical Analysis of Series of Events*. Methuen & Co., Whitstable, Inglaterra.



- Davis, C.L., D.A.W. Miller, S.C. Walls, W.J. Barichivich, J.W. Riley & M.E. Brown. 2017. Species interactions and the effects of climate variability on a wetland amphibian metacommunity. *Ecological Applications* 27:285-296.
- Duellman, W.E. & L. Trueb. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw Hill, New York, Estados Unidos.
- Estes-Zumpf, W., B. Addis, B. Marsicek, M. Lee, Z. Nelson & M. Murphy. 2022. Improving sustainability of long-term amphibian monitoring: the value of collaboration and community science for indicator species management. *Ecological Indicators* 134:108451.
- Gallardo, J.M. 1974. *Anfibios de los Alrededores de Buenos Aires*. EUDEBA Lectores, Buenos Aires, Argentina.
- Gallardo J.M. 1980. Estudio Ecológico Sobre los Anfibios y Reptiles del Noreste de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). I Reunión Iberoamericana de Zoología de Vertebrados, La Rábida 1977, España.
- Gaston, K., T. Blackburn, J. Greenwood, R. Gregory, R. Quinn & J. Lawton. 2000. Abundance-occupancy relationships. *Journal Applied Ecology* 37:39-59.
- Ghirardi, R. & J.A. López. 2020. *Anfibios de Santa Fe*. Ediciones UNL, Santa Fe, Argentina.
- Gonçalves, D.S. & L.V. Crivellar. 2015. Linking environmental drivers with amphibian species diversity in ponds from subtropical grasslands. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87:1751-1762.
- Graziani, M. & L. Raffo. 2004. Reserva Natural Otamendi. Pp. 112-113. En D. Bilenca & F. Miñarro (Eds.), *Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y Sur de Brasil*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.
- Green, D.M., M.J. Lannoo, M. Lesbarreres & E. Muths. 2020. Amphibian population declines: 30 years of progress in confronting a complex problem. *Herpetologica* 76:97-100.
- Guzmán, A. & L. Raffo. 2011. *Guía de los Anfibios del Parque Nacional el Palmar y la Reserva Natural Otamendi*. Editorial APN, Buenos Aires, Argentina.
- Haene, E. & J. Pereira. 2003. *Fauna de Otamendi. Inventario de los Animales Vertebrados de la Reserva Natural Otamendi*. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Heyer, W.R. 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution* 23:421-428.
- Heyer, W.R., M.A. Donnelly, R.W. McDiarmid, L.C. Hayek & M.S. Foster (Eds.) 1994. *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, Estados Unidos.
- Hill, M.O. 1973. Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology* 54:427-432.
- IUCN. 2022. The IUCN red list of threatened species. Version 2021-3. <https://www.iucnredlist.org> [Consultado en junio 2022]
- Jacob, C., G. Poizat, M. Veith, A. Seitz & A.J. Crivelli. 2003. Breeding phenology and larval distribution of amphibians in a Mediterranean pond network with unpredictable hydrology. *Hydrobiologia* 499:51-61.
- Jansen, A. & M. Healey. 2003. Frog communities and wetland condition: relationships with grazing by domestic livestock along an Australian floodplain river. *Biological Conservation* 109:207-219.
- Jiménez-Valverde, A. & J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8:151-161.
- Jongsma, G.F.M., R.W. Hedley, R. Durães & J. Karubian. 2014. Amphibian diversity and species composition in relation to habitat type and alteration in the Mache-Chindul Reserve, northwest Ecuador. *Herpetologica* 70:34-46.
- Jost, L. 2018. ¿Qué entendemos por diversidad? El camino hacia la cuantificación. *Mètode Science Studies Journal* 98:39-45.
- Kacolicis, F.P., I. Berkunsky, J.C. Acosta, R. Acosta, M.G. Agostini, M.S. Akmentins, M.L. Arellano, C. Azat, N.C. Bach, G.M. Blanco, R. Calvo, A. Charrier, V. Corbalán, C. Correa, M.E. Cuello, C. Deutsch, D. Di Pietro, S. Gastón, R. Gómez Alés, C. Kass, N. Kass, G. Lobos, T.A. Martínez, T. Martínez-Aguirre, M. Mora, R. Nieva-Cocilio, H. Pastore, J.M. Pérez-Iglesias, L. Piaggio Kokot,



- F. Rabanal, M.J. Rodríguez-Muñoz, L.C. Sanchez, C. Tala, C. Úbeda, M. Vaira, M.A. Velasco, M. Vidal & J. Williams. 2022. Current threats faced by amphibian populations in the southern cone of South America. *Journal for Nature Conservation* 69:126254.
- Kiesecker, J.M., A.R. Blaustein & L.K. Belden. 2001. Complex causes of amphibian population declines. *Nature* 410:681-684.
- Kopp, K. & P.C. Eterovick. 2006. Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *Journal of Natural History* 40:1813-1830.
- Kruskal, W.H. & W.A. Wallis. 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association* 47:583-621.
- Lavilla, E.O. & M. Rougés. 1992. Reproducción y desarrollo de anuros argentinos. *Serie de Divulgación, Asociación Herpetológica Argentina* 5:1-166.
- Lehtinen, E., U. Pulkkinen & K. Pom. 1997. Statistical trend analysis methods for temporal phenomena. Swedish Nuclear Power Inspectorate (SKI). <https://www.osti.gov/etdeweb/servlets/purl/587858> [Consultado en abril 2022]
- Ludwig, J.A. & J.F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology. A Primer on Methods and Computing*. John Wiley & Sons, New York, Estados Unidos.
- MacKenzie, D.I. & J.D. Nichols. 2004. Occupancy as a surrogate for abundance estimation. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:461-467.
- Matteucci, S.D. 2012. Ecorregión delta e islas de los ríos Paraná y Uruguay. Pp. 447-488. En J. Morello, S.D. Matteucci, A.F. Rodríguez & M. Silva (Eds.), *Ecorregiones y Complejos Ecosistémicos Argentinos*. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires, Argentina.
- Meek, R. 2022. Long-term changes in four populations of the spiny toad, *Bufo spinosus*, in Western France; data from road mortalities. *Conservation* 2:248-261.
- Morello, J., S.D. Matteucci, A.F. Rodríguez & M.E. Silva. 2012. *Ecorregiones y Complejos Ecosistémicos Argentinos*. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires, Argentina.
- Moreno, C.E. & G. Halffter. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 37:149-158.
- Moreno, C.E., F. Barragán, E. Pineda & N.P. Pavón. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:1249-1261.
- Neiff, J.J. 1999. El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. Pp. 90-139. En A.I. Malvárez (Ed.), *Tópicos Sobre Humedales Subtropicales y Templados de Sudamérica*. MAB/UNESCO, Montevideo, Uruguay.
- Nori, J., P. Lemes, N. Urbina-Cardona, D. Baldo, J. Lescano & R. Loyola. 2015. Amphibian conservation, land-use changes and protected areas: a global overview. *Biological Conservation* 191:367-374.
- Ochoa-Ochoa, L., J.N. Urbina-Cardona, L.B. Vázquez, O. Flores-Villela & J. Bezaury-Creel. 2009. The effects of governmental protected areas and social initiatives for land protection on the conservation of mexican amphibians. *PLoS ONE* 4:e6878.
- Ochoa-Ochoa, L.M., P. Rodríguez, F. Mora, O. Flores-Villela & R.J. Whittaker. 2012. Climate change and amphibian diversity patterns in Mexico. *Biological Conservation* 150:94-102.
- Ortiz-Yusty, C.A., V. Paez & F.A. Zapata. 2013. Temperature and precipitation as predictors of species richness in northern Andean amphibians from Colombia. *Caldasia* 35:65-80.
- Parris, K.M. 2006. Urban amphibian assemblages as metacommunities. *Journal of Animal Ecology* 75:757-764.
- Peltzer, P.M., R.C. Lajmanovich, A.M. Attademo & A.H. Beltzer. 2006. Diversity of anurans across agricultural ponds in Argentina. *Biodiversity and Conservation* 15:3499-3513.
- Pounds, J.A. 2001. Climate and amphibian declines. *Nature* 410:639-640.
- Pounds, J.A., M.R. Bustamante, L.A. Coloma, J.A. Consuegra, M.P.L. Fogden, P.N. Foster, E. La Marca, K.L. Masters, A. Merino-Viteri, R. Puschendorf, S.R. Ron, G.A. Sánchez-Azofeifa, C.J. Still & B.E. Young. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439:161-167.



- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL, <https://www.R-project.org/>.
- Sanchez, L.C., P.M. Peltzer, R.C. Lajmanovich, A.S. Manzano, C.M. Junges & A.M. Attademo. 2013. Reproductive activity of anurans in a dominant agricultural landscape from central-eastern Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84:912-926.
- Semlitsch, R.D., W.E. Peterman, T.L. Anderson, D.L. Drake & B.H. Ousterhout. 2015. Intermediate pond sizes contain the highest density, richness, and diversity of pond-breeding amphibians. *PloS One* 10:e0123055.
- Silva, R.A., I.A. Martins & D. Rossa-Feres. 2011. Environmental heterogeneity: anuran diversity in homogeneous environments. *Zoologia* 28:610-618.
- Skelly, D.K., E.E. Werner & S.A. Cortwright. 1999. Long-term distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage. *Ecology* 80:2326-2337.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1979. *Biometría. Principios y Métodos Estadísticos en la Investigación Biológica*. Blume Ediciones, Madrid, España.
- Sprent, P. & N. Smeeton. 2007. *Applied Nonparametric Statistical Methods*. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, Estados Unidos.
- Stein, A., K. Gerstner & H. Kreft. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17:866-880.
- Sutherland, W.J. 1996. *Ecological Census Techniques. A Handbook*. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- Vaira, M., M. Akmentins, M. Attademo, D. Baldo, D. Barrasso, S. Barrionuevo, N. Basso, B. Blotto, S. Cairo, R. Cajade, J. Céspedes, V. Corbalán, P. Chilote, M. Duré, C. Falcione, D. Ferraro, F.R. Gutierrez, M.R. Ingaramo, C. Junges, R. Lajmanovich, J.N. Lescano, F. Marangoni, L. Martinazzo, L. Marti, L. Moreno, G. Natale, J.M. Pérez Iglesias, P. Peltzer, L. Quiroga, S. Rosset, E. Sanabria, L.C. Sanchez, E. Schaefer, C. Úbeda & V. Zaracho. 2012. Categorización del estado de conservación de los anfibios de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26:131-159.
- Vallan, D. 2002. Effects of anthropogenic environmental changes on amphibian diversity in the rain forests of eastern Madagascar. *Journal of Tropical Ecology* 18:725-742.
- Walls, S.C., W.J. Barichivich & M.E. Brown. 2013. Drought, deluge and declines: the impact of precipitation extremes on amphibians in a changing climate. *Biology* 2:399-418.

