



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES DE PECES DE AGUA DULCE A DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES Y TEMPORALES

ANA MILENA MANJARRÉS HERNÁNDEZ

Universidad Nacional de Colombia
Sede Amazonia
Leticia, Colombia

2021

ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES DE PECES DE AGUA DULCE A DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES Y TEMPORALES

ANA MILENA MANJARRÉS HERNÁNDEZ

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Doctora en Estudios Amazónico

Director:
Ph.D. Biólogo, Cástor Guisande González

Línea de Investigación:
ECOSISTEMAS, BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN
Grupo de Investigación:
LIMNOLOGÍA AMAZÓNICA

Universidad Nacional de Colombia
Sede Amazonia
Leticia, Colombia

2021

*La relatividad espacial y
temporal son piezas clave en el
análisis del observador*

Agradecimientos

Mis más sinceros agradecimientos a mi FAMILIA por ser la fuente principal de energía para levantarme cada día

A la UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA SEDE AMAZONIA y al DOCTORADO EN ESTUDIOS AMAZONICOS por todo el conocimiento y apoyo brindado

Al GRUPO DE INVESTIGACIÓN EN LIMNOLOGIA AMAZONICA por toda la trayectoria en la región amazónica

A CASTOR GUISANDE y SANTIAGO DUQUE por insistir, persistir y no desistir en mi formación académica

A MYRIAM DAZA por los consejos y la paciencia en los momentos difíciles

A mi colega PATRICIA PELAYO por toda su colaboración y apoyo en el gran mundo de la ictiología

A mis amigos, compañeros y demás personas que en su momento me dieron las fuerzas para seguir adelante.

Resumen

El presente estudio se fundamenta en que la ubicación espacial de una especie está determinada por la distribución de la población, la cual se relaciona directamente con la existencia de condiciones ambientales adecuadas. La tesis propone un estudio espacial y temporal diverso, en el primer capítulo se trabajará la importancia que tienen los factores ambientales en la ubicación espacial de los peces, para ello se planteó un análisis de tipo pluriescalar, en el segundo capítulo se predecirán los efectos del cambio climático en la distribución de las especies de peces a una escala mundial, mediante el uso del nicho de ocurrencia (NOO3D) y en el tercer capítulo se realizará un estudio de caso a escala de la cuenca amazónica, cuyo objetivo es estimar la riqueza de especies de peces más probable presente a nivel de subcuenca, a partir de la fusión de los modelos de distribución de especies (MDE). La contribución de las variables ambientales (bioclimáticas) cambió espacialmente y en función de la extensión considerada, siendo la temperatura, la altitud y la precipitación, las variables más importantes. Las predicciones mostraron que casi la mitad de las especies de peces de agua dulce actuales se perderán en las próximas décadas, con una pronunciada disminución en las áreas tropicales y mayores tasas de extinción en aquellas especies con un tamaño de cuerpo y un tamaño de rango geográfico más pequeño. La estimación de la riqueza por subcuenca del presente estudio evidenció el subregistro que presenta la cuenca del Amazonas

Palabras claves: peces, escala, modelos de distribución, nicho de ocurrencia, Amazonas

Abstract

The present study is based on the fact that the spatial location of a species is determined by the population distribution, which is directly related to the existence of adequate environmental conditions. The thesis proposes a diverse spatial and temporal study, in the first chapter we will work in the importance of environmental factors in the spatial location of fish, for this a multiscale analysis was proposed, in the second chapter will be predicted the effects of the climate change in the distribution of fish species on a global scale, through the use of the niche of occurrence (NOO3D) and in the third chapter a case study will be carried out at the scale of the Amazon basin, whose objective is to estimate the richness of fish species most likely present at the sub-basin level, based on the fusion of the species distribution models (SDM). The contribution of environmental variables (bioclimatic) changed spatially and depending on the extension considered, with temperature, altitude and precipitation being the most important variables. Predictions showed that nearly half of the freshwater fish species would be lost in the coming decades, with a steep decline in tropical areas and higher extinction rates in those species with a body size and geographic range size smaller. The estimation of the richness by sub-basin of the present study evidenced the underreporting of the Amazon basin

Keywords: fish, scale, distribution models, niche of occurrence, Amazon

Contenido

Introducción General.....	1
Bibliografía general	2
CAPÍTULO I.....	2
Resumen.....	2
Introducción.....	3
Metodología.....	4
Resultados	8
Discusión.....	14
Conclusiones.....	15
Recomendaciones	16
Bibliografía.....	16
CAPÍTULO II.....	19
Resumen	19
Introducción.....	19
Metodología.....	20
Resultados	26
Discusión.....	32
Conclusión.....	33
Recomendaciones	34
Bibliografía.....	34
CAPÍTULO III	39
Resumen	39
Introducción.....	40
Metodología.....	41
Resultados	46
Discusión.....	49
Conclusiones.....	51
Recomendaciones	51
Bibliografía.....	51

Introducción General

Según Turner y col. (2001), la escala es definida como la dimensión física en la que ocurre un proceso ecológico. Sin embargo, en algunos trabajos la escala es utilizada como una herramienta metodológica independiente de las propiedades del objeto (Reboratti 2001, Gibson y col., 2000, Sayre 2005, Ruiz & Galicia 2016). Considerando lo planteado por Turner y col. (2001) en cuanto a lo característico que puede llegar a ser la escala en la operatividad de los procesos, es decir, en la dependencia que existe entre el funcionamiento de los procesos ecológicos y el espacio en el que se desarrolla (Schneider 2001, Wu & Li 2006), es importante destacar a la escala como el eje central y delimitante de cualquier investigación que involucre un análisis espacial o temporal.

El presente estudio se fundamenta en que la ubicación espacial de una especie está determinada por la distribución de la población, la cual se relaciona directamente con la existencia de condiciones ambientales adecuadas. En ese sentido, la heterogeneidad de las condiciones ambientales incide en que los individuos de la población se distribuyan de forma desigual en el área geográfica, por lo que se considera que un individuo responde a varios factores ambientales y sólo cuando se encuentra dentro del rango óptimo puede habitar en ese lugar específico (Smith & Smith 2007).

Tomando como referencia lo expuesto anteriormente, la tesis propone un estudio espacial y temporal diverso, cuyo objetivo general es analizar la distribución de las especies de peces dulceacuícolas a partir de la relación que existe entre las variables ambientales y la ubicación geográfica. El presente trabajo se dividirá en tres capítulos, en el primer capítulo se trabajará la importancia que tienen los factores ambientales en la ubicación espacial de los peces a nivel de organización biológica de población, para ello se plantea un análisis de tipo pluriescalar, en el que se estudiará la contribución de las variables en la distribución de las especies de peces dulceacuícolas en distintos tamaños de área (extensión).

En el segundo capítulo se trabajará con la proyección de las condiciones ambientales en dos escenarios futuristas (años 2050 y 2070), con el objetivo de predecir los efectos que el cambio climático ocasionaría en la distribución de las especies de peces a una escala mundial. En este capítulo la comparación entre la distribución actual y la simulación de la distribución espacial en los años referenciados permitirán; predecir cómo afectarán los componentes de la diversidad (riqueza, rareza, heterogeneidad, uniformidad, diversidad funcional y taxonómica) y demostrar si los peces de agua dulce son un grupo especialmente vulnerable a los cambios climáticos y a las extinciones.

En el tercer capítulo se realizará un estudio de caso a escala de la cuenca amazónica. La Amazonia es sin duda una de las regiones más importante, la heterogeneidad en sus ecosistemas, su historia geológica, su extensión geográfica y otros factores, invitan a pensar que su riqueza es más alta de lo que se ha documentado. En este capítulo, el objetivo es estimar la riqueza de especies de peces más probable presente a nivel de subcuenca, a partir de la distribución de las especies y las condiciones ambientales actuales.

Bibliografía general

- Gibson C., Ostrom E., Ahn T.K.. 2000. The concept of scale and the human immersions of global change: a survey. *Ecological Economics*. 32: 217-239.
- Reboratti C.E. 2001. Una cuestión de escala: sociedad, ambiente, tiempo y territorio. *Sociologías*. 5: 80-93.
- Ruiz N., Galicia L. 2016. La escala geográfica como concepto integrador en la comprensión de problemas socio-ambientales. *Investigaciones Geográficas*. 89: 137-153.
- Sayre N. 2005. Ecological and geographical scale: parallels and potential for integration. *Progress in Human Geography*. 29(3): 276-290.
- Schneider D.C. 2001. The rise of the concept of scale in ecology. *BioScience* 51: 545-553.
- Smith T., Smith R. 2007. *Ecología*. 6a edición. Pearson Educación. Madrid. 776 p.
- Turner M.G., Gardner R.H., O'Neill R.V. 2001. *Landscape Ecology: in Theory and Practice*. Springer-Verlag. New York.
- Wu J., Li H. 2006. Concepts of scale and scaling. En: Wu J., Jones K.B., Li H., Loucks O.L. (eds.) *Scaling and uncertainty analysis in ecology: methods and applications*. pp. 3-15. Springer-Verlag, New York.

CAPÍTULO I

IMPORTANCIA ESPACIAL DE LOS FACTORES ABIÓTICOS QUE AFECTAN LA DISTRIBUCIÓN DE PECES DE AGUA DULCE A DISTINTAS ESCALAS ESPACIALES

Resumen

Comprender los factores que determinan la distribución de las especies es un tema clave ampliamente debatido en ecología que no ha sido resuelto. El objetivo del capítulo fue probar si la contribución relativa de los factores abióticos que establecen el rango geográfico de las especies de peces de agua dulce puede variar espacialmente y/o si depende de la extensión geográfica considerada. La contribución relativa de los factores, para discriminar entre las condiciones que prevalecen en el área donde la especie está presente y aquellas que existen en la extensión considerada, se estimaron con el índice de inestabilidad incluido en el paquete R SPEDInstabR. Se utilizaron tres tamaños de extensión diferentes: 1) la cuenca del río donde la especie está presente (local); 2) todas las cuencas hidrográficas donde la especie está presente (regional); y, 3) toda la Tierra (global). Se utilizó un conjunto de datos de 16.543 especies de peces de agua dulce con un total de 845.764 registros geográficos, junto con variables bioclimáticas y topográficas. Los factores asociados con la temperatura y la altitud muestran la mayor contribución relativa para explicar la distribución de los peces de agua dulce en la menor extensión considerada. La altitud y una combinación de factores asociados con la temperatura y la precipitación fueron más importantes en la extensión regional. Los factores asociados con la precipitación muestran la mayor contribución cuando se utiliza la extensión global. También hubo variabilidad espacial en la importancia de los factores, no solo entre especies sino dentro de cada especie y de región a región. Los factores asociados con la precipitación muestran una clara tendencia latitudinal, la cual corresponde a la disminución de la importancia de la variable a medida que nos acercamos al ecuador.

Introducción

El área geográfica donde se distribuye una especie es una expresión compleja de su ecología e historia evolutiva (Brown 1995), que está determinada por varios factores que interactúan dinámicamente y con una fuerza diferencial según la escala (Gaston 2003, Pearson y Dawson 2003). Cuatro clases principales de factores determinan el área en la que una especie se encuentra: factores bióticos y abióticos, las regiones que son accesibles a la dispersión por la especie desde un área de origen, y la capacidad evolutiva de las poblaciones de la especie para adaptarse a nuevas condiciones (Soberón y Peterson 2005). En este contexto, la estimación de los factores correlacionados con la distribución de organismos es el primer paso necesario para inferir los posibles mecanismos capaces de explicar por qué la ubicación, la forma, la extensión y los límites de los rangos de las especies son como son (Van de Pol y col. 2016), así como para proyectar la probable distribución de especies en ausencia de una información de su distribución total (Peterson y col. 2011). Las variables explicativas para estos fines se establecen generalmente examinando las relaciones entre sus valores y los datos de abundancia, densidad, cobertura o presencia/ausencia en el caso de especies. En estos estudios, tanto la información de los factores como la variable de respuesta provienen de diferentes localidades, que se gestionan de forma "global" independientemente de su ubicación espacial. Siguiendo a Ramón Margalef (1968) podríamos decir que las especies "no bailan en la cabeza de un alfiler" y esos modelos globales simples estacionarios e isotrópicos no pueden representar adecuadamente la naturaleza compleja de las relaciones entre las condiciones ambientales y las apariciones de especies, las cuales pueden diferir espacialmente.

El peso de la variación espacial de un predictor se ha estimado, por ejemplo, examinando el cambio en la capacidad explicativa de una variable a través de las distancias o de resoluciones (Steffan-Dewenter y col. 2002, Chust y col. 2004), un tema particularmente importante en el caso de los peces de agua dulce (Radinger y col. 2015), debido a la dependencia lineal de características locales. Sin embargo, es la técnica estadística de regresión ponderada geográficamente (GWR) que se ha sido utilizada en ecología para estimar la influencia local de una variable predictiva cuando su relevancia varía espacialmente (Osborne y Suarez-Seoane 2002, Foody 2004, Bickford y Laffan 2006, Holloway y Miller 2015). Los GWR pueden calcular localmente coeficientes de regresión de cada variable explicativa considerando submuestras de vecinos, que se ponderan de manera diferente por su distancia al punto focal (Fotheringham y col. 2002). Aunque tienen muchas ventajas, los GWR son difíciles de aplicar en el caso en el que las variables de respuesta sean binarias (presencia-ausencia) y adicionalmente están sujetos a los mismos requisitos ordinarios de las regresiones cuadradas.

La selección de las variables ambientales más relevantes es clave en los llamados modelos de distribución de especies (MDE) o modelos de nicho ecológicos (MNE), en los que las características ambientales de las localidades en las cuales una especie se observa se usan como predictores para explicar la ocurrencia de especies (Peterson y col. 2011). Como la confiable información de la ausencia de las especies es generalmente deficiente y difícil de obtener, la selección de las variables con una mayor probabilidad de ser influyente en la predicción de la distribución de las especies puede llevarse a cabo mediante la comparación de los valores ambientales en las localidades de ocurrencia (ya sea por uso o por presencia) frente a los existentes en el territorio seleccionado (disponibilidad o ausencia en el

background). Este es el procedimiento clásico usado en las funciones de selección de recursos (Johnson 1980) para reconocer los factores ambientales que más contribuyen a explicar las preferencias de la especie. Las comparaciones de uso/disponibilidad o de presencia/ausencia en el background rara vez se llevan a cabo teniendo en cuenta la naturaleza no estacionaria de las relaciones de ocurrencia de especies-ambiente; es decir, la falta de constancia de estas relaciones a través de la geografía. Mcnew y col. (2013) es el primero y único estudio que se conoce de la utilización de un GWR logístico en el contexto de un esquema de uso-disponibilidad.

Un índice de inestabilidad que no requiere datos normalizados se ha propuesto recientemente para discriminar las variables con mayor probabilidad de relevancia para los datos de presencia/ausencia en el background (Guisande 2016, Guisande y col. 2016). En el presente capítulo, este índice de inestabilidad se utiliza para examinar y visualizar la variación espacial en la importancia comparativa de un alto número de predictores continuos, mostrando así el carácter anisotrópico y no estacionario de los predictores. En este capítulo se utilizarán los datos de especies de peces de agua dulce en todo el mundo para describir la importancia de las variables ambientales en las distribuciones de las especies a diferentes escalas.

Metodología

Base de datos de las especies

La base de datos de registros geográficos de los peces de agua dulce desarrollada por Pelayo-Villamil y colaboradores (2015) fue actualizada para incorporar cambios taxonómicos y las nuevas especies descritas hasta finales de abril de 2016. Los registros fueron descargados del Global Biodiversity Information Facility (GBIF), y de otras fuentes, como las páginas web del Catalog of fishes (Eschemeyer, 2016), Fishbase (Froese & Pauly, 2016) y de los museos: American Museum of Natural History - Vertebrate Zoology (<http://sci-web-001.amnh.org/>), Coleções Científicas do MCT-PUCRS (<http://webapp.pucrs.br/>), FishNet2 (<http://www.fishnet2.net>), MCZBase: Museum of Comparative Zoology – Harvard University (<http://mczbase.mcz.harvard.edu/>), Sistema Nacional de informações sobre coleções Ictiológicas SIBP/NEODAT III (<http://www.mnrjufjrj.br>), Smithsonian Institution, National Museum of Natural History - Division of Fishes Collections (<http://collections.mnh.si.edu/>) y Swedish Museum of Natural History (<http://artedi.nrm.se/>). Posteriormente, los registros fueron filtrado utilizando las herramientas de limpieza de datos disponibles en el software ModestR (García-Roselló y col. 2014; 2015), la depuración de errores implicó no incluir: 1) registros con la misma latitud y longitud; 2) registros con latitud y longitud 0° y 3) ocurrencias en otros hábitats distintos a los correspondientes de los ecosistemas terrestres de agua dulce (García-Roselló y col. 2014). Para finales de abril de 2016, la base de datos tenía 16.543 especies de peces de agua dulce reconocidas como válidas por taxónomos y disponibles en Ipez (<http://www.ipez.es>, Guisande y col. 2010). De la lista taxonómica de especies, 16.479 especies (99.6% del total) tenían información geográfica asociada para un total de 845.764 registros geográficos (sin duplicados).

Variables ambientales utilizadas

Del conjunto de datos de las 19 variables bioclimáticas de WorldClim para toda el área terrestre del planeta (Hijmans y col. 2005, sitio web <http://www.worldclim.org/bioclim>), se seleccionaron aquellas variables con un factor de inflación de varianza (VIF) inferior a 20.

VIF cuantifica la multicolinealidad de los factores (Dormann y col. 2013) por lo que este valor fue seleccionado para eliminar las variables que muestran la multicolinealidad más grave. Se utilizó este inusual alto umbral del VIF para eliminar aquellas variables ambientales altamente correlacionadas, lo cual tiene como propósito maximizar las diferencias en los factores seleccionados cuando la extensión considerada cambie. Como consecuencia, finalmente se seleccionaron las siguientes diez variables bioclimáticas: temperatura media anual (BIO1), rango diurno medio (BIO2), isoterma (BIO3), estacionalidad de la temperatura (BIO4), temperatura media del trimestre más húmedo (BIO8), precipitación anual (BIO12), precipitación del mes más seco (BIO14), estacionalidad de la precipitación (BIO15), precipitación del trimestre más cálido (BIO18) y precipitación del trimestre más frío (BIO19). También utilizamos otras variables como la densidad de población humana (número de personas por km² en el año 2000 - Pop), pendiente (pendiente topográfica en grados - Slope), pendiente-aspecto (que se define como la dirección de la brújula a la que se enfrenta una pendiente en grados - Aspect), altitud (metros - Altitude), índice de vegetación (VI), producción primaria terrestre (g C m⁻² d⁻¹ - TPP) y heterogeneidad topográfica calculada para las 24 células circundantes (TH24 - ver Pelayo-Villamil y col. 2015). Por lo tanto, utilizamos variables tanto directas como indirectas (Austin, 2007) probablemente relacionadas con otras no consideradas, como la radiación solar, el flujo del río, profundidad del agua, etc.

La densidad de la población humana proviene de un mapa espacialmente explícito y coherente a nivel mundial basado en la población en cuadrícula del conjunto de datos del mundo, versión 3 (GPWv3). Para desarrollar el conjunto de datos globales, los datos de la población nacional se transformaron de sus unidades espaciales nativas, que suelen ser de índole administrativas (como el nivel estatal o de condado) y de diferentes resoluciones a una cuadrícula global de cuadrilátero, celdas de latitud-longitud a una resolución de 2.5 minutos de arco, y luego se pasó a 6 minutos de arco. Un algoritmo de cuadrícula de asignación proporcional, que utiliza más de 300.000 nacionales y subnacionales. Las unidades administrativas, se utilizaron para asignar valores de población a las celdas de la cuadrícula de 1°. Las densidades de población muestran el número de humanos por kilómetro cuadrado, según los datos del censo disponibles en 2000 y con estimaciones cuando sea necesario para completar datos faltantes o incompletos.

La fuente de pendiente y aspecto proviene de la combinación de datos de la Misión de Topografía de Radar de Shuttle de la NASA cubriendo la superficie terrestre desde 60° sur hasta 60° norte. Los datos para el resto del hemisferio norte (60–90° norte) proviene de modelos digitales de elevación (versiones digitales de mapas topográficos en papel) producido por el Servicio Geológico de los Estados Unidos. Los datos para el resto del hemisferio sur (60–90° al sur) proviene del proyecto "RAMP II" del Modelo de Elevación Digital del proyecto de mapeo Antártico de Radarsat, Versión 2.

El índice de vegetación y la producción primaria terrestre provienen de la Resolución moderada Instrumento de espectrorradiómetro de imágenes (MODIS) a bordo del satélite Terra de la NASA. En concreto, los datos mensuales de la productividad primaria neta terrestre y el índice de vegetación de 2001 a 2010 se obtuvieron con el promedio disponible de información para cada píxel de variables seleccionadas utilizando el software estadístico RWizard (Guisande y col. 2014). La red la productividad primaria indica la cantidad de dióxido de carbono que es absorbido por la vegetación durante la fotosíntesis menos la

cantidad que se libera de dióxido de carbono cuando las plantas respiran. Los valores indican qué tan rápido se ha absorbió o liberado el carbono por cada metro cuadrado de tierra durante el lapso de tiempo indicado. Los valores van desde $-1,0\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ a $6,5\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$. Un valor negativo significa que la descomposición o la respiración excedieron el carbono absorbido; en otras palabras, se liberó más carbono a la atmósfera del que fue absorbido por las plantas. De igual forma, también se incluyó el índice de vegetación como variable de productividad, esta variable representa una medida del verdor de los paisajes de la Tierra.

Todas las variables que se incluyeron en los análisis se trabajaron a una resolución de $5' \times 5'$ ($\approx 100 \text{ km}^2$). El usar la misma resolución para las diferentes extensiones puede influir en los resultados esperados, pero a la inversa, el usar diferentes resoluciones puede complicar la estimación del efecto que se pretende medir (la extensión), tal como lo muestran otros autores (Gillingham y col. 2012). Tomando como referencia lo anterior, se bloquea el efecto de introducir un cambio en la resolución y se mantiene la misma resolución para el análisis de cada extensión.

Extensión geográfica

Debido a la importancia de la extensión geográfica seleccionada tanto en los resultados como en la capacidad de discriminación de los MDE (Barve y col. 2011; Acevedo y col. 2012; Niamir y col. 2016), se utilizaron tres extensiones cada vez más amplias para determinar la importancia comparativa de los factores ambientales. La extensión utilizada más restringida (E1) se delimita como cada una de las cuencas hidrográficas de nivel 2 (González-Vilas y col. 2016), donde se observan registros de cada especie. Así, si una especie tiene datos de presencia en tres cuencas diferentes del nivel 2, la contribución de los factores se estima individualmente para cada cuenca. La razón para usar esta extensión geográfica es que las cuencas abarcarían el conjunto de localidades para cada especie, y que la relevancia comparativa de cada predictor ambiental estará mejor determinada cuando se minimiza el efecto de las limitaciones de dispersión (Peterson y col. 2011; Acevedo y col. 2012). La extensión geográfica que sigue incluye todas aquellas cuencas hidrográficas de nivel 2 donde la especie está presente (E2); es decir, suponiendo que todas las localidades de presencia son accesibles y conectadas, incluso si pertenecen a cuencas diferentes. Finalmente, toda la Tierra (E3) también fue utilizada como una extensión geográfica. El número de intervalos en los que se divide cada factor para comparar las condiciones en las localidades de presencia frente a la extensión geográfica seleccionada corresponde a la opción predeterminada en SPEDInstabR. De las 16.479 especies con información de distribución, es decir con disponibilidad de registros geográficos, en la extensión E1 solo se consideraron aquellas especies con más de 30 registros (1.124 especies para un total de 732.604 registros geográficos). En el caso de las extensiones E2 y E3, se utilizaron solo aquellas especies con más de 100 registros (846 especies de peces de agua dulce con un total de 723.874 registros geográficos (ver Apéndice 2 de Manjarrés-Hernández y col. 2018).

Análisis de los datos

La contribución relativa de las variables explicativas seleccionadas sobre la distribución de cada una de las especies fue estimada con el índice de inestabilidad implementado en el paquete R del SPEDInstabR (Guisande y col. 2016, Guisande 2016 <https://cran.rproject.org/web/packages/SPEDInstabR/SPEDInstabR.pdf>), que se basa en el índice de fluctuación de Dubois (1973) modificado por Guisande y col. (2006, 2011). Este índice de inestabilidad ha sido diseñado para mejorar la correcta identificación de las

variables que controlan las distribuciones de las especies, cuando estas son continuas y difíciles de normalizar. Para hacer eso, la aplicación SPEDInstabR del RWizard (Guisande y col. 2014) permite la identificación confiable de los factores ambientales que discriminan mejor entre las condiciones que prevalecen en los lugares de presencia y las condiciones del background geográfico o área sobre la que se realizó un estudio. Una vez seleccionadas, estas variables pueden ser usadas para estimar la probable y posible aparición de la especie a partir de datos fragmentarios (Pelayo-Villamil y col. 2012, Lobo 2016), pero también para otros fines como estimar las variables con una mayor probabilidad relevancia para explicar la distribución de las especies.

Las variables seleccionadas se dividieron en intervalos de 30, que corresponde al valor predeterminado, el cual divide el valor de cada variable en grupos con el mismo número de observaciones. Posterior a la definición de los intervalos, se calcula el número de celdas en la extensión geográfica seleccionada de cada intervalo para la variable considerada y el número de registro de presencia de cada intervalo. Para cada uno de los intervalos considerados, se utiliza la frecuencia relativa de los datos de las variables ambientales y de las observaciones de presencia, para calcular un índice de inestabilidad (I), que es una modificación del índice de fluctuación de Dubois en 1973 (Guisande y col. 2016):

$$I = \sum_{z=1}^n \sum_{j=1}^i p_{zj} \log_2 \frac{p_{zj}}{\bar{p}_{zj}}$$

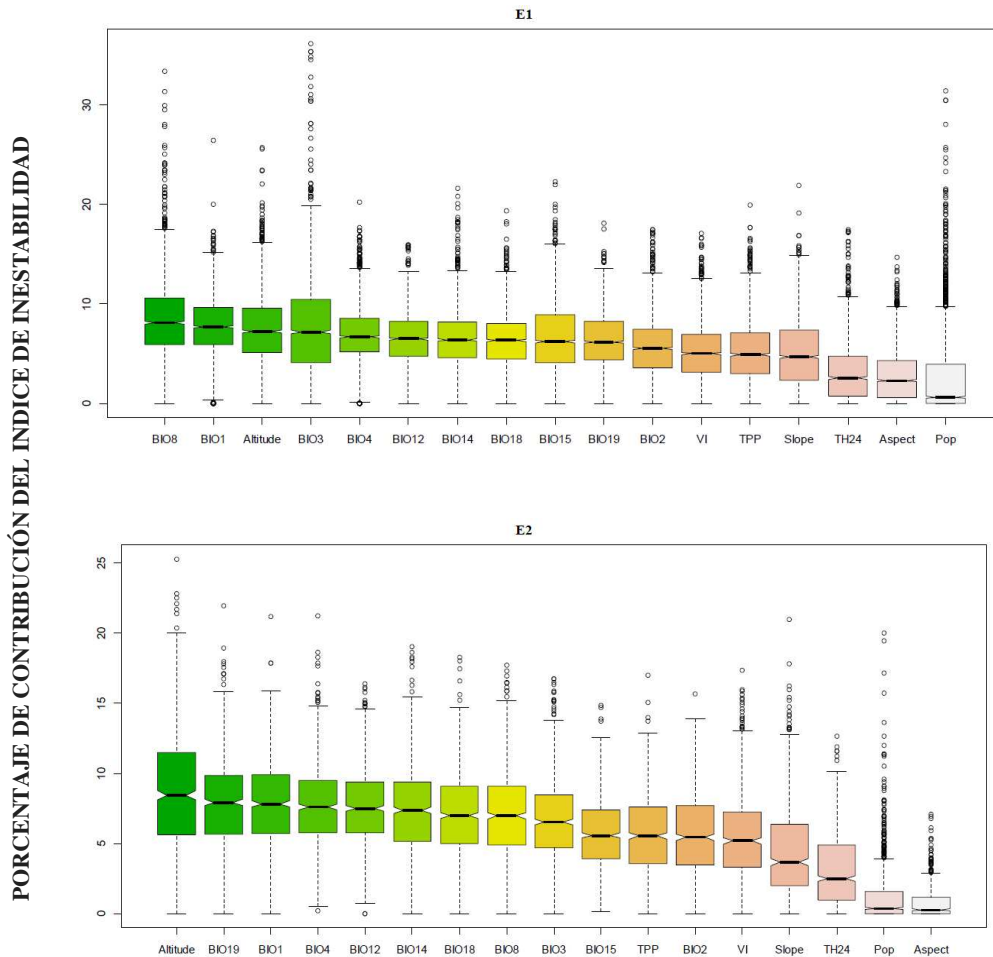
$$p_{zj} = \frac{|I_{zje} - I_{zjp}|}{\sum |I_{zje} - I_{zjp}|}$$

Donde n es el número de variables ambientales, i es el número de intervalos, p_{zj} es la proporción relativa, considerando todas las variables e intervalos, de la diferencia absoluta entre el intervalo j de la variable z obtenida en la celda donde está presente la especie (I_{zjp}) y las celdas de todo el background geográfico (I_{zje}), y es el estado de referencia que es calculado como la media de todos los valores p_{zj} . Si I_{zjp} e I_{zje} son iguales, debido a que no se pueden incluir valores de cero en el algoritmo, se asigna el valor mínimo de inestabilidad que se obtuvo para esa especie.

Para cada variable ambiental, se observaría un pico de inestabilidad en el intervalo cuando hubiera diferencias importantes entre la frecuencia relativa de las celdas con datos de presencia y los datos de la extensión geográfica analizada, lo cual indicaría que algunos valores de esta variable parecen ser preferidos por la especie. Una vez calculado el índice de inestabilidad para cada especie, los valores se encuentran estandarizados en un rango entre 0–1, por lo que es posible estimar el porcentaje de contribución de cada variable ambiental al valor del índice completo. Aquellas variables ambientales con el mayor porcentaje de contribución al índice de inestabilidad son aquellas con la mayor capacidad de discriminación entre áreas de presencia y la extensión geográfica analizada.

Resultados

En la extensión más restringida (E1- presencia en cuencas de nivel 2), las variables asociadas a la temperatura (BIO8, BIO1, BIO3 y BIO4) y la altitud fueron los factores con la mayor contribución relativa para explicar las distribuciones de cada especie de agua dulce (Figura 1 panel superior). Altitud y una mezcla de factores asociados con la temperatura (BIO1 y BIO4) y la precipitación (BIO19, BIO12 y BIO14) se convierten en los factores importantes en la extensión E2 (alcance regional, Figura 1 panel intermedio). Por último, algunas variables asociadas con la precipitación (BIO19, BIO14, BIO12 y BIO18) fueron aquellas que tuvieron la contribución más alta cuando se usó el mundo como extensión de análisis (E3, Figura 1 panel inferior). Por lo tanto, la contribución de los factores asociados con la precipitación parece aumentar con el tamaño de la extensión considerada, mientras que la contribución de los factores asociados con las variables de temperatura aumentó a medida que el tamaño de la extensión disminuye. Es decir, la contribución de la precipitación es directamente proporcional al aumento de la extensión, caso contrario ocurre con las variables asociadas a la temperatura pues su relación con la extensión es inversamente proporcional.



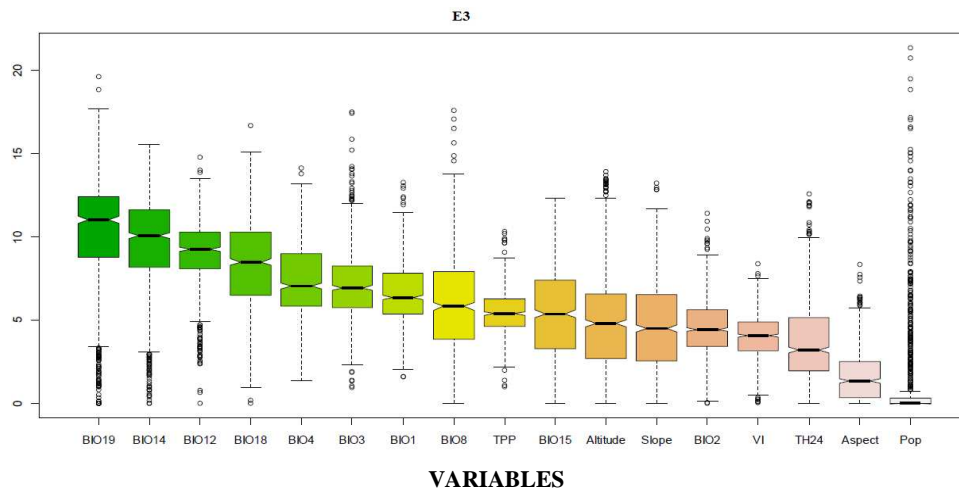


Figura 1. Gráficas de caja que representan la contribución mediana de cada una de las variables comparando las condiciones en las que cada una de las especies de peces de agua dulce están presentes en celdas de 5' x 5' contra las condiciones en las celdas para cada extensión de estudio con presencia de la especie; panel superior: cuenca de nivel 2 (E1), panel intermedio: todas las cuencas hidrográficas, en panel inferior: superficie terrestre del planeta (E3). El límite de las barras indica el mínimo y el máximo, el límite de la caja indica el primer y el tercer cuartil, y los puntos son los valores atípicos. Si las muescas de dos grupos no se superponen, puede ser una evidencia de que las dos medianas difieren. Abreviaturas (ver *Variables ambientales utilizadas* en el apartado Metodología).

En este capítulo se describirán los resultados para la extensión E2, aunque los patrones fueron similares para las extensiones E1 y E3 (ver Apéndice 3 de Manjarrés-Hernández y col. 2018). Las diferencias en las frecuencias entre las celdas con presencia y las celdas en la extensión analizada a lo largo del gradiente de cada variable se pueden representar mediante los siguientes histogramas de frecuencias. Las celdas con presencia se logran ver más frecuentes a altitudes más bajas (<250 m) y menos frecuentes, a altitudes de 300 m a 2.000 m, que las frecuencias de las celdas en la extensión geográfica E2 (Figura 2). En altitudes más altas (> 2,000 m) ambas frecuencias parecen ser similares.

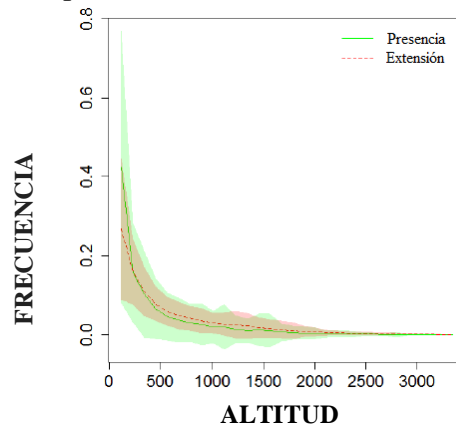


Figura 2. Frecuencia media \pm desviación estándar (líneas \pm áreas sombreadas) para cada intervalo de la variable altitud para las celdas con registros de presencia y las celdas en la extensión geográfica E2.

En el caso de las temperaturas medias anuales (BIO1), las celdas con presencia fueron menos frecuentes hasta 13 °C, aproximadamente, pero más frecuentes a temperaturas de 13°C a 22°C (Figura 3).

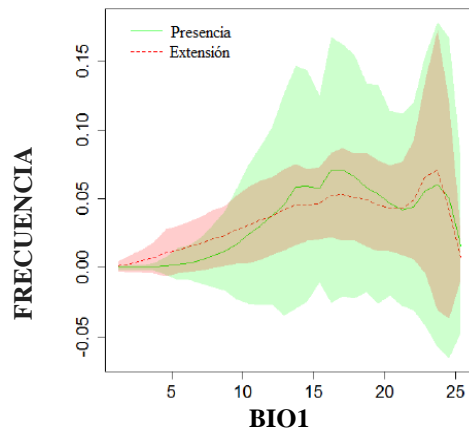


Figura 3. Frecuencia media \pm desviación estándar (líneas \pm áreas sombreadas) para cada intervalo de la variable temperatura media anual (BIO1) para las celdas con registros de presencia y las celdas de la extensión geográfica E2

Las frecuencias de las celdas con presencia fueron más altas en los valores intermedios de la estacionalidad de la temperatura (BIO4), pero las especies de agua dulce parecen evitar áreas con alta estacionalidad (Figura 4).

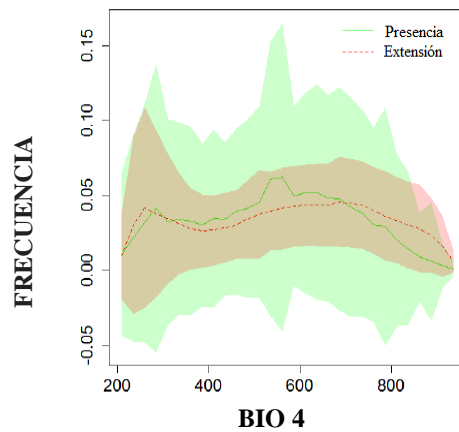


Figura 4. Frecuencia media \pm desviación estándar (líneas \pm áreas sombreadas) para cada intervalo de la variable estacionalidad de la temperatura (BIO4) para las celdas con registros de presencia y las celdas de la extensión geográfica E2.

En el caso de BIO12 (precipitación anual), las frecuencias de las celdas con presencia fueron más bajas que las celdas de la extensión geográfica en lugares con menos de 1.200 mm, aproximadamente, pero la frecuencia aumentó a mayores valores de precipitación (Figura 5).

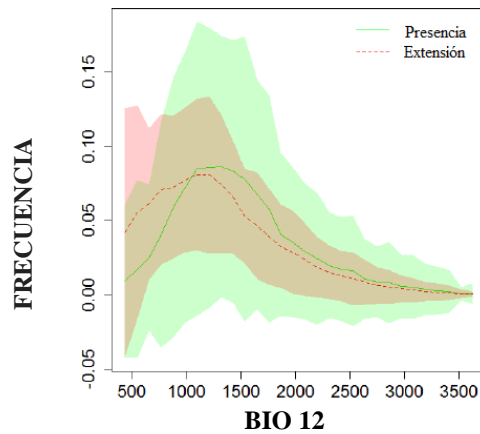


Figura 5. Frecuencia media \pm desviación estándar (líneas \pm áreas sombreadas) para cada intervalo de la variable precipitación anual (BIO12) para las celdas con registros de presencia y las celdas de la extensión geográfica E2.

Tanto la precipitación del mes más seco (BIO14) como la precipitación del trimestre más frío (BIO19) mostraron un patrón similar en la distribución de las frecuencias (Figura 6), siendo más bajas las celdas con presencia a valores más bajos y más altas a valores intermedios que las frecuencias de las celdas en la extensión analizada. Ambas frecuencias parecen ser similares a valores altos (Figura 6).

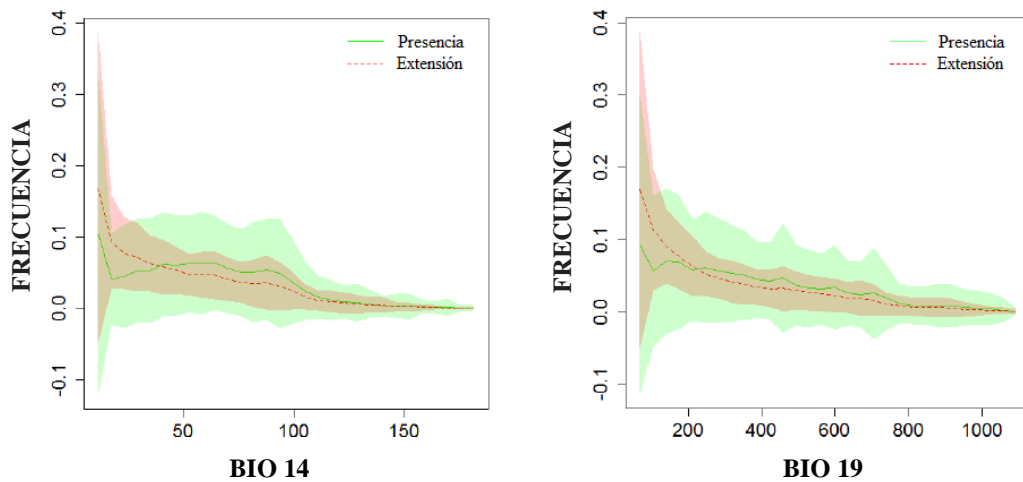


Figura 6. Frecuencia media \pm desviación estándar (líneas \pm áreas sombreadas) para cada intervalo de la variable para las celdas con registros de presencia y las celdas de la extensión geográfica E2. BIO14 = precipitación del mes más seco (lado izquierdo) y BIO19 = precipitación del cuarto más frío (lado derecho).

La variabilidad espacial de la contribución relativa de cada factor, tanto para todas las especies (contribución media – Figura 7 panel superior) como para las especies de forma individual muestran que la misma variable puede ejercer una influencia diferente dependiendo de la ubicación geográfica y la extensión considerada (Figura 7 partes media e inferior). Esta variabilidad espacial puede observarse en todas las variables ambientales consideradas, las cuales no se muestran para no extender el capítulo.

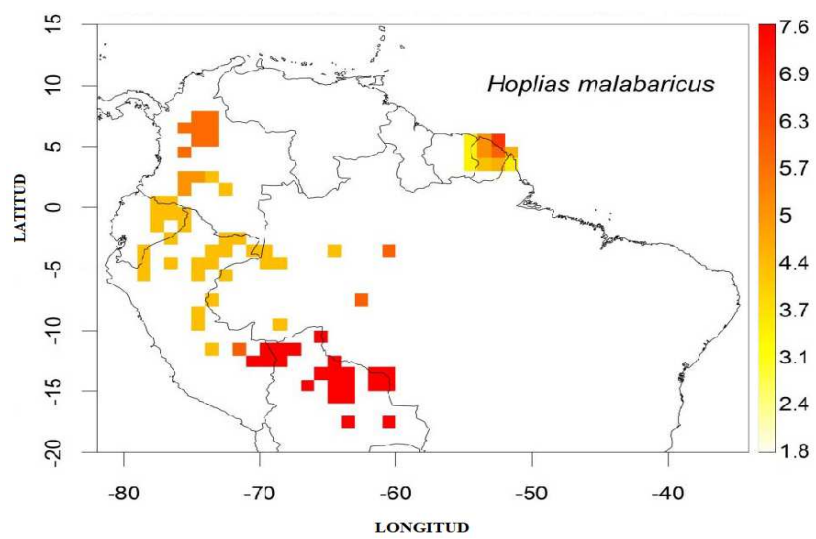
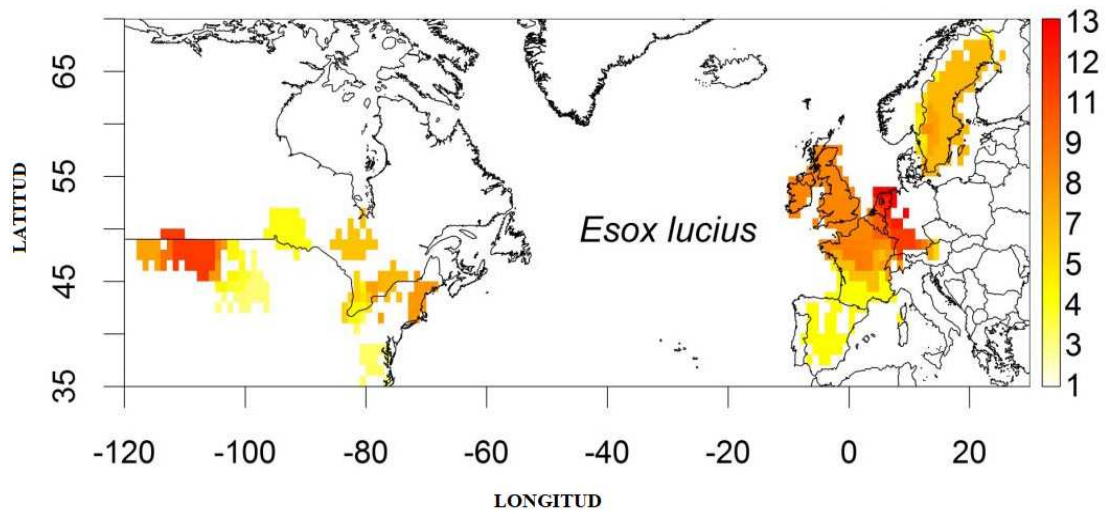
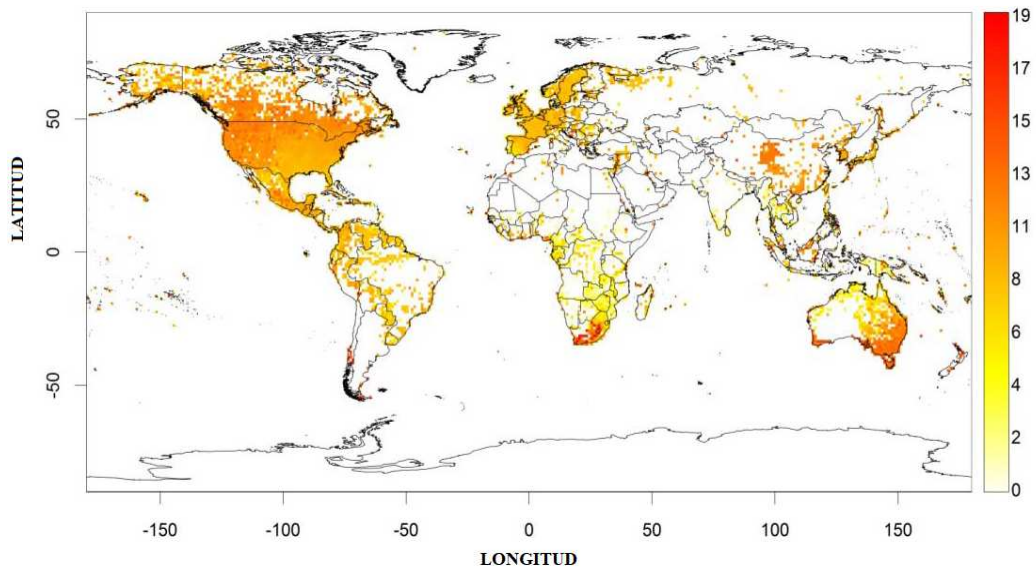
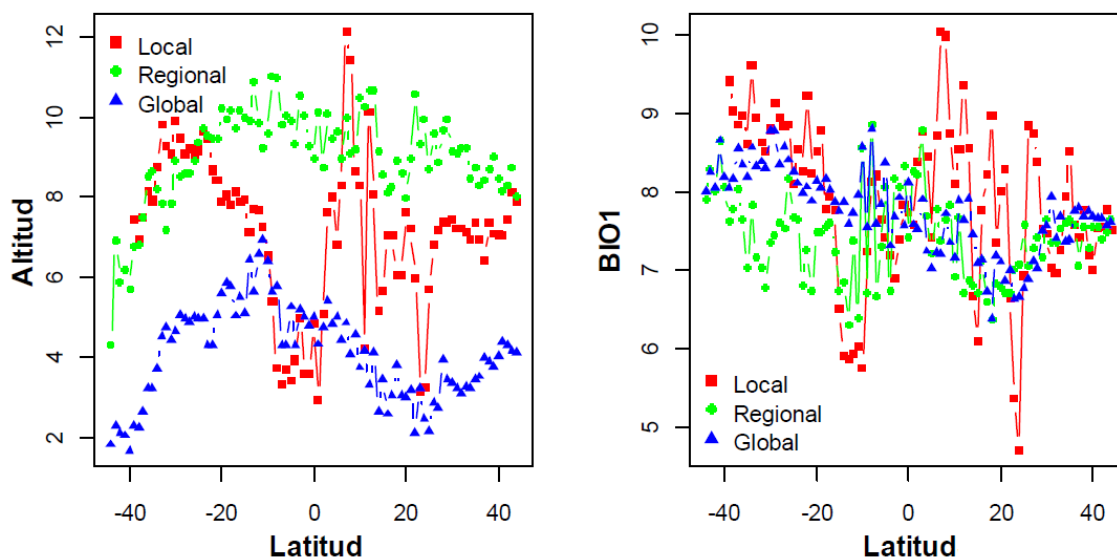


Figura 7. Mapas que representan la variación geográfica en el porcentaje medio de contribución de la precipitación del trimestre más frío (BIO19, panel superior) para todas las especies de peces de agua dulce en las celdas de 1°, medidos por el índice de inestabilidad. Las puntuaciones de contribución se calcularon utilizando el algoritmo SPEDInstabR comparando los valores en las celdas con presencia con los valores presente en todas las celdas de la extensión geográfica E2. El porcentaje de contribución de la altitud en la distribución *Esox lucius* (panel intermedio) y la contribución de precipitación (BIO12) para la especie *Hoplias malabaricus* (panel inferior) se analizaron en la extensión geográfica E1.

De hecho, se puede observar un claro gradiente latitudinal en la variación del porcentaje de contribución de algunas variables, el cual puede variar dependiendo de la extensión considerada (es decir, variables asociadas a la precipitación BIO14 y BIO19, figuras 8). La contribución de una variable indirecta como la altitud parece ser altamente dependiente de la extensión considerada, aunque es generalmente más bajo en las latitudes más altas del hemisferio sur (Figura 8 panel superior izquierda). El aporte de la temperatura la media anual fue bastante homogéneo y errático (BIO1, Figura 8 panel superior derecha), mientras que la variación en la contribución de las variables asociadas a la precipitación (BIO19 y BIO14, Figura 8 panel inferior) mostraron un patrón claro, en los que las cuencas tropicales y subtropicales fueron significativamente menos influenciadas por las variables de precipitación que las cuencas de latitudes altas tanto al norte como al sur. Curiosamente, en el hemisferio norte, la contribución de las variables de precipitación parece ser mayor cuando se aumenta la extensión; es decir, se evidencia una mayor contribución de las variables asociadas a la precipitación a nivel mundial E3 que nivel de cuencas E1.



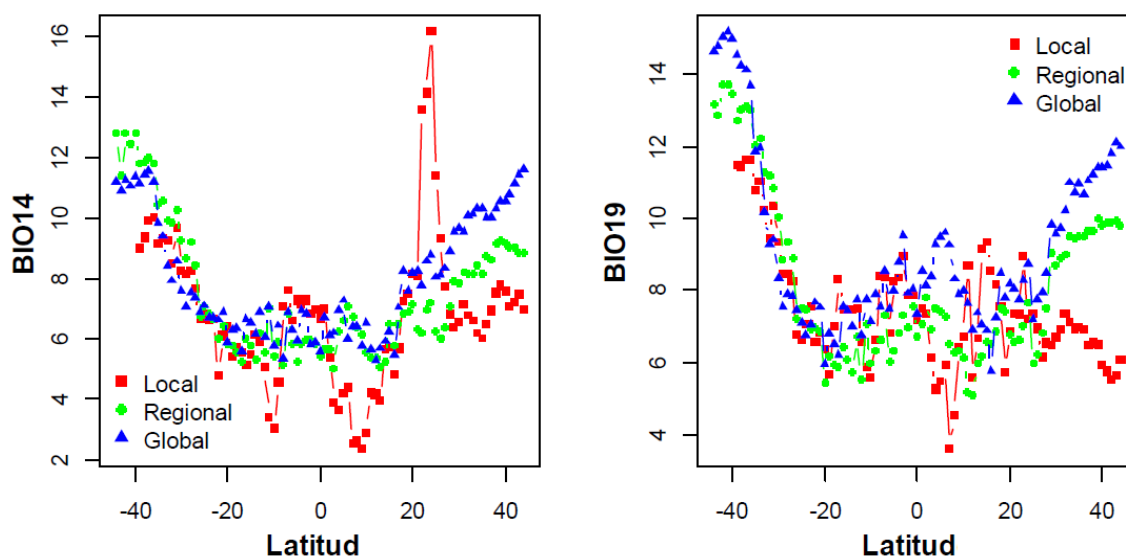


Figura 8. Contribución media de la latitud a los valores del índice de inestabilidad (%) de la altitud, temperatura media anual (BIO1), precipitación del mes más seco (BIO14) y precipitación del trimestre más frío (BIO19), según las tres extensiones geográficas analizadas en este capítulo. Las latitudes más altas (90° a 45° tanto al norte como al sur) no se incluyeron en las gráficas debido al bajo número de especies en esas regiones.

Discusión

En este capítulo se logró demostrar que la identificación de los factores que explican el rango de distribución de las especies depende claramente de la medida en que se examinan estas relaciones, una premisa que fue por largo tiempo una hipótesis (MacArthur 1972, Wiens 2015). Sin embargo, solo recientemente se ha considerado fundamental para estimar las funciones de predicción que relacionan las ocurrencias de las especies con las variables ambientales (Barve y col. 2011, Acevedo y col. 2012).

En este trabajo también se mostró que la influencia de las variables explicativas cambia espacialmente de manera no estacionaria, tal como se ha demostrado en otros estudios (Osborne y Suarez-Seoane 2002, Foody 2004, Bickford y Laffan 2006, Hortal y col. 2011, Mcnew y col. 2013, Holloway y Miller 2015). Adicionalmente, se evidenció que la altitud es un factor importante que influye en lo que se consideran patrones de distribución de extensión a pequeña escala (Jimenez-Segura y col. 2020 confirman este patrón para la cuenca del Magdalena), lo cual no se cumple en análisis a extensiones globales. Los factores asociados a la temperatura también son importantes a nivel local, mientras que los factores asociados con la precipitación parecen ser más importantes en la extensión global. Asimismo, la contribución relativa de los factores para explicar la distribución de las especies de peces de agua dulce varía de una a otra región, esto podría deberse en parte a las diferentes especies presentes en cada área, no obstante, según los resultados se podría decir que principalmente se debe a la variación espacial de la importancia de los factores que explican la distribución de las especies de agua dulce. Esta variabilidad espacial en la importancia de los factores ambientales se ha documentado anteriormente en estudios con peces (Radinger y col. 2015, Windle y col. 2010) y en el presente estudio se ratifica dicha variación, al demostrar que los factores abióticos difieren en su importancia según el gradiente latitudinal y geográfico.

La distribución de la frecuencia de los datos de presencia en comparación con los existentes en las cuencas ocupadas (Figura 2, 3, 4, 5 y 6) coincide con los gradientes ambientales clásicos (Griffiths y col. 2014), en los que se evidencia que la frecuencia de aparición de peces de agua dulce disminuye a temperaturas inferiores a 13 °C y precipitaciones inferiores a 1.200 mm, aproximadamente. Sin embargo, los peces de agua dulce en las cuencas tropicales y subtropicales están comparativamente menos influenciados en sus distribuciones por las variables asociadas a la precipitación que los peces ubicados en las cuencas de latitudes altas tanto al norte como al sur. Curiosamente, en el hemisferio norte, la contribución de las variables de precipitación parece ser mayor cuando aumenta la extensión considerada, de modo que las variables de precipitación aumentan en importancia en latitudes más altas, tanto al sur como al norte, aunque esta tendencia latitudinal es más o menos pronunciada según el grado considerado. Así, cuando la variabilidad en las condiciones climáticas se minimiza al considerar solo un fondo geográfico limitado a las cuencas en las que se encuentra una especie, la relevancia comparativa de las variables de precipitación para explicar la ocurrencia y distribución parece ser mayor que la de temperatura en condiciones templadas. Podemos suponer que los niveles más altos de precipitación anual en las zonas tropicales y las cuencas subtropicales sugieren que la precipitación no es un factor limitante en estas áreas, por lo que su efecto en la distribución de los peces no es tan importante como en latitudes más altas, donde las variaciones hidrológicas relacionadas con la precipitación pueden ser más limitante en comparación con la temperatura.

Por supuesto, el procedimiento propuesto para identificar los factores más importantes para determinar la ocurrencia de especies de agua dulce a nivel de población debe ser considerado con precaución. Los resultados proporcionados no solo están limitados por errores potenciales en el número y características de las variables ambientales utilizadas (Van Neil y col. 2004), la existencia de presencia de falsos registros (Tyre y col. 2003) o sesgos de la revisión (Pelayo-Villamil y col. 2015), sino también por la falta de consideración de la biogeografía histórica de la especie (Wiens y Donoghue 2004) o interacciones de la especie (González-Salazara y col. 2013). Sin embargo, los hallazgos sugieren claramente que se pueden detectar, no solo diferentes factores, sino importantes diferencias dependiendo de la escala. Este hecho tiene implicaciones importantes para los estudios sobre MDE y MNE, para los cuales la selección de predictores es un problema importante que afecta la capacidad predictiva de los modelos (Austin 2007).

Conclusiones

La contribución de las variables ambientales (bioclimáticas) varía en función de la extensión considerada, siendo la temperatura, la altitud y la precipitación, las variables más importantes.

Existe una variabilidad espacial en la importancia de los factores, no solo entre especies sino dentro de cada especie y de región a región.

Recomendaciones

A la hora de modelar la distribución de las especies se debe prestar especial atención a la selección de la extensión utilizada para estimar los MDE y los MNE, tal como previamente se ha sugerido (Barve y col. 2011, Acevedo y col. 2012).

Un solo conjunto de factores para analizar la distribución de las especies no debería ser viable, sino que se deben utilizar diferentes factores y funciones de factor para cada región donde la especie está presente (Mcnew y col. 2013).

Se requieren bases de datos de variables no climáticas que se incluyan en la modelación de distribución de las especies para poder cuantificar su contribución

Bibliografía

- Acevedo P., Jimenez-Valverde A., Lobo J. M. y Real R. 2012. Delimiting the geographical background in species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 39: 1383–1390.
- Austin M. 2007. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible approaches. *Ecological Modelling* 200: 1-19.
- Barve N., Barve V., Jiménez-Valverde A., Lira-Noriega A., Maher S. P., Peterson A. T., Soberón J. y Villalobos F. 2011. Crucial role of the accessibility area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* 222: 1810–1819.
- Bickford S. y Laffan S. 2006. Multi-extent analysis of the relationship between pteridophyte species richness and climate. *Global Ecology & Biogeography* 15: 588-601.
- Brown J. H. 1995. *Macroecology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Chust G., Petrus J. L., Ducrot D. y Ventura D. 2004. Scale dependence of insect assemblages in response to landscape pattern. *Landscape Ecology* 18: 41–57.
- Dormann C. F., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré, G.,Marquéz, J.R., Gruber B., Lafourcade B., Leitão P. J., Münkemüller T., McClean C., Osborne P. E., Reineking B., Schröder B., Skidmore A. K., Zurell D. y Lautenbach S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 27–46.
- Dubois D. M. 1973. An index of fluctuations, Do, connected with diversity and stability of ecosystems: applications in the Lotka-Volterra model and in an experimental distribution of species. Rapport de sythèse III, Programme National sur l'environnement Physique et Biologique, Project Mer. Commission Interministérielle de la Politique Scientifique. Liège.
- Eschmeyer W. N., Fricke R. y Van Der Laan R. (eds). 2016. *Catalog of Fishes: géneros, especies*. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Consultado 02/05/2016
- Foody G. M. 2004. Spatial nonstationarity and scale-dependency in the relationship between species richness and environmental determinants for the sub-Saharan endemic avifauna. *Global Ecology and Biogeography* 13: 315–320.
- Froese R. y Pauly D. (eds). 2016. *FishBase*. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (10/2016).
- Fotheringham A. S., Brundson C. y Charlton M. 2002. *Geographically Weighted Regression: The Analysis of Spatially Varying Relationships*. West Sussex, England: John Wiley and Sons, Ltd.
- García-Roselló E., Guisande C., Heine J., Pelayo-Villamil P., Manjarrés-Hernández A., González-Vilas L., González-Dacosta J., Vaamonde A. y Granado-Lorencio, C. 2014. Using ModestR to download, import and clean species distribution records. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 703–713.

- García-Roselló E., Guisande C., Manjarrés-Hernández A., González-Dacosta J., Heine J. Pelayo-Villamil P., Vari R.P., Vaamonde A., Granado-Lorencio C. y Lobo, J.M. 2015. Can we derive macroecological patterns from primary GBIF data?. *Global Ecology and Biogeography* 24: 335–347.
- Gillingham P. K., Huntley B., Kunin W. E. y Thomas C. D. 2012. The effect of spatial resolution on projected responses to climate warming. *Diversity and Distributions* 18: 990–1000.
- Gaston K. 2003. *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford: Oxford University Press.
- González-Salazara C., Stephens C. R. y Marquet P. A. 2013. Comparing the relative contributions of biotic and abiotic factors as mediators of species' distributions. *Ecological Modelling* 248: 57–70.
- González-Vilas L., Guisande C., Vari R. P., Pelayo-Villamil P., Manjarrés-Hernández A. García-Roselló E., González-Dacosta J., Heine J., Pérez-Costas E., Granado-Lorencio C., Palau-Ibars A. y Lobo, J.M. 2016. Geospatial data of freshwater habitats for macroecological studies: an example with freshwater fishes. *International Journal of Geographical Information Science* 30: 126-141.
- Griffiths D., McGonigle C. y Quinn R., 2014. Climate and species richness patterns of freshwater fish in North America and Europe. *Journal of Biogeography* 41: 452–463.
- Guisande C., Heine J., Gomzález-DaCosta J. y García-Roselló E. 2014. Vigo, Spain: RWizard Software. University of Vigo.
- Guisande C. 2016. Estimation of the relative importance of factors affecting species distribution based on stability concept. R package version 1.3. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=SPEDInstabR> (accessed 6 November 2016).
- Guisande C., Barreiro A., Maneiro I., Riveiro I., Vergara-Castaño A. R. y Vaamonde A. 2006. *Tratamiento de datos*. Madrid: Ediciones Díaz de Santos.
- Guisande C., Barreiro A. y Vaamonde A. 2011. *Tratamiento de datos con R, Estadística y SPSS*. Ediciones Díaz de Santos, Madrid.
- Guisande C., García-Roselló E., Heine J., González-Dacosta J., González Vilas L., García B. J. y Lobo J. M. 2016. SPEDInstabR: An algorithm based on a fluctuation index for selecting predictors in species distribution modeling. *Ecological Informatics* 37: 18-23.
- Guisande C., Manjarrés-Hernández A., Pelayo-Villamil P., Granado-Lorencio C., Riveiro I., Acuña A., Prieto-Piraquive E., Janeiro E., Matías J. M., Patti C., Patti B, Mazola S., Jiménez L. F. Duque S. y Salmerón F. 2010. Ipez: An expert system for the taxonomic identification of fishes based on machine learning techniques. *Fisheries Research* 102: 240–247.
- Hijmans R. J., Cameron S. E., Parra J. L., Jones P. G. y Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- Holloway P. y Miller J. A. 2015. Exploring spatial scale, autocorrelation and nonstationarity of bird species richness patterns. *ISPRS International Journal of Geo-Information* 4: 783–798.
- Hortal J., Diniz-Filho J. A. F., Bini L. M., Rodríguez M. A., Baselga A., Nogueira D. B., Rangel T. F., Hawking B. A. y Lobo J. M. 2011. Ice age climate, evolutionary constraints and diversity patterns of European dung beetles. *Ecology Letters* 14: 741–748.
- Jiménez-Segura L., Herrera-Pérez, J., Valencia-Rodríguez, D., Castaño-Tenorio, I., López-Casas, S., Ríos-Pulgarín, M.I., Rondón-Martínez, Y.F., Rivera-Coley, K., Morales, J., Arboleda, M., Muñoz-Duque, S., Atencio-García, V., Galeano-Moreno, A.F., Valbuena, R., Escobar, J., Ospina-Pabón, J., García-Melo, L., Gualtero, D., Alonso, J.C. & Restrepo-Santamaría D. 2020. Ecología e historias de vida de los peces en la cuenca del río Magdalena, Colombia. Pp. 159-203. En: Jiménez-Segura, L. y C. Lasso (Eds.). XIX. Peces de la cuenca del río Magdalena, Colombia: diversidad, conservación y uso sostenible. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia. DOI: 10.21068/B2020RRHHXIX04.
- Johnson D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65–71.
- Lobo J. M. 2016. The use of occurrence data to predict the effects of climate change on insects. *Current Opinion in Insect Science* 17: 62-68.

- MacArthur R. H. 1972. *Geographic Ecology*. New York: Harper and Row.
- Manjarrés-Hernández A., Guisande C., García-Roselló E., Pelayo-Villamil P., Jacinto Gomzález-DaCosta J., Heine J., González Vilas L., Granado-Lorencio C., Duque S. R., Lobo J. M. 2018. A procedure to assess the spatial variability in the importance of abiotic factors affecting distributions: the case of world freshwater fishes. *Current Zoology* 64 (5): 549–557
- Margalef R. 1968. *Perspectives in Ecological Theory*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Mcnew L. B., Gregory A. J. y Sandercock B. K. 2013. Spatial heterogeneity in habitat selection: Nest site selection by greater prairiechickens. *The Journal of Wildlife Management* 77: 791–801.
- Niamir A., Skidmore A. K., Toxopeus A. G. y Real R. 2016. Use of taxonomy to delineate spatial extent of atlas data for species distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 25: 227-237.
- Osborne P. E. y Suarez-Seoane S. 2002. Should data be partitioned spatially before building large-scale distribution models?. *Ecological Modelling* 157: 249–259.
- Pearson R. G. y Dawson T. P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361-371.
- Pelayo-Villamil P., Guisande C., González-Vilas L., Carvajal-Quintero J. D., Jiménez-Segura L. F., García-Roselló E., Heine J., González-Dacosta J., Manjarrés-Hernández A., Vaamonde A. y Granado-Lorencio C. 2012. ModestR: Una herramienta informática para el estudio de los ecosistemas acuáticos de Colombia. *Actualidades Biológicas* 34: 225-239.
- Pelayo-Villamil P., García-Roselló E., Guisande C., Vari R. P., Manjarrés-Hernández A., García-Roselló E., González-Dacosta J., Heine J., González-Vilas L. Patti B., Quinci E., Jiménez L. F., Granado-Lorencio C., Tedesco P. A. y Lobo J. M. 2015. Global diversity patterns of freshwater fishes: potential victims of their own success. *Diversity and Distributions* 21: 345–356.
- Peterson A. T., Soberón J., Pearson R. G., Anderson R., Martínez-Meyer E., Nakamura M. y Araújo M. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton: Princeton University Press.
- Radinger J., Wolter C. y Kail J. 2015. Spatial scaling of environmental variables improves species-habitat models of fishes in a small, sand-bed lowland river. *PLoS ONE* 10(11): e0142813.
- Soberón J. y Peterson A. T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.
- Steffan-Dewenter I., Münzenberg U., Burger C., Thies C. y Tscharnkte T. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83: 1421–1432.
- Tyre A. J., Tenhumberg B., Field S. A., Niejalke D., Parris K. y Possingham H. P. 2003. Improving precision and reducing bias in biological surveys: estimating false-negative error rates. *Ecological Applications* 13: 1790–1801.
- Van de Pol M., Bailey L. D., McLean N., Rijdsdijk L., Lawson C. R. y Brouwer L. 2016. Identifying the best climatic predictors in ecology and evolution. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 1246–1257.
- Van Neil K. P., Laffan S. W. y Lees B. G. 2004. Effect of error in the DEM on environmental variables for predictive vegetation modelling. *Journal of Vegetation Science* 15: 747–756.
- Wiens J. J. 2015. The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366: 2336–2350.
- Wiens J. J. y Donoghue M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639–644.
- Windle M. J. S., Rose G. A., Devillers R. y Fortin M.J. 2010. Exploring spatial non-stationarity of fisheries survey data using geographically weighted regression (GWR): an example from the Northwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 67: 145–154.

CAPÍTULO II

PREDICCIÓN DEL EFECTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LA DISTRIBUCIÓN FUTURA DE LA DIVERSIDAD DE PECES DE AGUA DULCE A ESCALA GLOBAL

Resumen

El segundo capítulo tiene por objetivo predecir los cambios futuros en los componentes de la diversidad (riqueza, rareza, heterogeneidad, uniformidad, diversidad funcional y taxonómica) de las especies de peces de agua dulce, en todas las cuencas hidrográficas del mundo bajo diferentes escenarios climáticos. Se presenta una nueva metodología implementada en el software ModestR para estimar predicciones de distribuciones simples en escenarios climáticos futuros. Se utilizaron datos de 16.825 especies de peces de agua dulce, las cuales representan un total de 1.464.232 registros de ocurrencia. Se utilizaron las variables de WorldClim 1.4 para el año 2000, junto con la altitud, así como la selección de las variables más importantes que explican el cambio en las distribuciones de especies en dos escenarios (vías de concentración representativas 4.5 y 6.0). Las predicciones proporcionadas sugieren la extinción de casi la mitad de las especies actuales de peces de agua dulce en los próximos años, con una disminución pronunciada en las áreas tropicales y una mayor probabilidad de extinción de aquellas especies con menor tamaño corporal y rango geográfico.

Introducción

Estimar las consecuencias del cambio climático en la distribución geográfica de los organismos y, en consecuencia, en la biodiversidad, es una tarea compleja pero necesaria (Warren y col. 2018). Un enfoque simplista pero habitual para lograr este objetivo ha consistido en desarrollar los llamados modelos de distribución de especies (MDE). Los MDE relacionan un conjunto de datos de ocurrencias de especies con las características ambientales de sus localidades para predecir las ocurrencias en diferentes escenarios climáticos. Adicionalmente, los MDE pueden usarse para predecir otros tipos de cambios globales, como el uso de la tierra o la densidad humana, en ese sentido su potencial uso no se limita al cambio climático. Por lo tanto, los MDE pueden considerarse modelos de pronóstico, en los que la confiabilidad de las predicciones depende en gran medida de la calidad de los datos utilizados y de la solidez de la relación entre el cambio global y la distribución de las especies. Desafortunadamente, cuando los resultados de estos modelos correlacionales se evalúan utilizando datos de ocurrencia de un período diferente, ya sea para pronosticar que ocurrió en el pasado o que ocurrirá en el futuro, los resultados obtenidos no son satisfactorios (Kharouba y col. 2009, Rubidge y col. 2011, Rapacciuolo y col. 2012, Eskidsen y col. 2013, Ko y col. 2013, Watling y col. 2013). La incapacidad de pronosticar correctamente la distribución futura de la especie en otros escenarios climáticos probablemente se deba no solo a nuestra falta de conocimiento específico de los efectos de los factores sobre las especies, sino también a algunas características de los procedimientos de los modelos utilizados. Por un lado, los MDE requieren incluir las variables no climáticas que influyen en la distribución de las especies como predictores y, por otro lado, también está el considerar

que la falta de estudios adecuados impide el uso confiable de datos de ausencia. Lo anteriormente expuesto, obstaculizan la estimación de la "verdadera" influencia causal de las variables climáticas (Lobo 2016).

Los peces de agua dulce parecen ser un grupo especialmente vulnerable a los cambios climáticos (Markovic y col. 2017) y a las extinciones (Collen y col. 2013) debido a los conocidos cambios en los regímenes hidrológicos y al calentamiento climático. Al mismo tiempo, los peces de agua dulce han experimentado cambios importantes en su distribución en respuesta a los cambios climáticos recientes (Comte y Grenouillet 2013), los cuales afectan dramáticamente la composición del ensamblaje de ríos (Conti y col. 2015). Los MDE se utilizan cada vez más para estimar el efecto del cambio climático en las especies de peces de agua dulce, aunque la mayoría de los estudios se han centrado en pocas especies que habitan principalmente en hábitats de aguas frías en las regiones templadas de América del Norte y Europa (Hauer y col. 1997, Comte y col. 2013, Filipe y col. 2013, Kwon y col. 2015, Edwards y col. 2016, Ruiz-Navarro y col. 2016, Radinger y col. 2017). En consecuencia, existe un sesgo geográfico extremo en estos estudios y hay muy poca información disponible sobre las posibles respuestas de las especies que habitan en el hemisferio sur o en los trópicos (Harrod 2015). Se han publicado trabajos en nivel de todo un país o continente (Booth y col. 2011, Markovic y col. 2012, Comte y Oden 2017, Markovic y col. 2017, Jarić y col. 2018) pero hasta el momento, ningún estudio ha intentado estimar los efectos probables de los futuros cambios climáticos en los peces de agua dulce a escala global. En este enfoque, se considera fundamental para adoptar por una visión holística, la cual estudie muchas especies a escala mundial, para comprender mejor los posibles efectos del cambio climático, en lugar de los estudios de especies individuales que han dominado el campo de las especies de agua dulce hasta la fecha (Gallo y col. 2017).

Evitando el uso de algoritmos complejos que usan los datos poco confiables de ausencias, se trabajará con las observaciones de ocurrencia de los peces de agua dulce globales disponibles para inferir las condiciones ambientales en las cuales las especies parecen mantener poblaciones sostenibles. Posteriormente, esta información se utilizará para transferir espacialmente estas condiciones ambientales adecuadas a futuros escenarios climáticos. Por lo tanto, el propósito es mapear la ubicación futura de las condiciones climáticas en las que se observan las especies de peces de agua dulce en la actualidad. Asumiendo la incapacidad general de estas especies para colonizar nuevas cuencas hidrográficas (Drakou y col 2009), y obviando el papel desempeñado por los procesos microevolutivos y la plasticidad fenotípica, el objetivo del capítulo es proporcionar una evaluación general acerca de los cambios más probables en la riqueza de especies y la diversidad de las cuencas mundiales, así como las modificaciones más aceptables en el área de distribución de estas especies.

Metodología

Predicción de la futura distribución de las especies

Una nueva metodología, la cual se describe en este capítulo, se utilizó para predecir la distribución de especies en el futuro basado en el algoritmo de nicho de ocurrencia (NOO) disponible en ModestR (García-Roselló y col. 2013, 2019), que se mencionará de forma abreviada como TD NOO. En la figura 1, se muestra un diagrama de flujo de lo trabajado, presentando de forma resumida los métodos, en el que los registros de ocurrencia disponibles,

se utilizaron para estimar mediante un procedimiento simple (nicho de ocurrencia o NOO) la distribución actual de cada especie implementado en el software ModestR (García-Roselló y col. 2013, 2014), lo cual apunta a superar los inconvenientes generados por la falta de información confiable sobre la ausencia de las especies (Lobo y col., 2018) y el uso frecuente de una extensión geográfica arbitraria (Acevedo y col. 2017). En resumen, NOO delimita primero la Extensión de la Ocurrencia (EOO) o el área accesible de cada especie utilizando un casco convexo, una forma α o una distribución de densidad de Kernel (revisar el manual de NOO en http://www.ipez.es/modestr/Manual_Tutorial.html). En este caso, se aplicaron los tres métodos de delimitación del área accesible, que incluyeron diferentes valores α , en el caso de la forma α , y varios valores de suavizado en el caso de las densidades de Kernel. Posteriormente, se utilizaron los registros de ocurrencia y un conjunto de variables ambientales que reflejan las condiciones ambientales actuales (se utilizaron los datos provenientes del año 2000 de la base de datos WorldClim 1.4). No se incluyeron otras variables importantes como el área de captación, la conectividad entre cuencas, la intensidad de las actividades humanas, etc. debido a la escala mundial del análisis, ya que se sabe que el clima afecta la distribución de las especies cuando el análisis se hace a una escala más grande (Pearson y Dawson 2003).

Se estimaron las variables ambientales que mejor explicaron la distribución de cada especie dentro de su EOO utilizando el índice de inestabilidad descrito por Guisande y col. (2017a) y Guisande (2018b), método en el que no se requieren datos normalizados. Posteriormente, se dividió la variable en un número de intervalos, se calculó el número de registros por cada intervalo considerando por separado las celdas donde se encuentra la especie y el área de estudio seleccionada. Al final, se observa un pico de inestabilidad, el cual corresponde a la diferencia importante que existe en los valores de la variable al comparar los datos en los intervalos de las celdas de presencia con los datos en los intervalos del área de estudio. Este índice supera a los otros métodos propuestos para identificar los factores ambientales más relevantes (Guisande y col. 2017a, Fan y col, 2018). Tomando como referencia lo anterior, se considera que aquellas variables ambientales con mayor porcentaje de contribución al índice de inestabilidad sean las que más afecten la distribución de las especies en el área accesible o en la extensión geográfica en la que pueda habitar. Para incluir en el análisis solo las variables con la más alta contribución se debe seleccionar el porcentaje acumulado de contribución (la opción predeterminada es 80%) de modo que, si se selecciona el 100%, el análisis incluirá a todas las variables. Es importante resaltar que el software es capaz de identificar las variables más importantes para cada especie, ya que se espera que existan diferencias entre las variables para cada especie.

Una vez se identificaron las variables ambientales más importantes que afectan la distribución de cada especie en su área accesible y se discriminan todas las celdas con condiciones ambientales similares a las existentes en las localidades de ocurrencia a lo largo del área accesible previamente seleccionada, se genera una representación geográfica del área de distribución de cada especie que se limita al área geográfica con observaciones de ocurrencia y que a su vez tienen condiciones ambientales similares a las existentes localidades actualmente habitadas. Finalmente, los valores de las variables ambientales seleccionadas en posibles escenarios futuros se utilizaron de manera similar para estimar la distribución probable de cada especie en diferentes escenarios temporales. De esta manera, la distribución más probable de cada especie en el futuro se estimó con la información de

ocurrencias actuales y de acuerdo con los valores de las variables ambientales en posibles escenarios futuros (García-Roselló y col. 2019).

Para aquellas especies con pocos registros, a los cuales no fue posible estimar la distribución probable siguiendo el procedimiento mencionado anteriormente, el software ModestR verificó si las condiciones ambientales actuales donde la especie está presente estarán disponibles en los escenarios futuros. En los casos en que las condiciones ambientales actuales donde está presente la especie no aparecen disponibles en el futuro, se consideró que la especie se extinguió localmente.

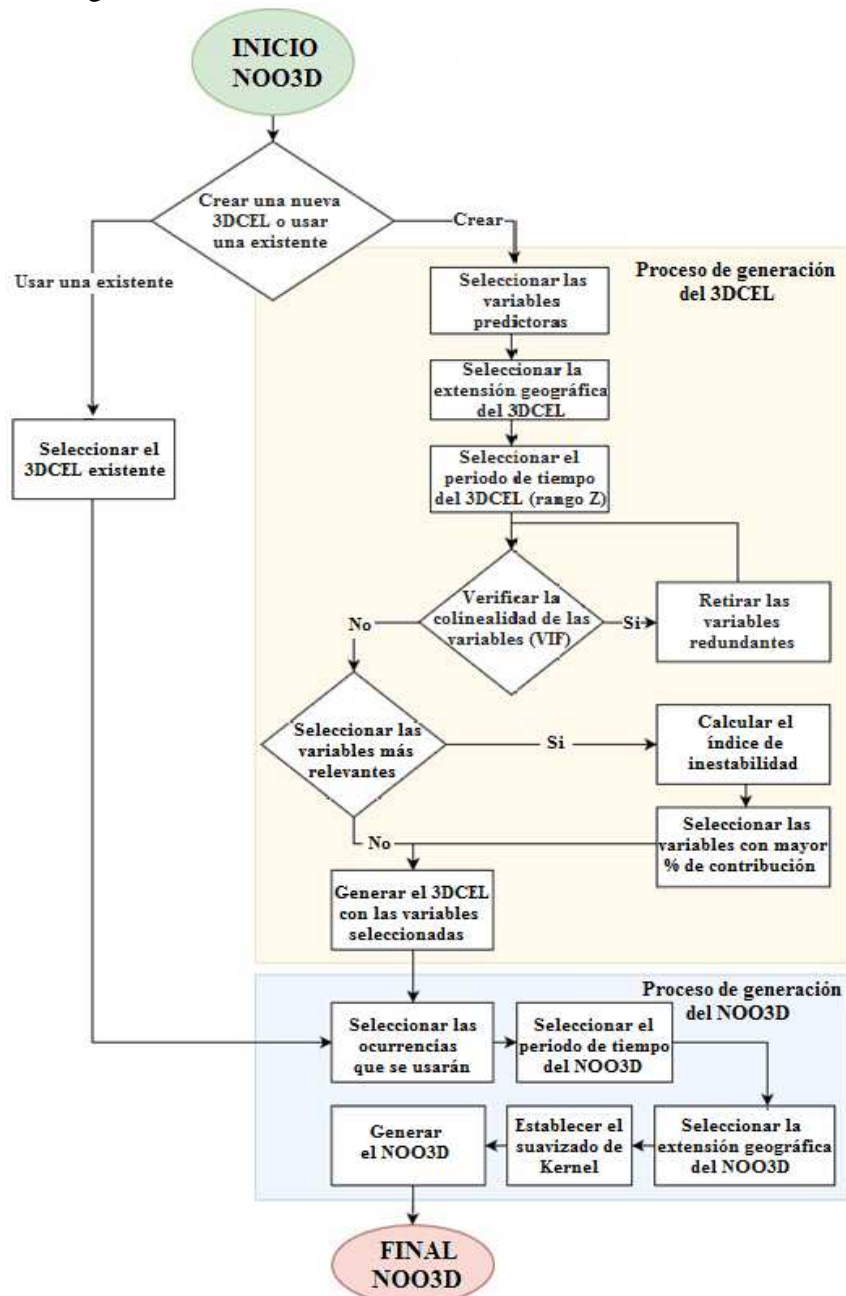


Figura 1. Diagrama de flujo de trabajo que describe los diferentes pasos del enfoque metodológico seguido en este capítulo, que se utilizaron para predecir la distribución futura de las especies.

La eficiencia del TD NOO se basa en dos supuestos fundamentales: i) las ocurrencias geográficas actuales son capaces de inferir, al menos parcialmente, las condiciones ambientales adecuadas para cada especie, y ii) estas condiciones ambientales son los principales impulsores de la distribución de especies o pueden actuar como sustitutos de las verdaderas variables causales de dicha distribución. Con mucha frecuencia, los datos de presencia son las únicas evidencias empíricas disponibles que pueden proporcionar una imagen provisional de las condiciones ambientales en las que cada especie puede mantener poblaciones sostenibles. Por lo tanto, la transferencia a otros escenarios temporales de los rangos climáticos o ambientales obtenidos a partir de las ocurrencias observadas deben considerarse representaciones de mapas provisionales, que dependen en gran medida de la capacidad de colonizar localidades distantes pero adecuadas. Considerando lo anterior, el propósito sería, por lo tanto, describir la ubicación futura de los lugares accesibles con condiciones climáticas similares a aquellas en las que se observa a la especie en la actualidad (Lobo 2016), excluyendo el papel desempeñado por las adaptaciones microevolutivas. Las extrapolaciones de los resultados de MDE a otros períodos de tiempo muestran que estos ejercicios de pronóstico tienen una capacidad limitada (Araujo y col. 2005, Maguire y col. 2016), probablemente como resultado del alto número de factores no climáticos que influyen en la distribución de las especies y los límites de la distribución (Ricklefs 2004). Sin embargo, la capacidad predictiva de la distribución debería ser mayor cuando la capacidad de los individuos para dispersarse de una localidad a otra es limitada, como en el caso de los peces de agua dulce (Griffiths 2015). Por lo tanto, la selección previa del área accesible en el NOO y la limitación de las predicciones futuras a estas áreas parecen ser especialmente adecuadas para proporcionar proyecciones razonables. Las especies de peces de agua dulce son a menudo de dispersión pobre (Shurin y col. 2009), con una baja capacidad para cambiar sus distribuciones en respuesta al cambio climático (Comte y Grenouillet, 2013, Bush y Hoskins 2017), esto probablemente se deba principalmente a la consecuencia de que los límites de las cuencas hidrográficas actúan como barreras geográficas (Pelayo-Villamil y col. 2015). En realidad, la vulnerabilidad de las comunidades de peces de agua dulce a los patrones climáticos alterados se ha destacado por su aislamiento y por la fragmentación dentro de las cuencas hidrográficas que actúan como islas biogeográficas (Gozlan y col. 2010, Olden y col. 2011). Por lo tanto, en el caso de los peces de agua dulce, en teoría, su futura distribución podría predecirse a través de los acontecimientos geográficos actuales, obviando las excepciones de las invasiones biológicas ocasionadas por los humanos.

Registros de ocurrencia de los peces de agua dulce

La base de datos de registros geográficos de los peces de agua dulce desarrollada por Pelayo-Villamil y colaboradores (2015) fue actualizada para incorporar cambios taxonómicos y las nuevas especies que fueron descritas hasta finales de octubre de 2018. Los registros fueron descargados del Global Biodiversity Information Facility (GBIF), y de otras fuentes, como las páginas web del Catalog of fishes (Eschemeyer, 2018), Fishbase (Froese & Pauly, 2018) y de los museos: American Museum of Natural History - Vertebrate Zoology (<http://sciweb-001.amnh.org/>), Coleções Científicas do MCT-PUCRS (<http://webapp.pucrs.br/>), FishNet2 (<http://www.fishnet2.net>), MCZBase: Museum of Comparative Zoology – Harvard University (<http://mczbase.mcz.harvard.edu/>), Sistema Nacional de informações sobre coleções Ictológicas SIBP/NEODAT III (<http://www.mnrjufrj.br>), Smithsonian Institution, National Museum of Natural History - Division of Fishes Collections (<http://collections.mnh.si.edu/>) y Swedish Museum of Natural History (<http://artedi.nrm.se/>).

Posteriormente, los registros fueron filtrados utilizando las instalaciones de limpieza de datos disponibles en el software ModestR (Pelayo-Villamil y col. 2012, García-Roselló y col. 2013, 2014, 2015). Para el caso de los registros del GIBF se excluyeron los siguientes errores: 1) los registros con la misma latitud y longitud; 2) los registros con la latitud y longitud 0° y 3) las ocurrencias en otros hábitats distintos a los correspondientes a los ecosistemas terrestres de agua dulce (García-Roselló y col. 2014). A finales de octubre de 2018, 16.825 especies de peces de agua dulce fueron reconocidas como válidas por los taxónomos y están disponibles en Ipez (<http://www.ipez.es>, Guisande y col. 2010). De estas, 16.662 especies (99.6% del total) tenían información geográfica asociada para un total de 1.464.232 registros de ocurrencia (sin duplicados).

Variables ambientales seleccionadas

Los escenarios de cambio climático en las cuencas hidrográficas fueron construidos utilizando los datos de referencia de la base de datos WorldClim 1.4 (www.worldclim.org; Hijmans y col. 2005). De las cuatro vías disponibles de concentración representativas (RCP), se utilizaron RCP 4.5 y RCP 6.0. De las variables bioclimáticas disponibles en WorldClim, solo se utilizaron aquellas que mejor explicaron la distribución de las especies de peces de agua dulce (Manjarrés-Hernández y col. 2018), es decir se seleccionaron aquellas con un factor de inflación de varianza (VIF) inferior a 20. La VIF cuantifica la multicolinealidad de predictores (Guisande y col. 2011) y, en este estudio, el valor VIF se seleccionó para eliminar las variables que muestran la multicolinealidad más grave, maximizando así las diferencias en los factores seleccionados cuando la extensión considerada varía. Como consecuencia, finalmente se seleccionaron las siguientes 10 variables bioclimáticas: temperatura media anual (BIO1), rango diurno promedio (BIO2), isoterma (BIO3), estacionalidad de la temperatura (BIO4), temperatura media del trimestre más húmedo (BIO8), precipitación anual (BIO12), la precipitación del mes más seco (BIO14), la estacionalidad de la precipitación (BIO15), la precipitación del trimestre más cálido (BIO18) y la precipitación del trimestre más frío (BIO19). La altitud también se incluyó entre las variables seleccionadas, y aunque parece ser un factor temporal invariable, su afecto resulta importante sobre la distribución de los peces de agua dulce (Manjarrés-Hernández y col. 2018). La resolución del mapa de elevación fue la misma que la de las demás variables climáticas incluidas en la base de datos del WordClim (celdas de 5' x 5').

Posteriormente, se realizaron los MDE con las variables seleccionadas como se describió anteriormente, prediciendo cambios en la diversidad de especies en los años 2050 y 2070 bajo los escenarios climáticos RCP 4.5 y RCP 6.0. La selección del resultado del modelo más apropiado para aplicar en TD NOO se realizó comparando la riqueza de especies estimadas en las cuencas hidrográficas con los resultados de las curvas de acumulación derivadas de los registros de ocurrencia (Lobo y col. 2018).

Cuencas fluviales como unidades espaciales para la estimación de la diversidad

Los datos geoespaciales para las cuencas fluviales implementadas en el ModestR se obtuvieron del sitio web del proyecto WaterBase (<http://www.waterbase.org>). Los datos de la cuenca hidrográfica global del WaterBase se tomaron del conjunto de datos de cuenca distribuido con HYDRO1k, una base de datos hidrológica desarrollada por el centro de datos EROS del servicio geológico de los Estados Unidos (USGS). Esta base de datos proporciona una colección de capas georreferenciadas globales con una resolución de 1 km derivada de GTOPO30, un modelo de elevación digital del mundo (DEM) de 30 segundos de arco. El

conjunto de drenaje de HYDRO1k se proyectó en coordenadas geográficas de latitud/longitud. Los vértices se suavizaron aplicando un umbral de 500 metros para generar los archivos de forma ESRI disponibles a través del sitio web WaterBase.

El conjunto de datos de las cuencas hidrográficas se obtuvo originalmente combinando la acumulación de flujo y las capas de dirección de flujo que, a su vez, se derivaron de DEM corregido hidrológicamente en base al conjunto de datos GTOPO30. Las cuencas se organizaron de acuerdo con el procedimiento propuesto por primera vez por Pfafstetter (1989) y luego se adaptaron para su uso en el conjunto de datos HYDRO1k (Verdin y Greenlee 1998). Las cuencas hidrográficas se dividieron en seis niveles y cada subcuenca se identificó utilizando un código Pfafstetter único (es decir, un código de seis dígitos con información sobre la interconexión de las cuencas). Se utilizó el nivel dos de las cuencas hidrográficas (González-Vilas y col. 2016) como la unidad espacial para la estimación de la diversidad, porque este nivel es la extensión geográfica que mejor ilustra el efecto de los parámetros ambientales en la distribución de las especies de peces de agua dulce (Manjarrés-Hernández y col. 2018).

Derivando valores de riqueza de especies

El resultado del modelo más apropiado se seleccionó comparando la riqueza de especies en cada cuenca fluvial con la riqueza de especies obtenida al aplicar el procedimiento de modelado descrito anteriormente. Pelayo-Villamil y col. (2018) demostraron que más del 71% de los países del mundo tienen inventarios de especies de peces de agua dulce que pueden clasificarse como de mala calidad. Además, incluso aquellos países con confiables inventarios nacionales relativamente precisos poseen una alta variabilidad en la integridad de sus inventarios provinciales o regionales. Por lo tanto, la riqueza de especies de las cuencas fluviales indudablemente se subestimarán cuando se utilicen los datos disponibles de las apariciones geográficas de las especies. Como consecuencia, la riqueza de especies de peces de agua dulce en cada cuenca se aproximó mediante el uso de la aplicación KnowBR de RWizard (Guisande y col. 2014) (Lobo y col. 2018; www.ipez.es/RWizard), también disponible como Paquete R en el CRAN (Guisande y Lobo 2018). Esta aplicación permite el uso de la información proveniente de registros de bases de datos exhaustivos para construir curvas de acumulación de especies que describen la relación entre el número acumulado de especies y un sustituto del esfuerzo de estudio para diferentes unidades espaciales (como celdas, países o cuencas hidrográficas, como es el caso del estudio) en simultánea. Estas curvas de acumulación se ajustan a diferentes funciones asintóticas o cuasi asintóticas para estimar el número previsto de especies cuando el esfuerzo de la encuesta tiende hacia el "infinito" (Clench, 1979, Soberón y Llorente 1993, Hortal y Lobo 2005). El estimador exacto predeterminado se utilizó para derivar esta curva de acumulación, y la función Clench aplicó el ajuste de la curva para estimar el número probable de especies cuando el número de registros tiende hacia el "infinito". Los registros de ocurrencia en las cuencas hidrográficas de nivel dos (González-Vilas y col. 2016), que están disponibles en ModestR (García-Roselló y col. 2013) se utilizaron como unidades espaciales objetivo. Las estimaciones de riqueza de especies derivadas se consideraron como los valores de riqueza de especies más probables presentes en las cuencas hidrográficas y se compararon posteriormente con la riqueza de especies obtenida después de sumar los resultados de los modelos individuales llevados a cabo por el procedimiento de modelación explicado anteriormente.

Índices de diversidad

Para cada cuenca hidrográfica en los años 2000, 2050 y 2075, y para ambos escenarios RCP 4.5 y RCP 6.0, se calcularon 31 índices de diversidad utilizando la función DER del paquete R EcoIndR (Guisande y col. 2017b, Guisande 2018a) y basados en las listas de especies dentro de cada cuenca: 2 índices de rareza, 14 índices de heterogeneidad, 7 índices de uniformidad, 2 índices de diversidad taxonómica y 6 de diversidad funcional (ver tabla 1 de Guisande y col. 2017b). Como no existe un índice que sea universalmente aplicable a todos los ensamblajes ecológicos (Magurran 2004), también se usó el algoritmo DER para la selección de los índices de diversidad que mejor mostraban diferencias entre las cuencas hidrográficas. Por lo tanto, entre todos los índices estimados, se seleccionó uno de cada componente de la diversidad: rareza, heterogeneidad, uniformidad, diversidad funcional y diversidad taxonómica.

Rasgos biológicos de la especie para medir la diversidad funcional

Se utilizó la clasificación descrita por Buisson y col. (2013) ligeramente modificado para la descripción funcional de las especies de peces. Se utilizaron 6 rasgos divididos en dos funciones biológicas: 1) Rasgos de adquisición de alimentos: hábitat de alimentación (pelágico, bentopelágico y bentívoro), gremio trófico (consumidor primario, consumidor secundario, depredador superior, omnívoro y detritívoro), hábitat de vida (pelágico, bentopelágico y demersal), y 2) Rasgos de locomoción: longitud del cuerpo (en cm: pequeño <15, mediano 15-50, grande 50-150 y extra grande >150), reofilia (reoflílica, limnoflílica y eutrópica), tipo de migración (potamódromo, anádromos, catadromos, anfídricos, oceanodromos y sin migración). Esta información se obtuvo de <https://www.fishbase.org/> o de los manuscritos originales, cuando no estaba disponible en FishBase. No fue posible incluir rasgos de reproducción como vida útil, cuidado parental o hábitat de reproducción, debido a la dificultad en la asignación de estos rasgos funcionales a más de 16.000 especies.

Análisis estadístico

Todos los análisis estadísticos se realizaron con la aplicación StatR del RWizard (Guisande y col. 2014). Se realizaron regresiones múltiples paso a paso con el paquete R (R Development Core Team, 2018). Se usó la opción 'para delante y para atrás', basados en el criterio de información de Akaike (AIC) para seleccionar el modelo más parsimonioso. La contribución relativa de cada variable en las regresiones se estimó con el método LMG (el promedio de la contribución r^2 sobre el orden entre los regresores) con el paquete R relaimpo (Grömping 2006, 2018). Se utilizó la función DWTEST del paquete LMTEST (Hothorn y col. 2018) para estimar la autocorrelación con el estadístico de Durbin-Watson (Durbin y Watson 1951).

Resultados

Como se esperaba, la pendiente de la regresión entre la riqueza de especies en las cuencas hidrográficas estimadas con curvas de acumulación (Fig. 2, línea azul), y la riqueza de especies observada obtenida de los registros (Fig. 2, línea roja) es significativamente menor a uno (ANCOVA, $p < 0.001$) con un valor de 0,81. Esto significa que la riqueza de especies de las cuencas hidrográficas se subestima cuando solo se usan los datos disponibles y se observa que esta insuficiente predicción es aún mayor cuando la riqueza de especies de las cuencas es alta. Esto probablemente se debe a la mala calidad de los inventarios existentes

en muchos países, especialmente en las áreas tropicales en las que se alberga el mayor número de especies (Pelayo-Villamil y col. 2018).

Entre todos los procedimientos utilizados para seleccionar el área accesible en los procedimientos de modelado (casco convexo, forma alfa con diferentes valores α , densidad de Kernel con diferentes valores de suavizado, etc.), el procedimiento que muestra una mejor relación con la riqueza de especies estimada a partir de la acumulación las curvas, fue generado con un estimador de densidad de Kernel utilizando un valor de suavizado de 2. La intersección de esta relación no fue significativamente diferente de cero (ANCOVA, $p = 0.292$) y la pendiente no fue significativamente diferente de uno (ANCOVA, $p = 0.512$) con un valor de 0.99 (Fig. 2, línea azul). Como resultado, el estimador de densidad de Kernel fue seleccionado para ser aplicado en el procedimiento de modelado de transferencia temporal, ya que la riqueza de especies fue bastante similar a la obtenida en las curvas de acumulación.

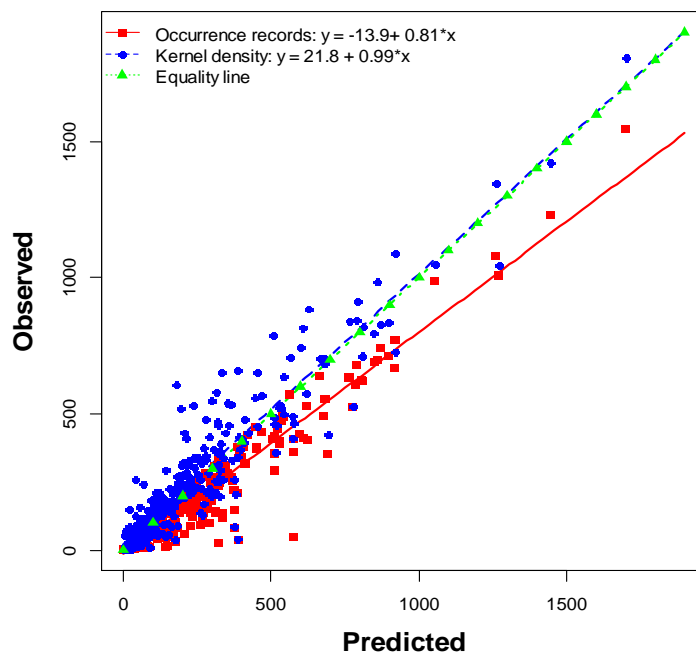


Figura 2. Relación entre la riqueza de especies en las cuencas hidrográficas de nivel 2 pronosticadas por las curvas de acumulación, utilizando el paquete KnowBR, obtenidas con los registros de ocurrencia (rojo) y la línea de color azul, obtenidas luego de aplicar el modelo propuesto con una densidad del Kernel (valor de suavizado de 2) y la línea verde muestra el ajuste 1:1.

La disminución en la riqueza de especies fue muy similar en los escenarios RCP 4.5 y RCP 6.0. Los modelos predicen la desaparición completa de las áreas de distribución de la mitad de las especies de peces de agua dulce (de 45.3% y 46.7% independientemente del año o del escenario climático). Como ejemplo de la disminución prevista, la Figura 3 muestra el cambio en la riqueza de especies en el año 2070 con el escenario RCP 4.5. Esta disminución fue más pronunciada en las cuencas hidrográficas de los ríos tropicales y particularmente alta en Vietnam y en el sureste de China (Fig. 3).

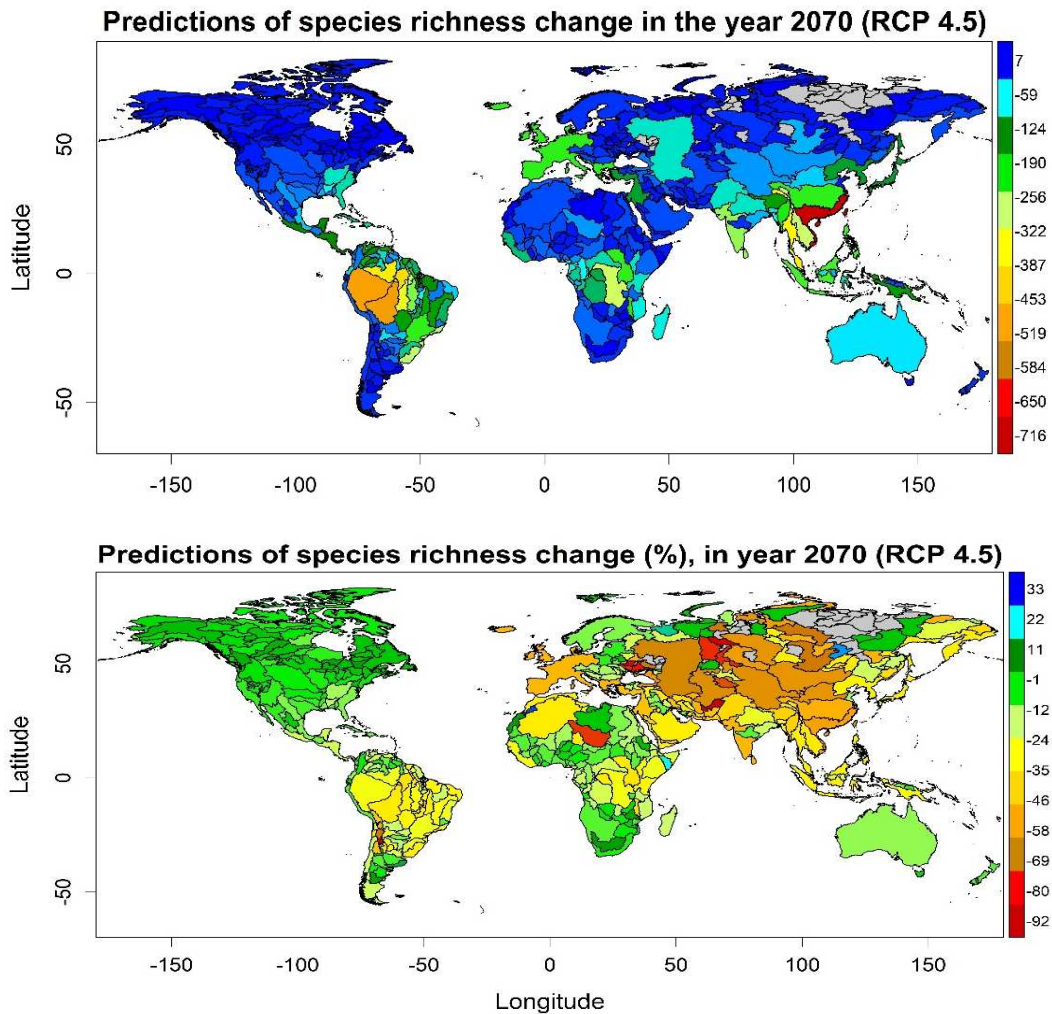


Figura 3. Predicciones de los cambios en la riqueza de especies en las cuencas hidrográficas (en número en el panel superior y en porcentajes en el panel inferior) para el año 2070 en el escenario RCP 4.5, en comparación con la riqueza actual de especies. Las cuencas hidrográficas con fondo gris no tenían registros, por lo que no fue posible estimar especies y/o modelos de distribución. Los valores negativos altos representan cuencas con una alta tasa de extinciones de especies.

La Figura 4 muestra las variables explicativas significativas obtenidas de regresiones múltiples por pasos, considerando el cambio previsto en la riqueza de especies en el año 2070 (escenario RCP 4.5). Todas estas variables respuestas consideradas juntas pueden explicar el 54% de la varianza en la riqueza de especies derivada de los cambios de la densidad de Kernel, sin mostrar una fuerte autocorrelación espacial (Durbin-Watson 1.87, $p = 0,047$). La variable con una mayor contribución fue BIO12 (precipitación anual), por lo que la disminución de la riqueza de especies es mayor en aquellas cuencas que actualmente tienen altos valores de precipitación anual. La segunda variable en importancia fue la máxima isoterma en las cuencas hidrográficas. La isothermalidad es una medida del rango de temperatura anual que se experimenta a diario, de modo que la disminución fue mayor donde la estacionalidad de la temperatura actual de las cuencas es alta (Fig. 4).

RCP45 year 2070

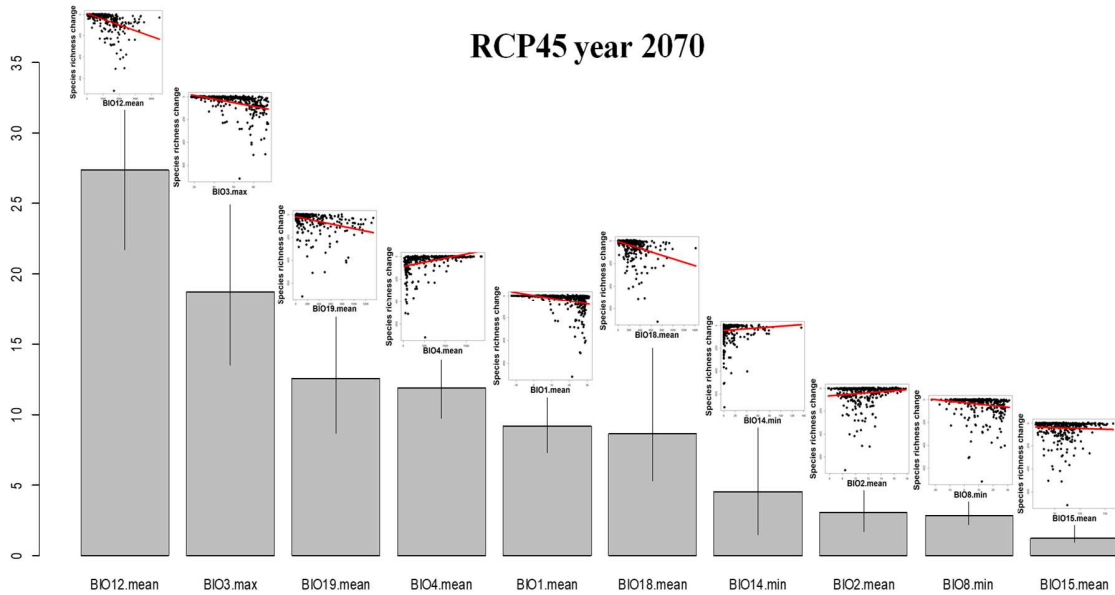


Figura 4. Contribución relativa, con el método LMG, de los predictores climáticos significativos obtenidos de una regresión múltiple por pasos, en la que la variable dependiente es el cambio predicho en la riqueza de especies desde el año 2000 hasta el año 2070 (escenario RCP 4.5). Las variables explicativas fueron los valores mínimo, máximo y promedio de las variables de WorldClim mencionadas en el apartado de la metodología, los cuales fueron promediados para cada cuenca de nivel 2. Las gráficas sobre las barras muestran las relaciones entre la variable dependiente con cada una de las variables independientes estadísticamente significativas.

Los valores de los diferentes componentes de la diversidad (riqueza, rareza, heterogeneidad, uniformidad, diversidad funcional y diversidad taxonómica) fueron muy similares entre los dos escenarios (Fig. 5). La proporción de riqueza de especies en los años 2050 y 2070, en comparación con la riqueza del año 2000 fue de 0.8 y 0.78, respectivamente (Fig. 5). Esto significa que, en promedio, todas las cuencas hidrográficas, pierden alrededor del 20% de las especies. La rareza también fue menor en el 2050 (valores promedios de 0.975 para RCP 4.5 y 0.973 para RCP 6.0) y en el 2070 (valores promedios de 0.973 para RCP 4.5 y RCP 6.0) en comparación con el año 2000 (Fig. 5), lo que significa que la disminución prevista de la riqueza de especies se debe en parte a la extinción de especies endémicas o de distribución limitada. La heterogeneidad también fue menor en ambos años y en ambos escenarios, mostrando valores intermedios entre la riqueza y la uniformidad (Fig. 5). Eso puede explicarse porque la heterogeneidad es un índice que combina la riqueza y la abundancia proporcional de la especie (Marrugan, 2004). Sin embargo, la uniformidad aumentó en los años 2050 y 2070, en comparación con el año 2000. Finalmente, la disminución prevista de la riqueza de especies también condujo a una reducción de la diversidad taxonómica y funcional en las cuencas hidrográficas (Fig. 5).

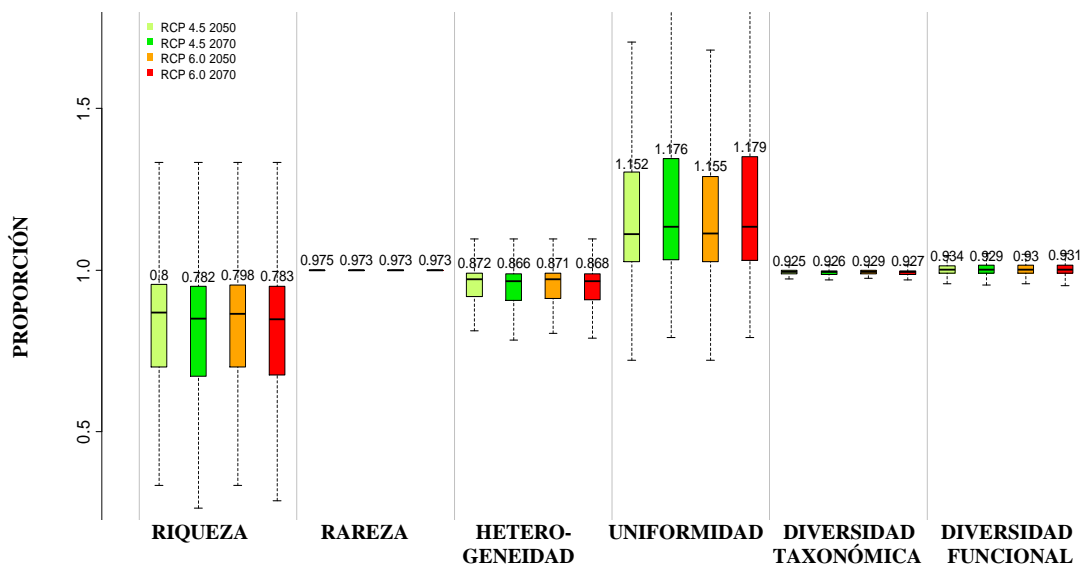


Figura 5. Diagramas de cajas de la proporción de cambio en riqueza, rareza, heterogeneidad (Shannon-Wiener), uniformidad (Simpson), diversidad taxonómica (diferencia taxonómica) y funcional (distinción) en cada cuenca según las predicciones para el año 2050 (escenario RCP 4.5) y el año 2070 (escenario RCP 6.0). Un valor inferior a 1 significa que el índice de diversidad es menor en los escenarios futuros que en el año 2000, y viceversa. Los valores atípicos no se muestran en los diagramas de cajas. Los números indican los valores de la mediana para todas las cuencas hidrográficas.

La Figura 6 muestra mayores cambios en la EOO estimada por los modelos de distribución de especies para los años 2050 y 2070, en ambos escenarios. Además de lo mencionado anteriormente de la pérdida de especies con pequeños rangos geográficos, los modelos predicen una disminución general en los rangos de distribución de las especies. Cuando se compara la mediana de la EOO en ambos escenarios con la mediana de la EOO del año 2000, queda claro que la mayor parte de las especies pierden el área de distribución adecuada durante los años 2050 y 2070 (Fig. 6). Por otro lado, cuando la mediana de la EOO para ambos escenarios se compara con la mediana de la EOO de las especies en el año 2000, pero considerando solo las especies que permanecieron en el escenario RCP 4.5-2070, también hay una clara disminución en el rango geográfico de las especies que, a priori, podrían no ser extintas (fig. 6).

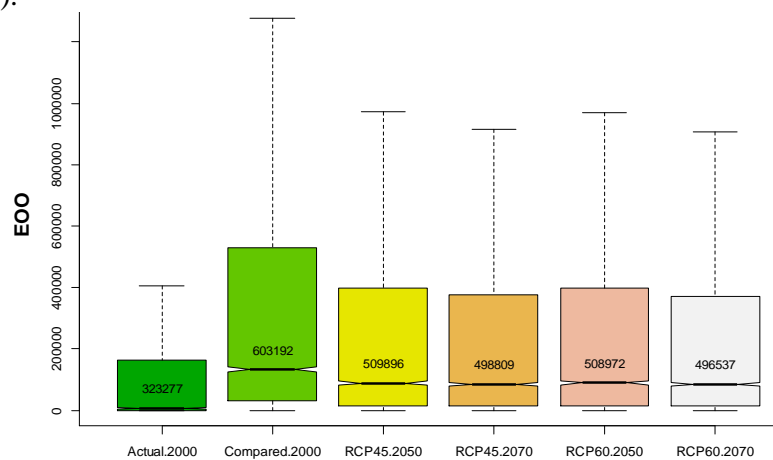


Figura 6. Diagramas de cajas de la extensión de ocurrencia (EOO, en km²) de las especies para cada escenario y año. La categoría "Compared.2000" es la EOO media de la especie en el año 2000, pero solo consideraron

aquellas especies que permanecen en la predicción en el escenario RCP 4.5-2070. Los valores atípicos no se muestran en el diagrama de caja. Los números indican los valores promedios para todas las especies presentes en cada escenario. Los gráficos de caja con muesca muestran valores de la mediana (línea horizontal), valores de rango intercuartil entre los cuartiles superior e inferior (parte superior e inferior de la caja), distribución del 99% de los datos (líneas discontinuas superior e inferior) y muescas longitudinales que representan intervalos de confianza clásicos de 95%, de modo que, cuando las muescas no se superponen, se puede ver que las medianas son diferentes significativamente (Krzywinski y Altman, 2014).

La reducción en el área de distribución adecuada para las especies fue más evidente en las áreas cercanas al ecuador de América del Sur y África, mientras que en latitudes medias (aproximadamente entre 30° y 50° tanto al norte como en el sur) la EOO media de las especies que permanecieron en las cuencas fue más alta (Fig. 7).

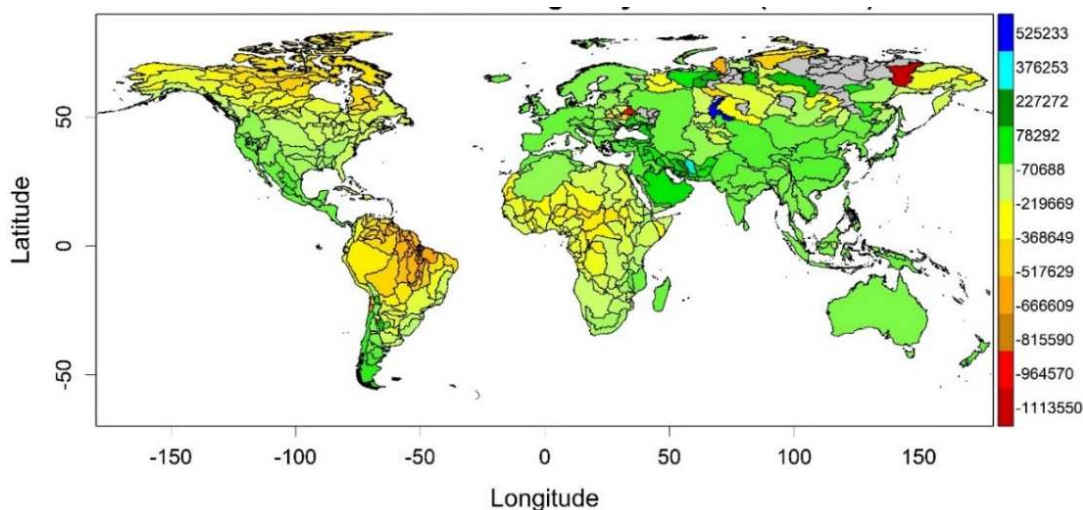


Figura 7. Predicción del cambio en la extensión de la ocurrencia (EOO, valor promedio de todas las especies presentes en las cuencas en km²) en las cuencas para el año 2070 con el escenario RCP 4.5, en comparación con el EOO actual de la especie. Las cuencas con fondo gris no tenían registros.

Finalmente, la Figura 8 muestra que la longitud corporal promedio de las especies que permanecieron en ambos años y en ambos escenarios fue significativamente más alta que el valor promedio de las especies actuales, lo que sugiere que la tasa de extinción afectaría principalmente a especies que presentan tamaño pequeño.

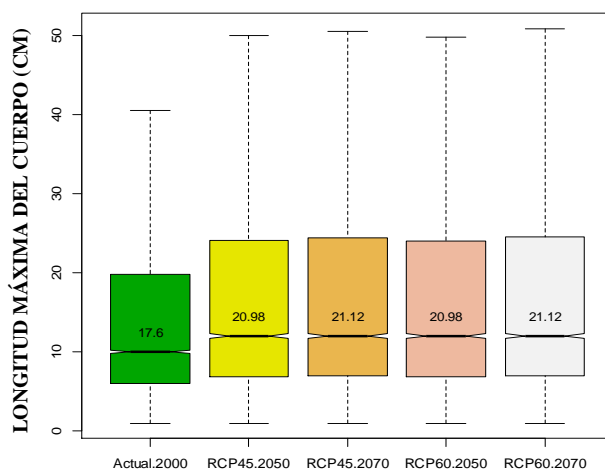


Figura 8. Diagramas de cajas de la longitud máxima del cuerpo (en cm) de las especies para cada escenario y año. Los valores atípicos no se muestran en el diagrama de caja. Los números indican los valores promedios de todas las especies presentes en cada escenario.

Discusión

La comparación entre los valores de riqueza de las especies derivadas de las curvas de acumulación y las generadas por las reunidas individuales de los MDE permitieron seleccionar la extensión geográfica más adecuada o el área accesible (Acevedo y col. 2017), de la cual se derivaron las predicciones sobre la distribución de cada una de las especies. Suponiendo que la congruencia en las estimaciones de la riqueza de especies proporcionadas por estos dos métodos independientes es una indicación de la precisión de los modelos realizados, las representaciones geográficas futuras obtenidas de cada especie se usaron posteriormente para estimar la probable disminución y variación en el área de distribución de peces de agua dulce.

Las predicciones estimadas en este capítulo son similares a las sugeridas por Xenopoulos y col. (2005) para las especies de agua dulce. Sin embargo, Tedesco y col. (2013) contrastaron en gran medida con las predicciones a menudo alarmantes con respecto a las extinciones provocadas por el cambio climático para los peces de agua dulce (Xenopoulos y col. 2005) y, además, Tedesco y col. (2013) sugiere que las acciones de conservación deberían estar dirigidas a las amenazas antropogénicas actuales que se han estimulado y continúan impulsando la pérdida de biodiversidad. En particular, la alta pérdida de riqueza de especies predicha en este trabajo puede explicarse por el requisito de no extrapolar las áreas adecuadas más allá de las cuencas accesibles con ocurrencias actuales observadas. Esta restricción está respaldada por la incapacidad general de las especies de peces de agua dulce para rastrear las condiciones climáticas adecuadas (Bush y Hoskins 2017, Comte y Grenouillet, 2015) fuera de las redes de arroyos ocupadas. Sin embargo, la estimada pérdida predicha de la riqueza de especies también puede atribuirse a la inclusión de áreas tropicales poco estudiadas, que soportan niveles elevados de endemismo. Es menos probable que tales especies endémicas se adapten al cambio climático (Thieme y col. 2010).

La capacidad de anticipar los efectos del cambio climático en la distribución de especies a menudo se ve obstaculizada por un conocimiento insuficiente sobre los efectos de las variaciones microclimáticas, la plasticidad fenotípica, la microevolución y las nuevas interacciones biológicas, que alivian o limitan los efectos a largo plazo de los cambios climáticos previstos (Hoffmann y Sgro 2011, Maclean y col. 2015, Merlin y col. 2018) y esto significaría que la pérdida de la diversidad no sería menor de los que muestran los modelos.

Los resultados también respaldan hallazgos recientes, que indican que las especies de peces de agua dulce de latitudes más bajas y los hábitats de aguas con temperaturas cálidas en los trópicos están en mayor riesgo en situaciones de cambio climático (Payne y Smith 2017, Comte y Olden 2017, Jarić y col. 2018). Además, los resultados obtenidos sugieren que la tasa de extinción sería mayor en aquellas especies con un tamaño corporal y/o un tamaño de rango geográfico más pequeño, de acuerdo con las observaciones anteriores (Ficke y col. 2007, Chessman 2013, Jarić y col. 2018).

Los hallazgos también apoyan la teoría de la especie-energía (Hawkins y col. 2003), que predice que en las regiones de clima templado frío que experimentan el calentamiento y las regiones muy secas que experimentan una mayor disponibilidad de humedad se espera que exhiban un aumento en la riqueza. Los modelos predicen una mayor disminución de la riqueza de especies en aquellas cuencas con mayor precipitación y que se encuentran ubicadas en regiones cálidas (Figs. 3 y 4). La gran importancia de las variables relacionadas con la precipitación para explicar las variaciones en la riqueza temporal de las especies, difiere un poco de los resultados proporcionados por otros estudios en zonas templadas (Buisson y col. 2008, Graham y Harrod 2009, McCullough y col. 2009), lo que ha implicado fuertemente al aumento de la temperatura como el principal impulsor que generará cambios futuros en los ensamblajes de peces de agua dulce. Sin embargo, estos resultados están de acuerdo con los estudios realizados en áreas más cálidas (Morrongiello y col. 2011). Es probable que esta clave diferencia sea el reflejo del enfoque principal de muchos de los estudios realizados en ambientes de agua dulce en el hemisferio norte o en latitudes altas, mientras que el presente trabajo se realizó a escala global.

Además del efecto del cambio climático sobre la riqueza y el tamaño del rango geográfico de las especies, los cambios inducidos por el clima en la diversidad taxonómica observados en este estudio, que rara vez se han abordado para peces de agua dulce (Buisson y Grenouillet 2009), pueden provocar cambios en las interacciones bióticas (competencia, depredación, etc.) y cambios en la composición (Comte y col. 2013). En cualquier caso, estos cambios potenciales en las interacciones bióticas, que pueden afectar la distribución de la especie, no invalidan el uso de estimaciones de modelos puramente climáticos para la cuantificación de los probables impactos del cambio climático en las distribuciones de las especies (Araújo y Luoto 2007), tal como se ha mostrado a lo largo de este capítulo.

Finalmente, hay un problema importante que no se consideró en este trabajo: el efecto del cambio de los regímenes fluviales en la diversidad de peces de agua dulce (Döll y Zhang 2010, Döll y Bunn 2014). Las variables climáticas relacionadas con la precipitación (BIO12, BIO15, BIO18 y BIO19) podrían considerarse como indicadores de las mediciones del nivel del río (Heino y col. 2009). Sin embargo, los cambios en la estacionalidad, los niveles alto/bajo pueden no estar completamente explicados por las variables climáticas utilizadas en este estudio. Un tercio del total de especies de peces y una quinta parte de las especies de peces endémicas en África habitan en regiones ecológicas que pueden experimentar un cambio en la descarga o escorrentía superior al 40% para la década de 2050 (Thieme y col. 2010). Además, también puede experimentar sinergias entre los factores climáticos y no climáticos de perturbación antropogénicos, como la deforestación, la sobreexplotación, la degradación y modificación del hábitat, la contaminación del agua, la modificación del caudal y la generación de energía hidroeléctrica (Döll y Zhang 2010).

Conclusión

Si las predicciones de cambio climático de la base de datos WorldClim 1.4 y los MDE utilizados en este estudio son relativamente confiables, casi la mitad de las especies de peces de agua dulce actuales se perderán en las próximas décadas, con una pronunciada disminución en las áreas tropicales y mayores tasas de extinción en aquellas especies con un tamaño de cuerpo y un tamaño de rango geográfico más pequeño.

Recomendaciones

A continuación, se plantan recomendaciones por distintas escalas:

Escala local:

Fortalecer la educación en las escuelas y universidades, para generar conciencia en jóvenes sobre su papel en la preservación y formar profesionales capaces de sumarse a la ciencia y a la tecnología para la producción de nuevas estrategias que permitan la conservación y manejo de las especies.

Realizar conservación in situ es una de las cinco acciones que promueve la WWF en Colombia, la cual consiste en preservar los ecosistemas y paisajes en su estado natural para permitir la presencia de “especies sombrillas” consideradas como garantes de una buena salud del entorno, un ejemplo de estas especies es el bagre rayado.

Escala regional:

Invertir recursos para la investigación científica en cada país, lo cual permitiría conocer el número real de especies de peces que tiene cada cuenca.

Crear políticas institucionales en dos sentidos: 1) en *pro* de proteger áreas específicas o diseñar programas que elaboren acuerdos de pesca, en los que permitan una restauración de forma natural de las poblaciones, evitando así la sobreexplotación del recurso a tal punto que se tengan sistemas naturales sostenibles y 2) impedir la introducción de especies en los ecosistemas, lo cual es un inconveniente por las nuevas interacciones bióticas que se presentarían aumentando la tasa de pérdida de especies en las cuencas.

Escala Mundial:

Consolidar bases de datos de variables no climáticas que se incluyan en la modelación de distribución de las especies para de esta forma tener un panorama más completo sobre lo que ocurrirá en el futuro.

Reevaluar la meta de las emisiones netas de carbono cero para el 2050, la cual fue una propuesta de los países que integran el G7 (grupo de países del mundo cuyo peso político, económico y militar) en la cumbre del 2021, debido a que para el año 2050, ya se habrá perdido gran parte de las especies de peces que se existen en la actualidad.

Bibliografía

- Araújo M. B. y Luoto M. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*.16: 743–753.
- Araújo M. B., Pearson R. G., Thuiller W. y Erhard M. 2005. Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Chang Biology*. 11: 1504-1513.
- Acevedo P., Jiménez-Valverde A., Lobo J. M. y Real R. 2017. Predictor weighting and geographical background delimitation: two synergetic sources of uncertainty when assessing species sensitivity to climate change. *Climatic Change*. 145: 401 131-143.

- Booth D. J., Bond N. y Macreadie P. 2011. Detecting range shifts among Australian fishes in response to climate change. *Marine and Freshwater Research*. 62: 1027-1042.
- Buisson L. y Grenouillet G. 2009. Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient. *Diversity and Distributions*. 15: 613-626.
- Buisson L., Grenouillet G., Villéger S., Canal J. y Laffaille P. 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology*. 19: 387-400.
- Buisson L., Thuiller W., Lek S., Lim P. y Grenouillet G. 2008. Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Global Change Biology*. 14: 2232-2248.
- Bush A. y Hoskins A. J. 2017. Does dispersal capacity matter for freshwater biodiversity under climate change? *Freshwater Biology*. 62: 382-396.
- Chessman B. C. 2013. Identifying species at risk from climate change: traits predict the drought vulnerability of freshwater fishes. *Biological Conservation*. 160: 40-49.
- Clench H. 1979. How to make regional lists of butterflies: some thoughts. *Journal of the Lepidopterists' Society*. 33: 216-231.
- Collen B., Whitton F., Dyer E. E., Baillie J. E., Cumberlidge N., Darwall W. R., Pollock C., Richman N. I., Soulsby A. y Böhm M. 2013. Global freshwater species congruence. *Global Ecology and Biogeography*. 23: 40-51.
- Comte L., Buisson L. T., Daufresnes M. y Grenouillet G. 2013. Climate-induced changes in the distribution of freshwater fish: observed and predicted trends. *Freshwater Biology*. 58: 625-639.
- Comte L. y Grenouillet G. 2013. Do stream fish track climate change? Assessing distribution shifts in recent decades. *Ecography*. 36: 1236-1246.
- Comte L. y Grenouillet G. 2015. Distribution shifts of freshwater fish under a variable climate: comparing climatic, bioclimatic and biotic velocities. *Diversity Distrib.* 21: 1014-1026.
- Comte L. y Olden J. D. 2017. Evolutionary and environmental determinants of freshwater fish thermal tolerance and plasticity. *Global Change Biology*. 23: 728-736.
- Conti L., Comte L., Huguény B. y Grenouillet G. 2015. Drivers of freshwater fish colonisations and extirpations under climate change. *Ecography*. 38: 510-519
- Drakou E. G., Bobori D. C., Kallimanis A. S., Mazaris A. D., Sgardelis S. P., Pantis J. D. 2009. Freshwater fish community structured more by dispersal limitation than by environmental heterogeneity. *Ecology of Freshwater Fish*. 18:369-379.
- Döll P. y Bunn S. E. 2014. Cross-chapter box on the impact of climate change on freshwater ecosystems due to altered river flow regimes. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Field C. B., Barros V. R., Dokken D. J., Mach K. J., Mastrandrea M. D., Bilir T. E., Chatterjee M., Ebi K. L., Estrada Y. O., Genova R. C., Girma B., Kissel E. S., Levy A. N., MacCracken S., Mastrandrea P. R. y White L. L. (eds.)]. Cambridge University Press. Cambridge. United Kingdom and New York. USA. pp. 143-146.
- Döll P. y Zhang J. 2010. Impact of climate change on freshwater ecosystems: a global-scale analysis of ecologically relevant river flow alterations. *Hydrology and Earth System Sciences*. 14: 783-799.
- Durbin J. y Watson G. S. 1951. Testing for serial correlation in least squares regression. *Biometrika*. 38: 159-171.
- Edwards B. A., Southee F. M. y McDermid J. L. 2016. Using climate and a minimum set of local characteristics to predict the future distributions of freshwater fish in Ontario, Canada, at the lake-scale. *Global Ecology and Conservation*. 8: 71-84.
- Eschmeyer W. N., Fricke R. y Van Der Laan R. (eds). 2018. *Catalog of Fishes: géneros, especies*. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Consultado 10/2018
- Eskildsen A., le Roux P. C., Heikkinen R. K., Høye T. T., Kissling W. D., Pöyry J., Wisz M. S. y Luoto M. 2013. Testing species distribution models across space and time: high latitude butterflies and recent warming. *Global Ecology and Biogeography*. 22: 1293-1303.

- Fan J. Y., Zhao N. X., Li M., Gao W. F., Wand M. L. y Zhu G. P. 2018. What are the best predictors for invasive potential of weeds? Transferability evaluations of model predictions based on diverse environmental data sets for *Flaveria bidentis*. *Weed Research*. 58: 141–149.
- Ficke A. D., Myrick C. A. y Hansen L. J. 2007. Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 17: 581-613.
- Filipe A. F., Markovic D., Pletterbauer F., Tisseuil C., Wever A., Schmutz S., Bonada N. y Freyhof J. 2013. Forecasting fish distribution along stream networks: brown trout (*Salmo trutta*) in Europe. *Diversity Distrib.* 19: 1059-1071.
- Froese R. y Pauly D. (eds). 2016. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (10/2018).
- Gallo B., Jackson M. C. y O’Gorman E. 2017. Adaptation of freshwater species to climate change. *Grantham Institute Briefing Note*. 8: 1-6.
- García-Roselló E., Guisande C., González-Dacosta J., Heine J., Pelayo-Villamil P., Manjarrés-Hernández A., Vaamonde A. y Granado-Lorencio C. 2013. ModestR: a software tool for managing and analyzing species distribution map databases. *Ecography* 36: 102-1207.
- García-Roselló E., Guisande C., Heine J., Pelayo-Villamil P., Manjarrés-Hernández A., González-Vilas L., González-Dacosta J., Vaamonde A. y Granado-Lorencio C. 2014. Using ModestR to download, import and clean species distribution records. *Methods in Ecology and Evolution*. 5: 703-713.
- García-Roselló E., Guisande C., Manjarrés-Hernández A., González-Dacosta J., Heine J., Pelayo-Villamil P., Vari R. P., Vaamonde A., Granado-Lorencio C. y Lobo J. M. 2015. Can we derive macroecological patterns from primary GBIF data? *Global Ecology and Biogeography*. 24: 335-347.
- García-Roselló E., Guisande C., González-Vilas L., González-Dacosta J., Heine J., Pérez-Costas E., Lobo J. M. 2019. A simple method to estimate the probable distribution of species. *Ecography*, doi: 10.1111/ecog.04563
- González-Vilas L., Guisande C., Vari R. P., Pelayo-Villamil P., Manjarrés-Hernández A., García-Roselló E., González-Dacosta J., Heine J., Pérez-Costas E., Granado-Lorencio C., Palau-Ibars A. y Lobo J. M. 2016. Geospatial data of freshwater habitats for macroecological studies: an example with freshwater fishes. *International Journal of Geographical Information Science*. 30: 126–141.
- Gozlan R. E., Britton J. R., Cowx I. G. y Copp G. H. 2010. Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology*. 76: 751–786.
- Graham C. T. y Harrod C. 2009. Implications of climate change for the fishes of the British Isles. *Journal of Fish Biology*. 74: 1143–1205.
- Griffiths. D. 2015. Connectivity and vagility determine spatial richness gradients and diversification of freshwater fish in North America and Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*. 116: 773–786.
- Grömping U. 2006. Relative Importance for Linear Regression in R: The Package relaimpo. *Journal of Statistical Software*. 17: 1-27.
- Grömping U. 2018. Relative Importance of Regressors in Linear Models. R package version. 2.2-3. <https://cran.r-project.org/web/packages/relaimpo>. Consultado 09/2018.
- Guisande C. y Lobo J. M. 2018. Discriminating well surveyed spatial units from exhaustive biodiversity databases. R package version. 1.3. <https://cran.r-project.org/web/packages/KnowBR>. Consultado 07/2018.
- Guisande C. 2018a. Ecological Indicators. R package version. 1.4. <https://cran.r-project.org/web/packages/EcoIndR>. Consultado 11/2018.
- Guisande C. 2018b. Estimation of the relative importance of factors affecting species distribution based on stability concept. R package version 1.6. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=SPEDInstabR> Consultado 02/2018.
- Guisande C., Barreiro A. y Vaamonde A. 2011. Tratamiento de datos con R, Statística y SPSS. Ediciones Díaz de Santos. Madrid.

- Guisande C., García-Roselló E., Heine J., González-Dacosta J., González-Vilas L., García Pérez B. J. y Lobo J. M. 2017a. SPEDInstabR: an algorithm based on a fluctuation index for selecting predictors in species distribution modeling. *Ecological Informatics*. 37: 18–23.
- Guisande C., Heine J., García-Roselló E., González-Dacosta J., González-Vilas L. y García Pérez B. J. 2017b. DER: An algorithm for comparing species diversity between assemblages. *Ecological Indicators*. 81: 41–46.
- Guisande C., Heine J., González-DaCosta J. y García-Roselló E. 2014. RWizard Software. University of Vigo. Vigo. Spain
- Guisande C., Manjarrés-Hernández A., Pelayo-Villamil P., Granado-Lorencio C., Riveiro I., Acuña A., Prieto-Piraquive E., Janeiro E., Matías J. M., Patti C., Patti B., Mazzola S., Jiménez S., Duque V. y Salmerón F. 2010. Ipez: An expert system for the taxonomic identification of fishes based on machine learning techniques. *Fisheries Research*. 102: 240-247.
- Harrod C. 2015. Climate change and freshwater fisheries. En Craig J. F. (Ed.). *Freshwater fisheries ecology* Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd. (pp. 641–694).
- Hauer F. R., Baron J. S., Campbell D. H., [y col.]. 1997. Assessment of climate change and freshwater ecosystems of the Rocky Mountains, USA and Canada. *Hydrological Processes*. 11: 903–924
- Hawkins B. A., Howard R. F., Cornell V., Currie D. J., Guégan J. F., Kaufman D. M., Kerr J. T., Mittelbach G. G., Oberdorff T., O'Brien E. M., Porter E. E. y Turner J. R. G. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*. 84: 3105–3117.
- Heino J., Virkalla R. y Toivonen H. 2009. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews*. 84: 39-54.
- Hijmans R. J., Cameron S. E., Parra J. L., Jones P. G. y Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25: 1965-1978.
- Hoffmann A. A y Sgro C. M. 2011. Climate change and evolutionary adaptation *Nature*. 470: 479-485.
- Hortal J. y Lobo J. M. 2005. An ED-based protocol for the optimal sampling of biodiversity. *Biodiversity and Conservation*. 14: 2913–2947.
- Hothorn T., Zeileis A., Farebrother R. W., Cummins C., Millo y Mitchell D. 2018. Testing Linear Regression Models. R package version 0.9-36. R package version. 1.4. <https://cran.r-project.org/web/packages/lmtest> (09/2018).
- Jarić I., Lennox R. J., Kalinkat G., Cvijanović G. y Radinger J. 2018. Susceptibility of European freshwater fish to climate change: species profiling based on life-history and environmental characteristics. *Global Change Biology*. doi: 10.1111/gcb.14518.
- Kharouba H. M., Algar A. C. y Kerr J. T. 2009. Historically calibrated predictions of butterfly species' range shift using global change as a pseudo-experiment. *Ecology*. 90: 2213-2222.
- Ko C. Y., Ko C. J., Lin R. S. y Lee P. F. 2013. Influences of temporal independence of data on modelling species distributions. *Basic and Applied Ecology*. 14: 309-319.
- Kwon Y. S., Bae M. J., Hwang S. J. y Kim S. H. y Park Y. S. 2015. Predicting potential impacts of climate change on freshwater fish in Korea. *Ecological Informatics*. 29. 10.1016/j.ecoinf.2014.10.002.
- Krzywinski M. y Altman N. 2014. Visualizing samples with box plots. *Nature Methods*. 11: 119-120.
- Lobo J. M. 2016. The use of occurrence data to predict the effects of climate change on insects. *Current Opinion in Insect Science*. 17: 62–68.
- Lobo J. M., Hortal J., Yela J. L., Millán A., Sánchez-Fernández D., García-Roselló E., González-Dacosta J., Heine J., González-Vilas L. y Guisande C. 2018. KnowBR: An application to map the geographical variation of survey effort and identify well-surveyed areas from biodiversity databases. *Ecological Indicators*. 91: 241-248.
- Maclean I. M. D., Hopkins J. J., Bennie J., Lawson C. R. y Wilson R. J. 2015. Microclimates buffer the responses of plant communities to climate change. *Global Ecology and Biogeography*. 24: 1340-1350.

McCullough D. A., Bartholow J. M., Jager H. I., Beschta R. L., Cheslak E. F., Deas M. L., Ebersole J. L., Foott J. S., Johnson S. L., Marine K. R., Mesa M. G., Petersen J. H., Souchon Y., Tiffan K. F. y Wurtsbaugh W. A. 2009. Research in thermal biology: burning questions for coldwater stream fishes. *Reviews in Fisheries Science*. 17: 90–115.

Maguire K. C., Nieto-Lugilde D., Blois J. L., Fitzpatrick M. C., Williams J. W., Ferrier S. y Lorenz D. J. 2016. Controlled comparison of species- and community-level models across novel climates and communities. *Proc R Soc B*. 283: 20152817.

Magurran A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell. Oxford.

Manjarrés-Hernández A., Guisande C., García-Roselló E., Pelayo-Villamil P., Jacinto Gomzález-DaCosta J., Heine J., González Vilas L., Granado-Lorencio C., Duque S. R. y Lobo J. M. 2018. A procedure to assess the spatial variability in the importance of abiotic factors affecting distributions: the case of world freshwater fishes. *Current Zoology*. 64 (5): 549–557

Markovic D, Freyhof J, Wolter C. 2012. Where are all the fish: potential of biogeographical maps to project current and future distribution patterns of freshwater species? *PLoS One*. 7, e40530. doi: 10.1371/journal.pone.0040530.

Markovic D., Carrizo S. F., Kärcher O., Walz A. y David J. N. 2017. Vulnerability of European freshwater catchments to climate change. *Glob Change Biol*. 23: 3567-3580.

Merlin M., Duputie A. y Chuine I. 2018. Limited validation of forecasted northward range shift in ten European tree species from a common garden experiment. *Forest Ecology and Management*. 410: 144-156.

Morrongiello J. R., Beatty S. J., Bennett J. C., Crook D. A., Ikedife D. N. E. N., Kennard M. J., Kerezszy A., Lintermans M., McNeil B. D. G., Pusey B. J. y Rayner T. 2011. Climate change and its implications for Australia's freshwater fish. *Marine and Freshwater Research*. 2011. 62: 1082-1098.

Olden J. D., Kennard M. J., Lawler J. J. y Poff N. L. 2011. Challenges and opportunities in implementing managed relocation for conservation of freshwater species. *Conservation Biology*. 25: 40–47.

Payne N. L. y Smith J. A. 2017. An alternative explanation for global trends in thermal tolerance. *Ecology Letters*. 20: 70-77.

Pearson R. G. y Dawson T. P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361–371

Pelayo-Villamil P., Guisande C., Manjarrés-Hernández A., Jiménez L. F., Granado-Lorencio C., García-Roselló E., González-Dacosta J., Heine J., González-Vilas L. y Lobo J. M. 2018. Completeness of national freshwater fish species inventories around the world. *Biodiversity and Conservation*. doi: <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1630-y>.

Pelayo-Villamil P., Guisande C., González-Vilas L., Carvajal-Quintero J. D., Jiménez-Segura L. F., García-Roselló E., Heine J., González-Dacosta J., Manjarrés-Hernández A., Vaamonde A. y Granado-Lorencio A. 2012. ModestR: Una herramienta informática para el estudio de los ecosistemas acuáticos de Colombia. *Actualidades Biológicas*. 34: 225–239.

Pelayo-Villamil P., Guisande C., Vari R. P., Manjarrés-Hernández A., García-Roselló E., González-Dacosta J., Heine J., González-Vilas L., Patti B., Quinci E. M., Jiménez L. F., Granado-Lorencio C., Tedesco P. A. y Lobo J. M. 2015. Global diversity patterns of freshwater fishes-Potential victims of their own success. *Diversity and Distributions*. 21: 345–356.

Pfafstetter O. 1989. Classification of hydrographic basins: coding methodology. In: Unpublished manuscript, Departamento Nacional de Obras de Saneamiento. Sioux Falls, SD: US Geological Survey, EROS Data Center. Available from: J. P. Verdin.

R Development Core Team. 2018. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Radinger J., Essl F., Hölker F., Horký P., Slavík O. y Wolter C. 2017. The future distribution of river fish: The complex interplay of climate and land use changes, species dispersal and movement barriers. *Glob Change Biol*. 23:4970–4986.

- Rapacciuolo G., Roy D. B., Gillings S., Fox R., Walker K. y Purvis A. 2012. Climatic associations of British species distributions show good transferability in time but low predictive accuracy for range change. *PLoS ONE*. 7: e40212.
- Ricklefs R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*. 7: 1-15.
- Rubidge E. M., Monahan W. B., Parra J. L., Cameron S. E. y Brashares J. S. 2011. The role of climate, habitat, and species co-occurrence as drivers of change in small mammal distributions over the past century. *Global Change Biology*. 17: 696-708.
- Ruiz-Navarro A., Gillingham P. K. y Britton J. R. 2016. Predicting shifts in the climate space of freshwater fishes in Great Britain due to climate change. *Biological Conservation*. 203: 33-42.
- Shurin J.B., Cottenie K. y Hillebrand H. 2009. Spatial autocorrelation and dispersal limitation in freshwater organisms. *Oecologia*. 159: 151-159.
- Soberón J. y Llorente B. J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*. 7: 480-488.
- Tedesco P. A., Oberdorff T., Cornu J. F., Beauchard O., Brosse S., Dürr H. H., Grenouillet G., Leprieur F., Tisseuil C., Zaiss R. y Hugueny B. 2013. A scenario for impacts of water availability loss due to climate change on riverine fish extinction rates. *Journal of Applied Ecology*. 50: 1105-1115.
- Thieme M. L., Lehner B., Abell R. y Matthews J. 2010. Exposure of Africa's freshwater biodiversity to a changing climate. *Conservation Letters*. 3: 324-331.
- Verdin K. L. y Greenlee S. K. 1998. HYDRO1k Documentation. US Geological Survey [online]. http://webgis.wr.usgs.gov/globalgis/metadatas_qr/metadatas/hydro1k.htm [accessed 18 February 2016]
- Warren R., Price J., Graham E., Forstnerhausler N. y VanDerWal J. 2018. The projected effect on insects, vertebrates, and plants of limiting global warming to 1.5°C rather than 2°C. *Science*. 360: 791-795.
- Watling J. I., Bucklin D. N., Speroterra C., Brandt, Mazzotti F. J. y Romañach S. S. 2013. Validating predictions from climate envelope models. *PLoS ONE*. 8: e63600.
- Xenopoulos M. A., Lodge D. M., Alcamo J., Märker M., Schulze K. y Van Vuuren D. P. 2005. Scenarios of freshwater fish extinctions from climate change and water withdrawal. *Global Change Biology*. 11: 1557-1564.

CAPÍTULO III

RIQUEZA DE ESPECIES DE PECES EN LA CUENCA DEL AMAZONAS

Resumen

Considerar que la cuenca del Amazonas alberga más riqueza de la que se ha registrado es un tema de interés no solo para la región Neotropical sino para mundo. El tercer capítulo tiene por objetivo estimar la riqueza de especies de peces que se espera exista para la cuenca del Amazonas discriminado a nivel de subcuencas. Comparar la riqueza registrada y la riqueza esperada obtenida a partir del paquete del KnowBr del programa RWizard es parte del análisis que se utilizó en el presente capítulo, en el cual se presenta una nueva herramienta titulada fusión de raster implementada en el software ModestR, en la que se produce un modelo de distribución (MDE) combinado para cada especie, que proviene de los modelos de ensamblaje con el paquete SSDM y el modelo de distribución obtenido con el nicho de

ocurrencia utilizando el NOO2D. Se utilizaron datos de 5.787 especies de peces de agua dulce, las cuales representan un total de 173.468 registros de ocurrencia junto con las variables bioclimáticas y topográficas. Las estimaciones de la riqueza para cada subcuenca son mayores que la riqueza registrada en la actualidad. La riqueza de especies por subcuenca muestra que los valores mantienen el gradiente decreciente en sentido oeste-este, presentándose los mayores valores de riqueza en las zonas más cercanas a la cordillera de los Andes y los menores en las zonas cerca de la desembocadura en el océano atlántico. La cuenca del Amazonas según las estimaciones de su riqueza de especies de peces continuará siendo una de las más ricas a nivel mundial.

Introducción

La cuenca del Amazonas pertenece a la región Neotropical, una de las seis regiones biogeográficas del mundo (Neártica, Etiópica, Paleártica, Oriental y Australiana), la cual es catalogada como una de las más importante, debido a su alta diversidad, esta región se extiende desde México hacia el sur por América central y meridional (Wallace 1876). En referencia a la riqueza de especies de peces de agua dulce, el Neotropico no tiene ninguna comparación, debido a que alberga más de 5.600 especies, representado la mayoría de peces de agua dulce del mundo y aproximadamente el 10% de todas las especies conocidas de vertebrados (Vari & Malabarba 1998, Lundberg y col. 2000, Reis y col. 2003).

De la riqueza íctica de la cuenca del Amazonas no se conoce un único número de especies de peces, los valores oscilan entre 2.257 y 2.800 especies (Junk & Soares 2001, Oberdorf y col. 2019, Bogotá-Gregory y col. 2020), representando más del 15% de la diversidad de peces de aguadulce del mundo (Tedesco y col. 2017). La mitad de las especies peces del Amazonas habitan en pequeños afluentes con bajos valores de nutrientes, sólidos disueltos, productividad primaria y biomasa de macrófitos acuáticos (Lowe-McConnell 1987, Mendonça y col. 2005). No obstante, los bosques aledaños ofrecen una mezcla de recursos alimenticios que sirven a los cuerpos acuáticos como fuente alóctona de nutrientes, requeridos para soportar su diversidad (Arbeláez y col. 2008).

Una serie de grandes áreas de endemismo han sido reconocidas para el grupo de peces de agua dulce en América del Sur, un patrón que resultó de los trabajos de más de un siglo (Vari, 1988). Este patrón se presenta en la mayoría de las cuencas del continente (Weitzman & Weitzman 1982, Vari 1988, Menezes 1996, Rosa y col. 2003). Especialmente en la cuenca del Amazonas, la cual según Darlington (1957) sirve como centro de dispersión para el resto del Suramérica. No obstante, para Val y col. (2005), el Amazonas es simplemente la cuenca más diversa de la región con una compleja dinámica hidrográfica (Weitzman & Weitzman 1982, Vari 1988, Lundberg y col. 1998, Val y col. 2005), causada por la historia y la evolución de la cuenca.

La cuenca del Amazonas ha impulsado numerosos trabajos para sintetizar las distribuciones geográficas de sus especies (Reis y col. 2003). No obstante, la información que se conoce acerca de los registros y las preferencias de hábitat se publica en los artículos donde la principal contribución son los aportes taxonómicos (poca información del lugar de colecta), de igual forma, los museos y las bases de datos, cuentan con escasa información sobre los lugares en donde se han encontrado las especies (Albert 2011). En las últimas

décadas los trabajos han aumentado, prueba de ello es el proyecto Amazon Fish (la base de datos más importante sobre biodiversidad de peces dulceacuícolas para la cuenca del Amazonas). Sin embargo, se considera que parte de la ictiofauna amazónicas es desconocida (Galvis y col. 2006, Amazon Fish Project 2019), lo que llevaría a considerar a la región con un problema de sub-registros. Por ello, resulta importante estimar si la información de los registros refleja la riqueza de especies que habitan en la cuenca Amazónica. En este capítulo se utilizarán los modelos de distribución y el nicho de ocurrencia de las especies para cuantificar la riqueza de las especies a nivel de subcuenca.

Metodología

Cuenca del Amazonas

La Amazonia o región amazónica, está ubicada en la parte norte de Suramérica y es compartida por nueve países: Brasil, Colombia, Perú, Bolivia, Venezuela, Ecuador y las tres Guayanas. Según el criterio de clasificación por ecorregiones definido por la WWF, Brasil posee el área más extensa con un 63 % del área total, le siguen Perú con el 9,9%, Colombia con 6,7%, Venezuela con 6,3%, las tres Guayanas con 6%, Bolivia con 5,3% y Ecuador con sólo el 1,1% (Ruiz y col. 2007). La región es catalogada como la cuenca amazónica, ya que es drenada por el río Amazonas, que tiene una longitud de (6.992,06 kms) y una descarga anual de 175 km³ de agua al Océano Atlántico, lo que representa entre el 15 y el 20% del agua dulce hacia todos los océanos (Gutiérrez y col. 2004, Palacios 2011).

La cuenca amazónica cuenta con un área de 6.100.000 km² y está formada por red de tributarios entre los que se encuentran no solo 20 de los ríos más largos del trópico sino 4 de los ríos más largos del mundo (Latrubesse y col. 2017). La red de tributarios genera un sistema de subcuencas que se ha dividido en 9 áreas (cuencas nivel 2), cuya denominación está dada por el nombre del río más importante (figura 1). Las características físico-químicas de cada subcuenca son producto de la escorrentía por uno de los tres paisajes terrestres que se originaron por la compleja formación histórica del Amazonas: Los escudos (Guayanés y Brasileiro), el piedemonte de la cordillera oriental de los Andes y la planicie sedimentaria (Palacios 2011).

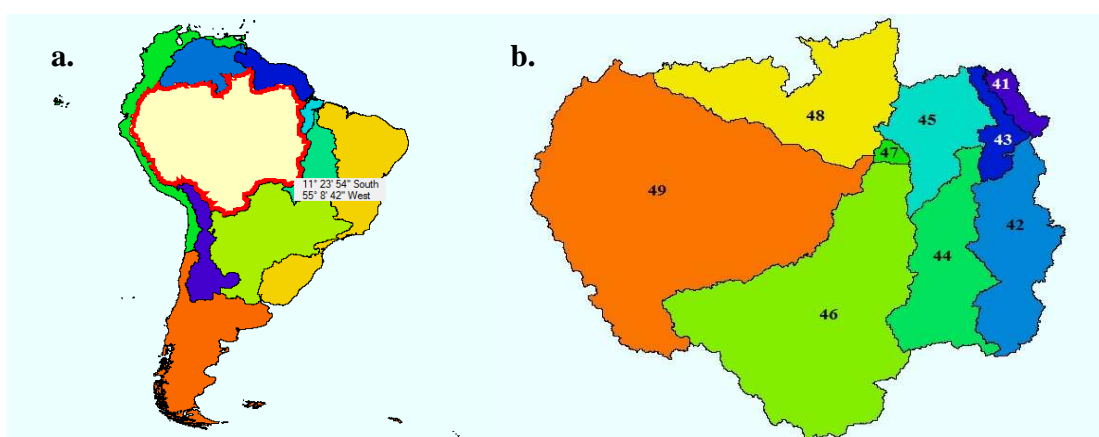


Figura 1. Cuenca del Amazonas: a. posición geográfica de la cuenca en Suramérica. b. las nueve subcuencas que se trabajaron: (41) Jari, (42) Xingú, (43) Paru, (44) Tapajos, (45) Trombetas, (46) Madeira, 47 Uatumã - encuentro de aguas, (48) Negro y (49) Solimões - Alto Amazonas.

Registros de ocurrencia disponibles de las especies

La base de datos de registros geográficos de los peces de agua dulce desarrollada por Pelayo-Villamil y col. (2015) fue actualizada para incorporar cambios taxonómicos y las nuevas especies descritas hasta finales de mayo de 2019. Los registros fueron descargados del Global Biodiversity Information Facility (GBIF), y de otras fuentes, como las páginas web del Catalog of fishes (Eschemeyer, 2019), Fishbase (Froese & Pauly, 2019) y de los museos: American Museum of Natural History - Vertebrate Zoology (<http://sci-web-001.amnh.org/>), Coleções Científicas do MCT-PUCRS (<http://webapp.pucrs.br/>), FishNet2 (<http://www.fishnet2.net>), MCZBase: Museum of Comparative Zoology – Harvard University (<http://mczbase.mcz.harvard.edu/>), Sistema Nacional de informações sobre coleções Ictiológicas SIBP/NEODAT III (<http://www.mnrjufjrj.br>), Smithsonian Institution, National Museum of Natural History - Division of Fishes Collections (<http://collections.mnh.si.edu/>) y Swedish Museum of Natural History (<http://artedi.nrm.se/>). Posteriormente, los registros fueron filtrados utilizando las aplicaciones de limpieza de datos disponibles en el software ModestR (García-Roselló y col. 2014; 2015). La depuración consistió en no incluir: 1) los registros con la misma latitud y longitud; 2) registros con la latitud y longitud 0° y 3) las ocurrencias en otros hábitats distintos a los correspondientes a los ecosistemas terrestres de agua dulce (García-Roselló y col. 2014). De las especies que se obtuvieron a finales de mayo de 2019, se escogieron solo aquellas que presentaban distribución en Suramérica quedando un total de 5.787 especies de peces de agua dulce reconocidas como válidas por taxónomos y disponibles en Ipez (<http://www.ipez.es>, Guisande y col. 2010), para un total de 173.468 registros geográficos (sin duplicados).

Modelos de distribución de las especies

Los modelos utilizados para analizar la distribución de especies suelen ser representaciones cartográficas de la idoneidad de un espacio que permite la presencia de una especie en función de las variables que se analizan (Mateo y col. 2011). La construcción de modelos de distribución de especies resulta ser un proceso de clasificación (Guisan & Zimmermann 2000) y son diferentes los métodos utilizados para analizar los patrones de distribución de los organismos dentro de los que se encuentra la distribución potencial, la cual usa los datos de presencia de la especie disponibles y las condiciones del ambiente para así predecir áreas de ocupación donde la especie no han sido observada (Contreras-Medina 2006).

Para hallar la distribución potencial, se han desarrollado técnicas que cuentan con diferentes algoritmos. Entre ellas están: Las **técnicas discriminantes**, que necesitan datos de presencia y ausencia para construir el clasificador; las **técnicas descriptivas**, que sólo requieren datos de presencia; y las **técnicas mixtas** que emplean varias reglas, que generan sus propias pseudoausencias, es decir zonas en donde se entiende por ausencia los no registros de la especie (Mateo y col 2011).

En este trabajo se utilizarán nueve algoritmos diferentes, es decir, se hará uso del *ensemble models* (ESDMs), el cual incluye: modelo lineal generalizado (GLM), modelo aditivo generalizado (GAM), *splines* de regresión adaptativa multivariante (MARS), modelo de regresiones potenciadas generalizadas (GBM), análisis del árbol de clasificación (CTA), bosque aleatorio (RF), entropía máxima (MAXENT), red neuronal artificial (ANN) y máquinas de vectores de soporte (SVM). Los modelos de distribución para cada especie

fueron estimados en el software RWizard usando el script `Simple_Ensemble_models_SSMD_for_Tutorial_21` que se encuentra disponible en http://www.ipez.es/ModestR/Manual_Tutorial.html (Guisande y col. 2014).

Nicho de ocurrencia de las especies (NOO)

En la figura 2, se muestra un diagrama de flujo que presenta de forma resumida los métodos, en el cual los registros de ocurrencia disponibles se utilizaron para estimar mediante un procedimiento simple (nicho de ocurrencia o NOO) la distribución actual de cada especie implementado en el software ModestR (García-Roselló y col. 2013; 2014). Este método intenta superar los inconvenientes generados por la falta de información confiable sobre la ausencia de las especies (Lobo y col. 2018) y el uso frecuente de una extensión geográfica arbitraria (Acevedo y col. 2017). En resumen, NOO delimita primero la Extensión de la Ocurrencia (EOO) o el área accesible de cada especie utilizando un polígono convexo (*convex hull*), con un α o una distribución de densidad de Kernel (consulte el manual de NOO en http://www.ipez.es/modestr/Manual_Tutorial.html). En este caso, se aplicaron los tres métodos de delimitación del área accesible, que incluyeron diferentes valores α , en el caso de la forma α , y varios valores de suavizado en el caso de las densidades de Kernel. Posteriormente, se utilizaron los registros de ocurrencia y un conjunto de variables ambientales que reflejan las condiciones ambientales actuales (se utilizaron los datos provenientes del año 2000 de la base de datos WorldClim 1.4).

Se estimaron las variables ambientales que mejor explicaron la distribución de cada especie dentro de su EOO utilizando el índice de inestabilidad descrito por Guisande y col. (2017) y Guisande (2018) cuando no se requieren datos normalizados. Posteriormente, se dividió la variable en un número de intervalos o rangos, se calculó el número de registros por cada intervalo considerando por separado las celdas donde se encuentra la especie y el área de estudio seleccionada. Al final, se observa un pico de inestabilidad, el cual corresponde a la diferencia importante que existe en los valores de la variable al comparar los datos en los intervalos de las celdas de presencia con los datos en los intervalos del área de estudio. Este índice supera a los otros métodos propuestos para identificar los factores ambientales más relevantes (Guisande y col. 2017, Fan y col. 2018). Tomando como referencia lo anterior, se considera que aquellas variables ambientales con mayor porcentaje de contribución al índice de inestabilidad sean las que más afecten la distribución de las especies en el área accesible o en la extensión geográfica en la que pueda habitar. Para incluir en el análisis solo las variables con la más alta contribución se debe seleccionar el porcentaje acumulado de contribución (la opción predeterminada es 80%) de modo que, si se selecciona el 100%, el análisis incluirá a todas las variables. Es importante resaltar que el software es capaz de identificar las variables más importantes para cada especie, ya que se espera que existan diferencias entre las variables para cada especie.

Una vez se identificaron las variables ambientales más importantes que afectan la distribución de cada especie en su área accesible y se discriminan todas las celdas con condiciones ambientales similares a las existentes en las localidades de ocurrencia a lo largo del área accesible previamente seleccionada, se genera una representación geográfica del área de distribución de cada especie que se limita al área geográfica con observaciones de ocurrencia y que a su vez tienen condiciones ambientales similares a las existentes localidades actualmente habitadas.

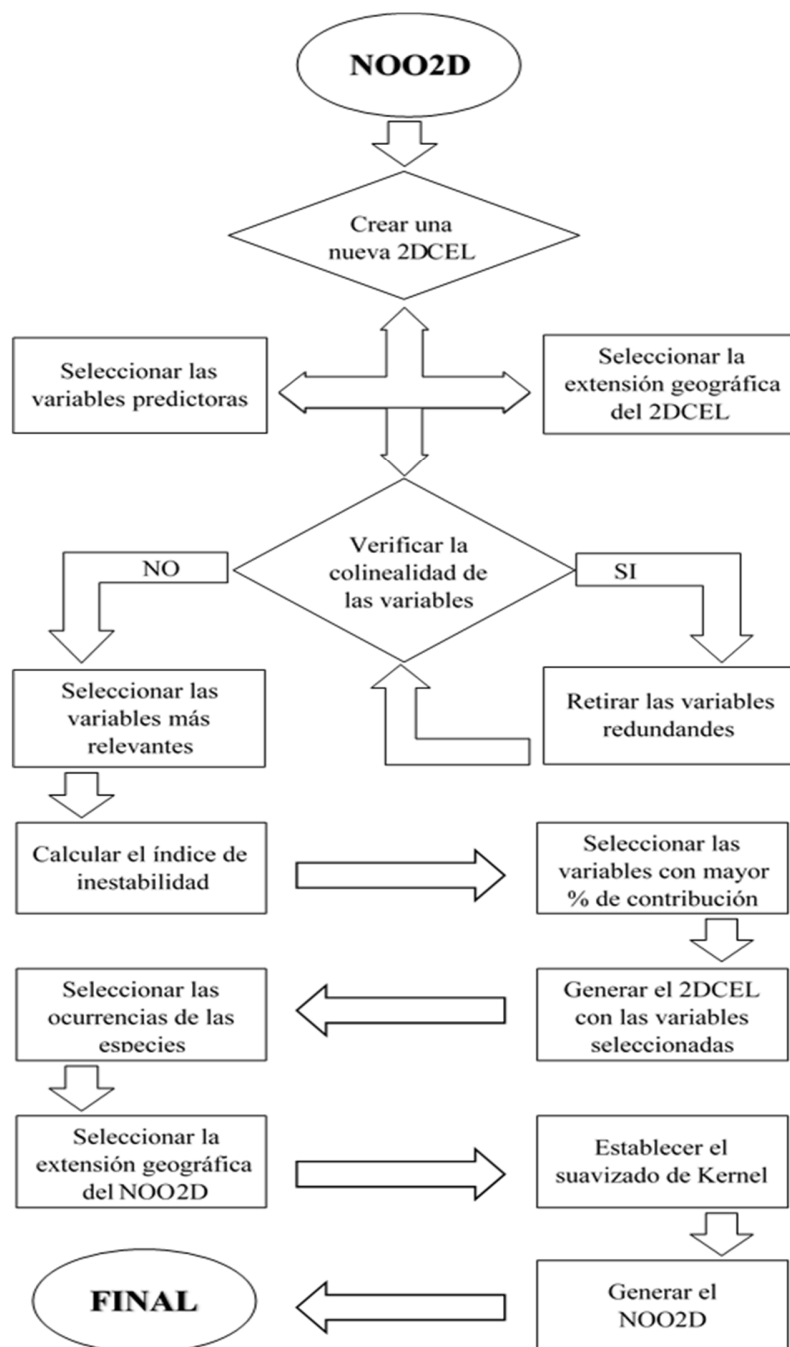


Figura 2. Diagrama de flujo de trabajo que describe los diferentes pasos del enfoque metodológico seguido en este capítulo, que se utiliza para calcular el nicho de ocurrencia.

Riqueza discriminada por subcuencas

La cuantificación de la completitud de la riqueza en el Amazonas se logró a partir del aplicativo KnowBR (Lobo y col. 2018; www.ipez.es/RWizard) del programa RWizard (Guisande y col. 2014). Esta aplicación utiliza la curva de acumulación de especies que describe la relación entre el número acumulado de especies y un sustituto del esfuerzo de muestreo (Lobo 2008). Adicionalmente, se analiza el final de la pendiente de la curva de acumulación, la cual representa la tasa a la que se acumulan las especies y cuyo valor es una

respuesta del porcentaje de las especies observadas con respecto a las especies predichas (Pelayo y col. 2018). El aplicativo permite hacer cálculos para diferentes unidades espaciales (celdas o polígonos), en este trabajo se realizó a nivel polígonos, las cuales fueron las subcuencas del Amazonas (figura 1).

Las curvas de acumulación de especies se construyen siguiendo la función *specaccum* del paquete Vegan R (Oksanen y col. 2017), según la fórmula analítica de Ugland y col. (2003) para el estimador exacto (la opción por defecto del paquete). La Riqueza extrapolada y los valores de completitud se calcularon utilizando las cuatro funciones de ajuste disponibles en KnowBR: Clench, exponencial, saturación y racional (Flather 1996, Mora y col. 2008, Lobo y col. 2018)

El paquete KnowBR cuenta con una aplicación *Survey Quality* que evalúa la calidad de la información según el área de estudio (celdas o polígonos), lo que permite identificar a los inventarios como buenos, justos o de mala calidad. Esta función utiliza el archivo llamado "Estimadores", el cual trabaja con los valores del final de la pendiente de las curvas de acumulación, los valores de completitud obtenidos y la relación entre el número de registros y las especies observadas (R/S). El *Survey Quality* proporciona un mapa que representa las distintas opciones de calidad (buena, justa y mala) por unidades espaciales. Existen valores predeterminados se utilizan para distinguir la calidad de las celdas o polígonos, para los estudios con celda revisar los valores en Pelayo y col. (2018).

Para el caso de los análisis con polígonos (aplica por el trabajo a nivel de subcuenca), una figura muestra los valores de los tres parámetros que se grafican mediante coordenadas polares (Van Sickle 2010). El orden de las variables es importante para la estimación de las coordenadas polares porque se asigna un ángulo diferente a cada variable. Por lo tanto, las variables deben introducirse en el siguiente orden: pendiente, completitud y relación R/S. Todas las variables se transforman a una escala de entre -1 y 1. Para cada valor, las coordenadas polares X e Y se estiman utilizando las siguientes ecuaciones:

$$X = \sum_{j=1}^3 |(z_j)| \cos(\alpha_j) \quad Y = \sum_{j=1}^3 |(z_j)| \sin(\alpha_j)$$

donde z es el valor de la variable j .

A cada variable se le asigna un ángulo (α). El valor de incremento del ángulo es siempre 60. Por lo tanto, para la primera variable (pendiente), si el valor transformado es ≥ 0 , entonces α es 60 y, si el valor transformado es < 0 , entonces α es 240. Para la segunda variable (integridad), si el valor transformado es ≥ 0 , entonces α es 120 y, si el valor transformado es < 0 , entonces α es 300. Para la tercera variable (relación R/S), si el valor transformado es ≥ 0 , entonces α es 180 y, si el valor transformado es < 0 , entonces α es 360. La conversión de grados a ángulo de radianes se realiza asumiendo que $1 \text{ grado} = \frac{\pi}{180}$ radianes (Pelayo y col. 2018).

Composición de la cuenca Amazónica

Para evaluar la composición de especies que se espera exista para cada subcuenca, se utilizó la herramienta de fusión de raster implementado en el software ModestR, en la que se produce un modelo de distribución (MDE) combinado para cada especie, el cual proviene de

la fusión del modelo de distribución obtenido a partir del *ensemble models* con el paquete SSDM y el modelo de distribución obtenido con el nicho de ocurrencia utilizando el NOO2D.

En DataManager con raster fusión del MDE de cada especie (merged.ASC) y el resultado del KnowBR (Estimators.CSV) se procede a calcular la preferencia de una especie con respecto a las otras en cada subcuenca usando Índice de Preferencia de Especie (SPI), el cual se calcula así:

Especie A en el área X

$$SPI = PW * p + SW * s$$

Donde:

PW: factor de peso asignado para la presencia idoneidad de la especie A en el área X

SW: factor de peso asignado para la superficie ocupada de la especie A en el área X

p: presencia idónea de la especie A en el área X. Este valor es calculado usando el resultado del MDE importado para la especie A en el área X. El valor de idoneidad puede ser seleccionado por el usuario y puede ser el valor de idoneidad máximo, mínimo y medio de la especie A en el área X.

s: porcentaje de ocupación de la especie A en el área X. Este valor es calculado usando el resultado del MDE importado para la especie A en el área X. El valor de ocupación puede ser seleccionado por el usuario y puede ser el valor de ocupación máximo, mínimo y medio de la especie A en el área X.

PW o SW pueden ser cero. En estos casos solo uno de los valores idoneidad o superficie de ocupada podrá ser usada para calcular el índice de preferencia de especie.

Para el estudio se utilizó el 1,00 en PW, 0,00 en SW y el valor máximo para la idoneidad p.

Al finalizar, se obtiene la riqueza resultante y el número de especies excluidas, estos dos valores son producto de los modelos de distribución de las especies y del cálculo de la probabilidad de presencia de las especies en cada zona analizada.

Resultados

La cuenca amazónica cuenta con una gran heterogeneidad entre la que se encuentran diferencias climáticas, geomorfológicas e hidrológicas, las cuales aportan a su riqueza biológica. No obstante, los valores de riqueza observados continúan estando distante de los valores reales, tal como es el caso de la fauna íctica. En el presente estudio se logra observar

que los registros de las especies de peces presentan una variación por subcuenca, lo cual se evidencia en la disminución gradual de los valores a medida que avanza el recorrido de las aguas hacia su desembocadura en el océano Atlántico, siendo Solimões y Jari las subcuencas con mayor y menor registro respectivamente (Figura 3). En referencia a la riqueza observada y a la completitud (Fig. 3B y 3D, respectivamente), estas presentan una tendencia igual a los valores de los registros (Fig. 3A). Sin embargo, el patrón es inverso cuando se analiza el gráfico de la pendiente (Fig. 3C), presentándose un aumento en los valores de la pendiente de la curva de acumulación a medida que nos acercamos a los Andes, siendo la subcuenca Solimões la que presenta el menor valor, lo cual es lógico y comparable con los datos de completitud ya que, una menor pendiente significa que los valores de riqueza observados están más próximos a los esperados.

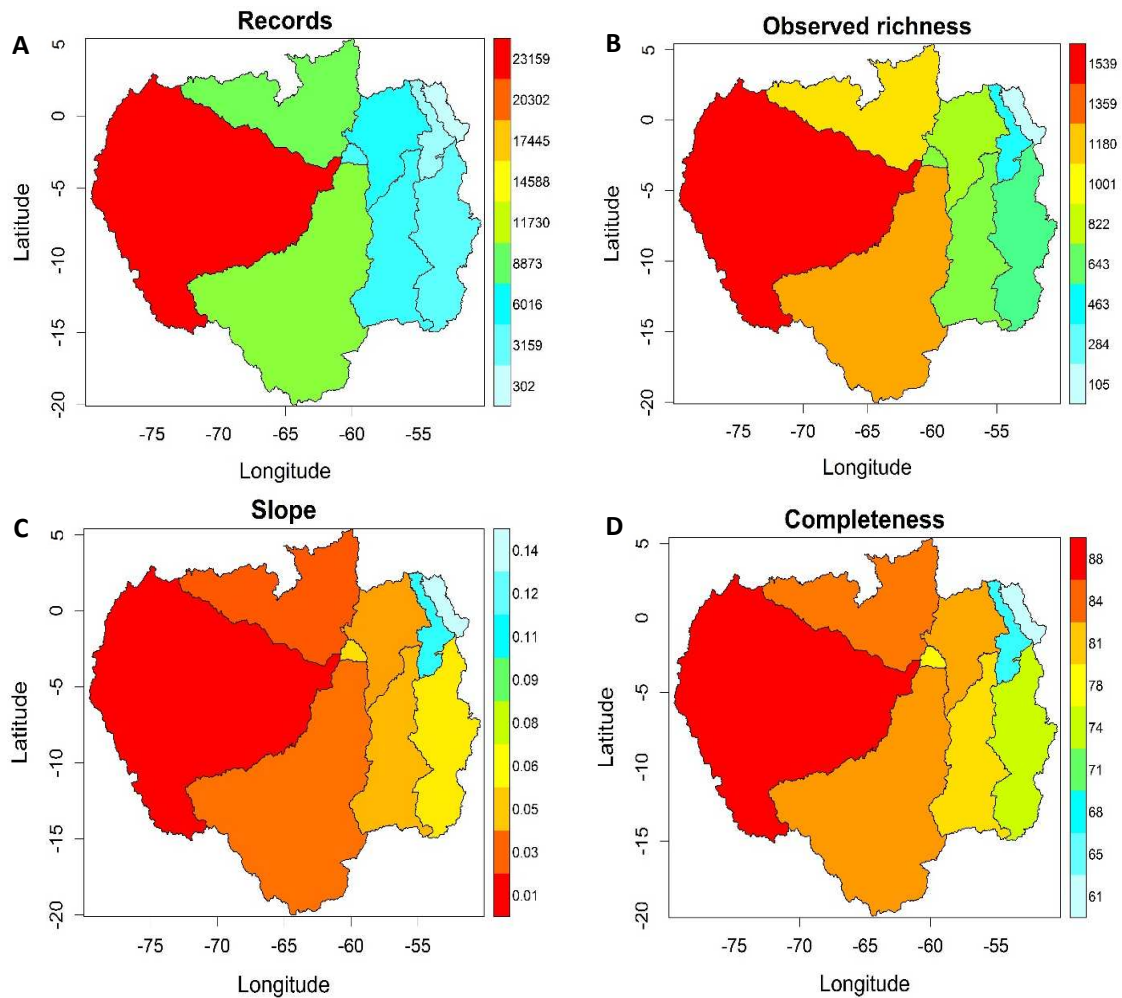


Figura 3. (A) Número de registros, (B) la riqueza observada, (C) pendiente de la curva de acumulación y (D) valores de completitud para las 9 subcuencas del Amazonas.

Una vez se identifica que la riqueza observada no muestra la realidad de las especies existentes, se procedió a calcular la riqueza esperada para cada subcuenca, usando el método de estimación de KnowBR a partir de los registros. Lo anterior se constituye en una estimación de la riqueza real de las especies que se espera estén presentes en cada subcuenca.

Al analizar los valores registrados para subcuenca, se evidencia que los valores de la riqueza esperada (RE) son mayores que los valores de la riqueza observada (RO), por lo cual no solo se confirma el hecho de que hay más especies por registrar (tal como se evidencia con los valores de completitud fig. 3D), sino que además se da una estimación de la riqueza que estaría presente en cada zona (Tabla 1).

Tabla 1. Valores de riqueza observada (RO), riqueza esperada (RE), riqueza resultante (RR) y las especies excluidas (EE) para cada subcuenca.

	RO	RE	RR	EE
Jari	105	171	171	287
Xingú	605	809	779	0
Paru	411	621	621	113
Tapajós	701	880	880	66
Trombetas	771	942	942	52
Madeira	1227	1491	1324	0
Uatumã	716	918	874	0
Negro	1088	1303	1290	0
Solimões	1537	1758	1631	0

Luego de evidenciar que existe diferencia entre la riqueza observada (RO) y la riqueza esperada (RE), se realizó el cálculo de la riqueza resultante (RR), el cual consistió en estimar la composición de especies más probable para cada subcuenca. Al revisar los datos obtenidos para cada subcuenca se observaron dos posibles escenarios: El primer escenario es el de subcuencas con valores de RE y RR iguales. Este escenario significa que, considerando todas las especies que en teoría están en la cuenca con base a los modelos de distribución, fue posible llegar al valor de RE. En este escenario también hay especies excluidas (EE), es decir, especies que los modelos de distribución dicen que pueden estar presentes, pero con una probabilidad baja y, por ello, al llegar al máximo de (RE), todas las especies que estén por encima de ese máximo y con una probabilidad menor, son excluidas. El segundo escenario es el de subcuencas con valores de RE mayores que la RR. Este escenario se produce cuando, incluso incluyendo a las especies que en teoría pueden estar en la cuenca considerando los modelos de distribución, no se llega al valor de RE. Ambos escenarios nos muestran que, como lógicamente era de esperar, los modelos de distribución de todas las especies no son los óptimos, ya sea por falta de registros y/o porque no se están considerando algunas variables. La situación perfecta sería cuando RE y RR fueran iguales y EE fuera cero. Pero para llegar a esta situación, los modelos de distribución de todas las especies deberían ser muy cercanos a la realidad, lo cual no es fácil considerando el alto número de especies utilizadas, la falta de registros y la falta de variables para usar en los modelos.

Los valores de riqueza de especies por subcuenca muestra que coinciden en un gradiente decreciente en sentido oeste-este, presentándose los mayores valores de riqueza en las zonas más cercanas a la cordillera de los Andes y los menores en las zonas cerca de la desembocadura en el océano atlántico (Figura 4).

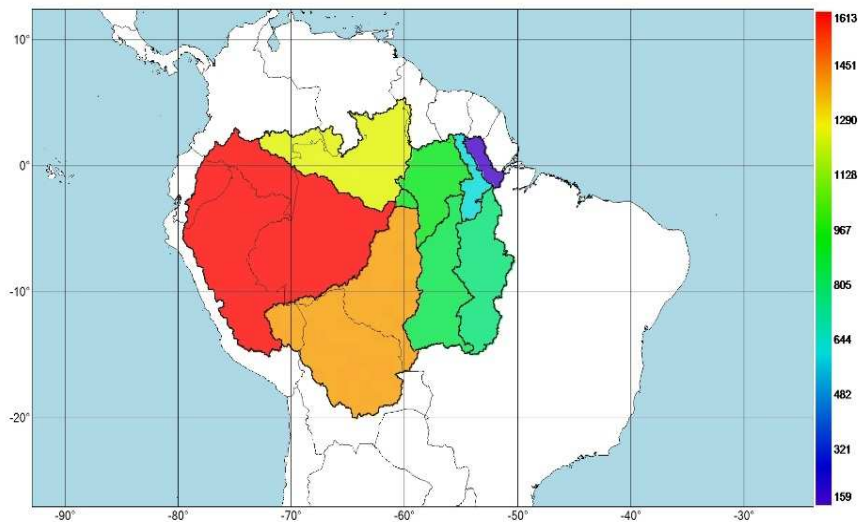


Figura 4. Riqueza resultante para cada una de las nueve subcuencas amazónicas

Discusión

La complejidad de la cuenca amazónica es el principal motor de su alta diversidad. Junk y col. (2011) consideran que la Amazonia presenta una heterogeneidad en sus condiciones climáticas, lo cual es evidenciado por la diferencia entre la parte central de la cuenca que cuenta con ambientes cálidos, muy húmedos y con una densa selva tropical, y la parte sur y las zonas más externas del norte de la cuenca, con clima tropical húmedo-seco en los que se desarrolla vegetación de sabana. Lo anterior, fue comprobado por Ter Steege y col. (2010) y confirmado por Malhado y col. (2013), quienes encontraron que el clima es uno de los factores abióticos que puede explicar los patrones de distribución de los árboles amazónicos, explicando así el 37% la diversidad local. Entre las variables ambientales que presentaron mayor porcentaje de contribución en los modelos de distribución de las especies de peces y que fueron utilizados para estimar la riqueza, se encuentran las variables asociadas a la temperatura, tal como lo documentaron Oberdorff y col. (2019), quienes describieron una relación positiva entre la temperatura y la riqueza de las especies de peces en la cuenca del Amazonas. De igual forma se observó que variables asociadas a la precipitación presentan una relación positivamente significativa con la riqueza de peces amazónicos, la relevancia de estas variables estaría asociada con el pulso de inundación que es el motor de la dinámica fluctuante, evidenciado en las variaciones periódicas en la extensión horizontal y vertical de los ríos, es decir en la estacionalidad, la cual influye en el funcionamiento de las poblaciones y de las comunidades de peces (Junk & Wantzen 2004).

La variabilidad geomorfológica que presenta la cuenca del Amazonas es la causa de las diferencias hidrológicas planteadas inicialmente por Sioli y que han permitido desde mediados del siglo pasado la clasificación de las aguas amazónicas en tres tipos: las aguas blancas, negras y claras, éstas fueron separadas por presentar valores distintivos en algunos parámetros fisicoquímicos, los cuales determinaran la producción primaria, la estructura de la comunidad y la composición de especies de cada tipo (Junk y col. 2011, Ríos-Villamizar y col 2014). Los valores de riqueza alta en las zonas occidentales de la cuenca coinciden con los lugares en donde se presentan principalmente ríos de aguas blancas, los valores de riqueza intermedia los presentan los ríos de aguas negras y por último se encuentran los ríos de aguas

claras con menores valores de riqueza (Figura 5). Tomando como referencia lo anterior, los resultados del presente trabajo coinciden parcialmente con lo presentado por Bogotá-Gregory y col. (2020), en cuanto a los altos valores de riqueza para el tipo de aguas blancas. Sin embargo, no concuerdan con lo reportado por los autores para los otros dos tipos de agua, debido a que, según sus datos las aguas claras son ligeramente más ricas que las aguas negras.

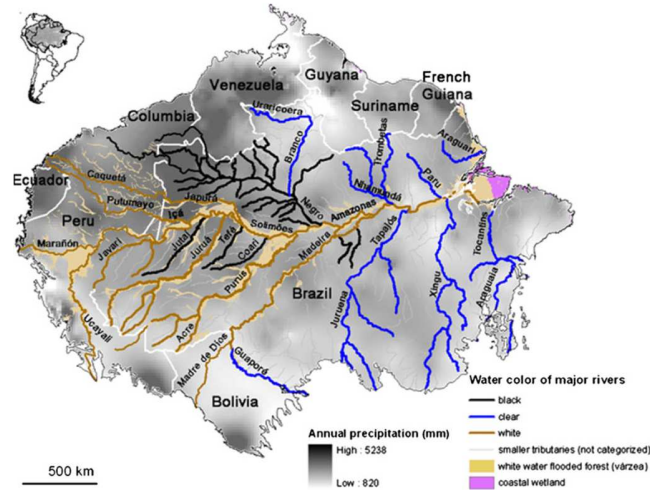


Figura 5. Distribución de los principales ríos de aguas blancas, negras y claras en la cuenca del Amazonas, tomando de Junk y col. 2011.

De acuerdo a nuestros resultados, existe una relación directamente proporcional entre el tamaño de las áreas y las riquezas estimadas para cada subcuenca. Numerosos trabajos sustentan el hecho de que los patrones de riqueza de las especies deben ser analizados tomando en cuenta la relación especie-área (Arrhenius 1921, Gleason 1922, MacArthur & Wilson 1967, Connor & McCoy 1979, Ricklefs, 2004, Albert 2011). Se considera que el área es una de las hipótesis que explica la variabilidad espacial de la riqueza, debido a la relación entre el área y la heterogeneidad de hábitats así como con la tasa de extinción y/o colonización (MacArthur 1964; MacArthur & Wilson, 1967; Lévêque y col. 2008) En la cuenca del Amazonas, estudios recientes de la ictiofauna corroboran lo que se ha documentado en otros ríos, que la riqueza de especies está relacionada positivamente con el área (Oberdorf y col. 2019; Bogotá-Gregory y col. 2020).

Finalmente, la distribución de la riqueza íctica en la cuenca del Amazonas es una representación de su historia (Lundberg y col. 2010), la cual no coincide con la dinámica documentada para otros sistemas fluviales, en los que la riqueza aumenta en el sentido del flujo del río -concepto del río continuo- (Vannote y col. 1980, Albert 2011). Sin embargo, debido a la formación de la cuenca, estudios filogenéticos y biogeográficos a nivel de especie, han comprobado que la diversidad amazónica es más antigua que el actual curso del río (Albert & Crampton 2010). Oberdorf y colaboradores en el 2019, confirman el patrón de riqueza y la historia paleogeográfica como la hipótesis que permite interpretar el origen de este gradiente de riqueza longitudinal inverso: mayor número de especies las subcuencas cabeceras que en las cercanas a la desembocadura. En la actualidad, las zonas más ricas coinciden con los lugares geológicamente más recientes, las cuales transportan no solo gran cantidad de partículas ricas en nutrientes de origen andino (Junk y col. 2011), sino que también cuenta con un gradiente altitudinal que aporta una variabilidad de hábitats con condiciones ambientales diferentes. Lo anterior, soporta la hipótesis de la coexistencia

ecológica (una mayor diversidad de ambientes genera una mayor diversidad funcional), basada en la premisa de que cada especie cumple un papel en el ecosistema, lo que se ha entendido como nicho ecológico (Darwin 1859, Hutchinson 1957, Albert y Crampton 2010).

Conclusiones

La estimación de la riqueza por subcuenca del presente estudio es evidencia clave del subregistro que presenta la cuenca del Amazonas.

Si la alta riqueza registrada para la cuenca del Amazonas la ubica como una de las más importante a nivel mundial y las estimaciones de la composición por subcuenca del presente estudio son válidas, el estatus actual de la cuenca se mantendrá en el tiempo. Lo anterior, se fundamenta en el hecho de que, debido a sus múltiples particularidades, la riqueza de la cuenca es mucho mayor de la que se ha reportado en la actualidad.

Recomendaciones

Realizar investigaciones que permitan completar el registro de las especies que habitan en el Amazonas

Línea de investigación nueva: Incluir en las variables de análisis un raster de represas que permitan tener un panorama completo de la conectividad o accesibilidad que presentan los ríos, lo cual se considera un asunto clave a la hora de estimar el área de ocurrencia de la especie (EOO), debido a que estas construcciones antrópicas se convierten en barrera no naturales que dificultan la movilidad y el flujo genético entre los individuos de una misma población

Bibliografía

- Acevedo P., Jiménez-Valverde A., Lobo J.M., Real R. 2017. Predictor weighting and geographical background delimitation: two synergetic sources of uncertainty when assessing species sensitivity to climate change. *Climatic Change*. 145(401):131-143.
- Albert J.S. 2011. Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes. Edited by James S. Albert and Roberto E. Reis. University of California Press Berkeley Los Angeles London. p 388.
- Albert J.S., Crampton W. G.R. 2010. The Geography and Ecology of Diversification in Neotropical Freshwaters. *Nature Education Knowledge*. 3(10):13
- Amazon Fish. 2019. Amazon Fish Project. <http://www.amazon-fish.com/es/index.html>. Consultado (11/2019).
- Arbeláez F., Duivenvoorden J.F., Maldonado-Ocampo J. A. 2008. Geological differentiation explains diversity and composition of fish communities in upland streams in the southern Amazon of Colombia. *Journal of Tropical Ecology*. 24: 505–515.
- Arrhenius O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* 9:95–99.
- Bogotá-Gregory J.D., Lima F.C.T., Correa S.B., Silva-Oliveira C., Jenkins D.G., Ribeiro F.R., Lovejoy N.R., Reis R.E., Crampton W.G.R. 2020. Biogeochemical water type influences community composition, species richness, and biomass in megadiverse Amazonian fish assemblages. *Scientific Reports*. 10:15349. doi.org/10.1038/s41598-020-72349-0.
- Contreras-Medina R. 2006. Los métodos de análisis biogeográfico y su aplicación a la distribución de las gimnospermas en México. *Interciencia*. 31(3):176-182.

- Connor E.F., McCoy E.D. 1979. The statistics and biology of the species area curve. *American Naturalist* 113:791–833.
- Darlington P.J. 1957. *Zoogeography: the Geographical Distribution of Animals*. John Wiley & Sons, New York.
- Darwin C.R. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle For Life*. London, UK: John Murray,
- Eschmeyer W.N., Fricke R., Van Der Laan R. (eds). 2019. *Catalog of Fishes: géneros, especies*. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Consultado 05/2019
- Fan J.Y., Zhao N.X., Li M., Gao W. F., Wand M.L., Zhu G.P. 2018. What are the best predictors for invasive potential of weeds? Transferability evaluations of model predictions based on diverse environmental data sets for *Flaveria bidentis*. *Weed Research*. 58:141–149.
- Flather C.H. 1996. Fitting species-accumulation functions and assessing regional land use impacts on avian diversity. *J Biogeogr* 23:155–168
- Froese R., Pauly D. (eds). 2019. *FishBase*. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (05/2019).
- Galvis G., Mojica J.I., Duque S.R., Castellanos C., Sanchez P., Arce M., Gutierrez A., Jimenez L.F., Santos M., Vejarano S., Arbelaez F., Prieto E., Leiva M. 2006. *Peces del medio Amazonas. Región Leticia*. Conservación Internacional. Bogotá. 548 pp.
- García-Roselló E., Guisande C., González-Dacosta J., Heine J., Pelayo-Villamil P., Manjarrés-Hernández A., Vaamonde A., Granado-Lorencio C. 2013. ModestR: a software tool for managing and analyzing species distribution map databases. *Ecography* 36:102-1207.
- García-Roselló E., Guisande C., Heine J., Pelayo-Villamil P., Manjarrés-Hernández A., González-Vilas L., González-Dacosta J., Vaamonde A., Granado-Lorencio, C. 2014. Using ModestR to download, import and clean species distribution records. *Methods in Ecology and Evolution* 5:703–713.
- García-Roselló E., Guisande C., Manjarrés-Hernández A., González-Dacosta J., Heine J. Pelayo-Villamil P., Vari R.P., Vaamonde A., Granado-Lorencio C., Lobo J.M. 2015. Can we derive macroecological patterns from primary GBIF data?. *Global Ecology and Biogeography* 24:335–347.
- Gleason H. A. 1922. On the relation between species and area. *Ecology* 3:158–162.
- Guisan A., Zimmermann N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*. 135:147-186.
- Guisande C. 2018. Estimation of the relative importance of factors affecting species distribution based on stability concept. R package version 1.6. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=SPEDInstabR> Consultado 02/2018.
- Guisande C., García-Roselló E., Heine J., González-Dacosta J., González-Vilas L., García Pérez B. J., Lobo J. M. 2017. SPEDInstabR: an algorithm based on a fluctuation index for selecting predictors in species distribution modeling. *Ecological Informatics*. 37:18–23
- Guisande C, Heine J, González-DaCosta J, García-Roselló E. 2014. *RWizard Software*. University of Vigo, España.
- Guisande C., Manjarrés-Hernández A., Pelayo-Villamil P., Granado-Lorencio C., Riveiro I., Acuña A., Prieto-Piraquive E., Janeiro E., Matías J.M., Patti C., Patti B, Mazola S., Jiménez L.F. Duque S., Salmerón F. 2010. Ipez: An expert system for the taxonomic identification of fishes based on machine learning techniques. *Fisheries Research* 102:240–247.
- Gutiérrez F., Acosta L.E., Salazar C.A. 2004. *Perfiles urbanos de la Amazonia colombiana: Un enfoque para el desarrollo sostenible*. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - Sinchi. Editora Guadalupe Ltda. Bogotá. 260 p.
- Hutchinson G. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium Quantitative Biology*. 22:415-427.
- Junk W.J., Piedade, M.T.F., Schöngart, J., Cohn-Haft, M., Adeney, J.M., Wittmann, F. A. 2011. Classification of Major Naturally-Occurring Amazonian Lowland Wetlands. *Wetlands*. 31:623–640.

- Junk W. J., Soares M.G.M. 2001. Freshwater fish habitats in Amazonia: state of knowledge, management, and protection. *Aquatic Ecosystem Health & Management*. 4: 437–451.
- Junk, W. J, K. M. Wantzen, 2004. The Flood Pulse Concept: New Aspects, Approaches, and Applications-An Update. In Welcomme, R., T. Petr (Eds), *Proceedings of the 2nd Large River Symposium (LARS)*, Pnom Penh, Cambodia [Food and Agriculture Organization & Mekong River Commission. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok. RAP Publication 2004/16]: 117–149.
- Latrubesse E., Arima E., Dunne T., Park E., Baker V., d'Horta F., Wight C., Wittmann F., Zuanon J., Baker P., Ribas C., Norgaard R., Filizola Jr, N., Ansar A., Flyvbjerg B., Stevaux J. 2017. Damming the rivers of the Amazon basin. *Nature*. 546:363-369. doi: 10.1038/nature22333
- Lévêque, C., T. Oberdorff, D. Paugy. 2008. Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:545–567
- Lobo J.M. 2008. Database records as a surrogate for sampling effort provide higher species richness estimations. *Biodiv Conserv* 17:873–881.
- Lobo J.M, Hortal J, Yela J.L, Millán A, Sánchez-Fernández D, García-Roselló E, González-Dacosta J, Heine J, González-Vilas L, Guisande C. 2018. KnowBR: an application to map the geographical variation of survey effort and identify well-surveyed areas from biodiversity databases. *Ecol Ind* 91:241–248.
- Lundberg, J.G., Sabaj Pérez M.H , Dahdul WM, Aguilera OA. 2010. The Amazonian Neogene fish fauna. In *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past* eds. Hoorn, C. M. & Wesselingh, F. P. London, UK: Blackwell Publishing. 281–301.
- Lowe-McConnell R.H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, Cambridge. 382 pp.
- Lundberg J. G., Kottelat M., Smith G. R., Stiassny M. L. J., Gill A. C. 2000. So many fishes, so little time: An overview of recent ichthyological discovery in continental waters. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 87: 26–62.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Malhado A., Ladle R., Whittaker R., Neto A., Malhi M., Ter Steege H. 2013. The ecological biogeography of Amazonia. *Frontiers of Biogeography* 5(2). <http://www.escholarship.org/uc/item/9qw3j2v2>
- Mateo R.G, Felicísimo A.M., Muñoz J. 2011. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*. 84:217-240.
- Mendonça F.P., Magnusson W.E., Zuanon J. 2005. Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia* 4: 751–764.
- Menezes N.A. 1996. Methods for assessing freshwater fish diversity. In “Biodiversity in Brazil: A First Approach” (Bicudo, C E. M., and Menezes, N. A., Eds.), pp. 289–295. CNPq, São Paulo.
- Mora C, Tittensor D.P, Myers R. A. 2008. The completeness of taxonomic inventories for describing the global diversity and distribution of marine fishes. *Proc R Soc B* 275:149–155
- Oberdorff T., Dias M.S., Jézéquel C., Albert J.S., Arantes C.C., Bigorne R., Carvajal-Valleros F.M., De Wever A., Frederico R.G., Hidalgo M., Hugueny B., Leprieur F., Maldonado M., Maldonado-Ocampo J., Martens K., Ortega H., Sarmiento J., Tedesco P.A., Torrente-Vilara G., Winemiller K.O., Zuanon J. 2019. Unexpected fish diversity gradients in the Amazon basin. *Sci. Adv.* 5, eaav8681
- Oksanen J, Blanchet F.G, Kindt R, Legendre P, Minchin P.R, O'Hara R.B, Simpson G.L, Solymos P, Henry M, Stevens H, Wagner H. 2017. *Community Ecology Package*. R package version 2:4-3. <http://cran.rproject.org/web/packages/vegan>
- Palacios P.A. 2011. Devenir amazónico: la transformación del paisaje. En: *Amazonia colombiana, imaginarios y realidades*. J.A. Echeverry & C. Pérez N. (eds.). Cátedra de sede Jorge Eliécer Gaitán. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Pelayo-Villamil P., García-Roselló E., Guisande C., Vari R.P., Manjarrés-Hernández A., García-Roselló E., González-Dacosta J., Heine J., González-Vilas L. Patti B., Quinci E., Jiménez L. F.,

- Granado-Lorencio C., Tedesco P. A., Lobo J.M. 2015. Global diversity patterns of freshwater fishes: potential victims of their own success. *Diversity and Distributions* 21: 345–356.
- Pelayo-Villamil P., Guisande C., Manjarrés-Hernández A., Jimenez L, Granado-Lorencio C., García-Roselló E., González-Dacosta J., Heine J., González-Vilas L y Lobo J.M. 2018. Completeness of national freshwater fish species inventories around the world. *Biodiversity and Conservation*. doi.org/10.1007/s10531-018-1630-y
- Reis R.E., Kullander S.O., Ferraris C.J. 2003. Introduction. In *Check List of The Freshwater Fishes of South and Central America*, edited by Reis R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris. 1–9. Porto Alegre: Edipucrs.
- Ríos-Villamizar E.A., Piedadel M.T.F., Da Costa J.G., Adeney J.M., Junk W.J. 2014. Chemistry of different Amazonian water types for river classification: a preliminary review *Transactions on Ecology and The Environment*. 178. doi:10.2495/WS130021
- Rosa R.S., Menezes N.A., Britski H.A, Costa W.J.E. M., Groth F. 2003. Diversidade, padroes de distribuicao e conservacao dos peixes da Caatinga. In “*Ecologia e Conservacaoda Caatinga*” (Leal, I. R., Tavarelli, M., and Cardoso daSilva, J. M., Eds.), pp. 135–180. Editora Universitaria da UFPE, Recife.
- Ruiz S.L., Sánchez E., Tabares E., Prieto A., Arias J.C., Gómez R., Castellanos D, García P., Rodríguez L. (eds). 2007. *Diversidad biológica y cultural del sur de la Amazonia colombiana - Diagnóstico*. Corpoamazonia, Instituto Humboldt, Instituto Sinchi, UAESPNN, Bogotá D. C. – Colombia. p 636.
- Sioli H. 1956. Über Natur und Mensch im brasilianischen Amazonasgebiet. *Erdkunde* 10(2):89–109.
- Tedesco P.A., Beauchard O., Bigorne R., Blanchet S., Buisson L., Conti L., Cornu J.F., Dias M.S., Grenouillet G., Hugueny B., Jézéquel C., Leprieur F., Brosse S., Oberdorff T. 2017. A global database on freshwater fish species occurrence in drainage basins. *Sci. Data* 4.170141
- Ter Steege, H., ATDN & RAINFOR. 2010. Contribution of current and historical processes to patterns of tree diversity and composition of the Amazon. In: *Amazonia, landscape and species evolution: A look into the past* (ed. by C. Hoorn, H. Vonhof and F. Wesselingh). pp. 349–359. John Wiley & Sons, Oxford.
- Ugland K. I, Gray J. S, Ellingsen K. E. 2003. The species-accumulation curve and estimation of species richness. *J Anim Ecol* 72:888–897.
- Val A.L., De Almeida-Val V.M.F., Randall D.J. (eds). 2005. *The physiology of tropical fishes*. Academic Press. 634 p.
- Van Sickle J. 2010. *Basic GIS coordinates*, 2nd edn. CRC Press, Boca Raton
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J. R., Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 37:130–137.
- Vari R.P. 1988. The Curimatidae, a lowland Neotropical fish family (Pisces: Characiformes); distribution, endemism, and phylogenetic biogeography. In “*Proceeding of a Workshop on Neotropical Distribution*”
- Vari R.P., Malabarba L.R. 1998. Neotropical ichthyology: An overview. In *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*, edited by Malabarba L.R., Reis R.E., Vari R., Lucena Z.M.S., Lucena C.A.S. 1–11. Porto Alegre: Edipucrs.
- Patterns” (Vanzolini, P., Heyer, W. R., Eds.). pp. 343–377. Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro.
- Wallace A.R. 1876. *The geographical distribution of animals*. vol. 2. Harper, Nueva York. 1108 p.
- Weitzman S.A., Weitzman M. 1982. Biogeography and evolutionary diversification in Neotropical freshwater fishes, with comments on the refuge theory. In “*Biological Diversification in the Tropics*” (Prance, G., Ed.), pp. 403–422. Columbia University Press, New York.