

**INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

DIEGO JANISCH ALVARES

**PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO, BIOGEOGRAFIA E CONSERVAÇÃO DE ANFÍBIOS E
RÉPTEIS DA ECORREGIÃO SAVANA URUGUAIA.**

**PORTO ALEGRE
2019**

DIEGO JANISCH ALVARES

**PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO, BIOGEOGRAFIA E CONSERVAÇÃO DE ANFÍBIOS E
RÉPTEIS DA ECORREGIÃO SAVANA URUGUAIA.**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.

Área de concentração: Biologia Comparada

Orientador(a): Prof. Dr. Márcio Borges-Martins

PORTO ALEGRE
2019

DIEGO JANISCH ALVARES

**PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO, BIOGEOGRAFIA E CONSERVAÇÃO DE ANFÍBIOS E
RÉPTEIS DA ECORREGIÃO SAVANA URUGUAIA.**

Aprovada em ____ de _____ de ____.

BANCA EXAMINADORA

Dr/a. Avaliador/a 1

Dr/a. Avaliador/a 2

Dr/a. Avaliador/a 3

Agradecimentos

Essa tarefa talvez esteja entre as mais agradáveis e mais complicadas ao mesmo tempo. Aqui os principais passos que nos trouxeram até aqui são recordados e uma boa dose de saudosismo invade o peito. Meu receio é não ser justo com todos que de alguma forma contribuíram nessa trajetória.

Em primeiro lugar agradeço minha família, meu maior suporte para que eu chegasse aqui. Toda a paciência e compreensão de vocês foi essencial para que eu conseguisse me dedicar aquilo que acredito que pode ajudar a criar um mundo melhor. A Carlinha que sempre segurou essa e outras broncas comigo, essa conquista é tão tua quanto minha.

A Márcio Borges-Martins, meu orientador, sou eternamente grato pela primeira oportunidade na herpetologia, por enxergar potencial em mim e ser peça fundamental para meu crescimento. Agradeço por toda amizade, auxílio e apoio ao longo de todo esse tempo.

A Augusto Ferrari pela amizade desenvolvida nesses quatro anos, pelas inúmeras discussões enriquecedoras e principalmente incentivos que tens parte muito importante no meu crescimento como cientista. A Caroline Zank pela paciência, aprendizado e parceria ao longo da minha trajetória, muito obrigado prima.

Aos colegas do laboratório de herpetologia: Foram 12 anos de convivência com muitos colegas que ajudaram a moldar minha breve carreira científica. Talvez precisasse colocar como material suplementar uma lista com todos vocês e provavelmente esqueceria alguns. Muito obrigado a todos vocês.

Aos muitos colegas “interdisciplinares” que tive a oportunidade de colaborar e muito acrescentaram a minha construção como cientista. Principalmente o Labsmar nas figuras da Karina Bohrer do Amaral e Elisa Ilha e o NERF na figura da Larissa Oliveira. Nossas colaborações de vida transcendem nossas colaborações científicas, muito obrigado por todo apoio, todas conversas e a amizade verdadeira.

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de doutorado que custeou parte deste estudo.

A todos que ajudaram de alguma forma na realização deste estudo.

Dedico esse trabalho ao grande amigo Rafael Bortolin. Nego, tua ida precoce desse mundo só me faz ter gratidão por poder ter convivido contigo. Onde quer que esteja, garanto que esse lugar agora é melhor. A saudade é grande, mas o orgulho é maior.

“THERE IS NO PART OF NATURAL HISTORY MORE INTERESTING OR INSTRUCTIVE,
THEN THE STUDY OF THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF ANIMALS.”

ALFRED RUSSELL WALLACE (1823-1913)

Sumário

AGRADECIMENTOS	4
RESUMO.....	8
ABSTRACT	9
APRESENTAÇÃO.....	10
INTRODUÇÃO GERAL.....	11
CAPÍTULO 1.....	17
SHARED GEOGRAPHIC DISTRIBUTION PATTERNS OF AMPHIBIANS AND REPTILES FROM THE URUGUAYAN SAVANNA ECOREGION	
CAPÍTULO 2.....	54
O QUE OS PADRÕES ESPACIAIS ESCONDEM? UMA VISÃO DOS CORÓTIPOS EM BIOGEOGRAFIA BASEADA EM COMPARAÇÕES DE NICHOS ECOLÓGICOS.	
CAPÍTULO 3.....	76
ÁREAS PRIORITÁRIAS PARA A CONSERVAÇÃO DE ANFÍBIOS E RÉPTEIS NO PAMPA BRASILEIRO.	
CONCLUSÕES	106
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	107
APÊNDICES.....	110

Resumo

A ecorregião Savana Uruguaia está posicionada em uma região de transição climática e biogeográfica. Sua vegetação é composta predominantemente por gramíneas, que apesar dessa aparente homogeneidade paisagística abriga uma das formações campestres mais ricas do mundo. Ao mesmo tempo a Savana Uruguaia foi caracterizada como Criticamente Ameaçada devido ao seu precário sistema de unidades de conservação, fragmentação e altas taxas de conversão de habitats. A observação de padrões de distribuição são a base para o reconhecimento de unidades biogeográficas e são interpretadas como resultado da existência de eventos em comum que alteram de modo similar a distribuição de diferentes táxons. Portanto a distribuição geográfica dos organismos se torna ferramenta chave para resolução de questões de biogeografia e consequentemente de conservação. Anfíbios e Répteis representam pelo menos 25% da diversidade de tetrápodos, e apesar de tradicionalmente estudados juntos, não fazem parte dos principais esquemas de regionalização biogeográfica e de priorização espacial. Neste sentido, nosso estudo buscou reconhecer e preencher algumas das lacunas do conhecimento sobre a distribuição geográfica de anfíbios e répteis, da ecorregião Savana Uruguaia. A tese está composta por três artigos. O primeiro utiliza a distribuição geográfica de anfíbios e répteis para identificar e descrever padrões de distribuição geográfica compartilhada da Savana Uruguaia fornecendo subsídios para entender a relação da Savana Uruguaia com outras ecorregiões adjacentes. O segundo artigo utiliza ferramentas de quantificação de nicho ecológico com o objetivo de refinar essas áreas e permitir *insights* sobre processos que podem estar envolvidos na sua geração. O terceiro artigo utiliza ferramentas de modelagem de distribuição geográfica buscando identificar áreas prioritárias para conservação de anfíbios e répteis do bioma Pampa, analisando a efetividade de unidades de conservação e ranqueando diferentes sistemas ecológicos de acordo com as ameaças.

Abstract

The Uruguayan Savanna ecoregion is positioned in the climate and biogeographical transition zone. Besides its apparent homogeneity, nestling one of the most richness grasslands zone of the world. At the same time, Uruguayan Savanna was categorized as Critically Endangered based on this precarious protected area system associated with high conversion rates and fragmented natural remnants. The identification of geographic distribution shared patterns is the basis of biogeographical units' recognition and are interpreted as result of common events that shaped similarly different taxa geographic distribution. Therefore, the geographical distribution of organisms becomes a key tool for solving biogeography and consequently conservation issues. Amphibians and reptiles represent at least 25% of tetrapod diversity, and although traditionally studied together, are not part of the major biogeographic regionalization and spatial prioritization schemes. This thesis comprises three articles. The first one uses geographic distribution of amphibians and reptiles to identify and describe shared patterns inside Uruguayan Savanna providing support to understand their relationship with adjacent ecoregions. Second, apply ecological niche quantifying tools aiming to refine areas allowing insights about processes involved in generated patterns. Third, uses species distribution models and a spatial conservation prioritization framework to identify priority areas for amphibians and reptile's conservation inside Pampa biome analyzing conservation units effectiveness and ranking ecological systems according to their threats.

Apresentação

Essa tese é resultado de um trabalho desenvolvido como parte de esforços muito mais extensos do que o período protocolar de um doutorado. Desta forma, dezenas de estudantes de diversos níveis acadêmicos contribuíram na geração e aperfeiçoamento da base de dados que subsidiou este trabalho. O escopo mais amplo em que se encaixa essa tese busca descrever diversos padrões de diversidade de Anfíbios e Répteis, associadas a ecorregião Savana Uruguaia e do Sul da Mata Atlântica. O objetivo da geração de conhecimento básico e de qualidade é contribuir para medidas efetivas para a conservação da biodiversidade. Desta forma a Tese busca preencher lacunas no conhecimento de Anfíbios e Répteis em uma região com grande diversidade biológica e até bem pouco tempo negligenciada em relação a conservação da biodiversidade.

Sendo assim, essa tese está estruturada em três artigos, sendo que cada um representa um capítulo do trabalho. O primeiro artigo se intitula: *“Shared geographic distribution patterns of amphibians and reptiles from the Uruguayan Savanna ecoregion”*, utilizando métodos de busca de padrões espaciais procura compreender como os anfíbios e répteis estão distribuídos na Savana Uruguaia, fornecendo insights sobre a relação dessa região com outras regiões campestres/savanóides do sul da América do Sul. O segundo artigo é *“O que os padrões espaciais escondem? Uma visão dos corótipos em biogeografia baseada em comparações de nicho ecológico”*, demonstra como métodos espacialmente explícitos na busca de áreas podem estar agrupando espécies com diferentes graus de sobreposição de nicho. A maior vantagem dessas abordagens é a possibilidade de refinar áreas encontradas, fornecendo insights de processos biogeográficos atuando na geração desses padrões. Por fim, o terceiro artigo *“Áreas prioritárias para a conservação de anfíbios e répteis no Pampa brasileiro”* onde buscamos analisamos a distribuição geográficas de anfíbios e répteis do Pampa (*sensu* IBGE) com objetivo de compreender onde estão localizadas áreas mais importantes para conservação dos vertebrados ectotérmicos terrestres do bioma.

Introdução Geral

A América do Sul é um extenso continente com grande variação latitudinal (desde 12°N até 56°S), cortado por dois trópicos (equador e capricórnio) e costeado à oeste pela mais extensa cadeia montanhosa do mundo, a Cordilheira dos Andes. Essa posição permite em apenas uma massa continental uma grande variedade de climas, que são intimamente associados com a diversidade de formações vegetais. Essa variedade de habitats vai desde as mais diversas florestas tropicais do mundo (i.e. Amazônia e Mata Atlântica) até o deserto mais alto e seco conhecido (i.e. Atacama) até as planícies Sub-Antárticas da patagônia austral. Esse espectro de diversidade climática e geomorfológica torna o continente sul-americano detentor de cinco dos maiores 'hotspots' de diversidade do mundo (Myers et al. 2000). Em torno do paralelo 23º (Trópico de Capricórnio) ocorre a transição do clima tropical, na porção norte do continente, para um clima subtropical, coincidindo grosseiramente com o limite sul da distribuição de algumas formações tropicais abertas como o Cerrado com o limite norte dos Campos Sulinos (*sensu* Overback et al. 2010). Esta região inclui ainda, a porção sul da Mata Atlântica *lato sensu* composta por diversos tipos florestais (e.g. Floresta Ombrófila Mista, Floresta Ombrófila Densa, Floresta Estacional Decidual e Floresta Estacional Semidecidual) formando grande extensões de paisagens em mosaico com campos. Na altura do paralelo 30°S, existe uma nova conformação no mosaico floresta-campo, com o predomínio de formações campestres naturais (pertencentes ao Pampa), que se estendem pela metade sul do Rio Grande do Sul, Uruguai e nordeste da Argentina. Portanto em uma escala de Bioma (e ecorregião), formações de campo acabam classificadas ora como Pampa, ora como Mata Atlântica. Apesar de baseadas em princípios biogeográficos, tanto a classificação de biomas terrestres (IBGE, 2004) quanto as ecorregiões propostas por Olson et al. (2001) não são resultado de um método de regionalização explícita. Apesar disso a ecorregião Savana Uruguaia historicamente vem sendo reconhecida como uma unidade biogeográfica distinta, por vezes chamada de distrito Uruguaio como parte da Província Pampeana (Cabrera & Willink, 1973) ou como sub-região de Campos inserida nos *Pastizales del Rio de la Plata* (Soriano et al. 1992). Entretanto, diferentes esquemas de regionalização biogeográfica são conflitantes quando consideram a relação da Savana Uruguaia com as demais áreas abertas da região neotropical (Cabrera & Willink, 1973; Morrone, 2017; Olson et al. 2001). Baseados na distribuição de organismos animais e vegetais, Cabrera & Willink (1973) propõem essa região como parte da província Pampeana e relacionado, portanto, a porção temperada do Pampa, ideia compartilhada por Morrone (2017). Entretanto, essas classificações diferem do proposto por Olson et al. (2001) que define a Savana Uruguaia como pertencendo a um esquema que inclui formações

como o Cerrado e o Chaco, mas separados dos campos temperados que compreendem o Pampa Argentino.

As relações entre as áreas biogeográficas são resultado de regionalizações que agrupam áreas geográficas de forma hierárquica em relação a seus táxons endêmicos e compartilhados (Morrone 2017). Portanto as espécies, e consequentemente, sua distribuição geográfica são as unidades básicas na biogeografia comparada. Registrar a diversidade taxonômica e os padrões de distribuição de qualquer grupo de organismos é uma das atividades básicas, porém essenciais, no estudo da biodiversidade de qualquer região. Contudo, em regiões de grandes dimensões e com alta diversidade biológica, como as áreas tropicais e subtropicais do Brasil esta é uma tarefa demorada e dispendiosa (Mittermeier et al. 1997). A escassez de dados, influencia diretamente a descrição de padrões e processos gerando lacunas em todos os domínios da ecologia e da evolução. O conhecimento e a compreensão dessas lacunas ajudam a ciência a identificar questões pertinentes bem como direcionar pesquisas futuras (ver Hortal et al. 2015). Devido ao cunho multidisciplinar da biogeografia esses déficits afetam diretamente a acurácia dos dados disponíveis e necessários para as diferentes abordagens. Nossa incapacidade de descrever a diversidade biológica é identificado como déficit Linneano e se pode ser resumido como a discrepância entre o número de espécies formalmente descritas e as que existem atualmente (Lomolino 2004). Esse déficit reúne duas categorias distintas de desconhecimento de espécies: aquelas que ainda não foram amostradas e as depositadas em museus e não formalmente descritas (Hortal et al. 2015). As falhas no conhecimento sobre a distribuição geográfica das espécies são conhecidas como déficit Wallaceano. A maioria dessas distorções tem origem no viés de dados de distribuição geográfica das espécies, não sendo incomum mapas de distribuição geográfica se assemelhem a mapas que representem o esforço amostral (Hortal et al. 2007).

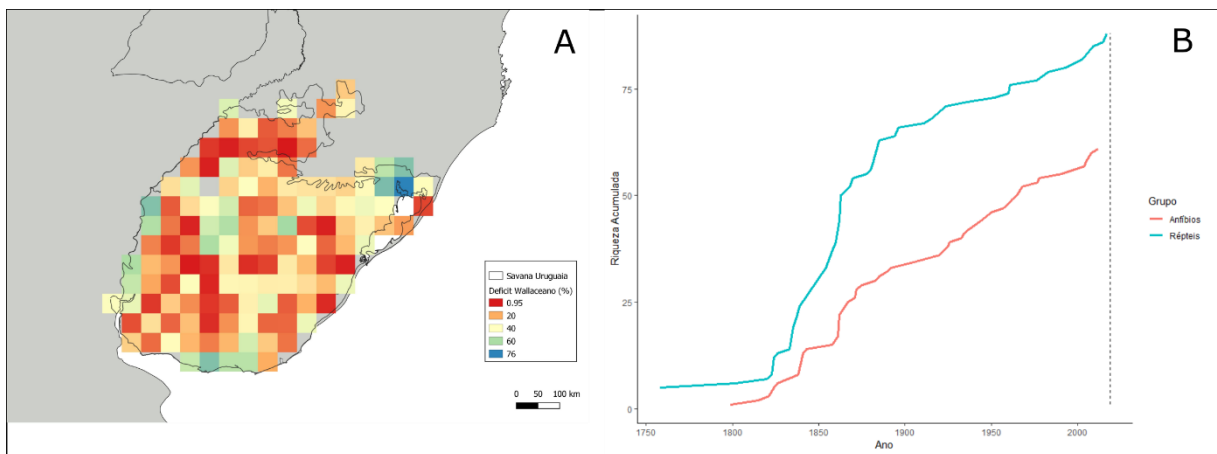


Figura 1: Representação gráfica dos dois déficits do conhecimento de anfíbios e répteis da Savana Uruguaia; A) Diferença entre a riqueza de espécies observada a partir de dados brutos de distribuição geográfica e a riqueza modelada a partir de modelos de distribuição geográfica. B) Curva de acumulação de espécies conhecidas com ocorrência na Savana Uruguaia.

No último diagnóstico sobre a biodiversidade brasileira realizado pelo Ministério do Meio Ambiente, o grau de coleta da fauna de anfíbios e répteis dos campos sulinos foi considerado ruim, ao passo que o grau de conhecimento foi considerado ruim para anfíbios, mas razoável para répteis (Sabino, 2006). Um dos principais motivos do conhecimento deficiente sobre a composição de espécies e, sobretudo, dos padrões de distribuição da herpetofauna no sul do Brasil é a existência de extensas falhas na amostragem. Tanto no Uruguai como no Rio Grande do Sul, a maior parte dos dados em coleções são oriundos de coletas ocasionais ou de terceiros (Carreira et al. 2012; Observação pessoal), e, portanto, apresentam claras tendências espaciais e taxonômicas (e.g. proximidade com centros urbanos e predomínio de serpentes peçonhentas de maior porte). O conhecimento sobre a composição e distribuição da fauna de anfíbios e répteis que ocorrem na porção subtropical da Argentina, do Brasil e no Uruguai, ainda que longe de completo, vêm sendo incrementado nos últimos anos. Isso pode ser evidenciado por publicações recentes de diversos estudos descritivos a nível regional (e.g. Giraud 2001; Lema 1994). Recentemente foi realizado um esforço para compilar a informação sobre a fauna neotropical austral, onde padrões de distribuição de anfíbios (Garcia et al. 2007) e répteis (Bérnils et al. 2007) foram descritos com base em unidades biogeográficas previamente reconhecidas. Anfíbios e Répteis representam pelo menos 25% da diversidade de vertebrados representando todos os ectotérmicos terrestres. Apesar da grande diversidade morfológica, ecológica e de padrões de distribuição esses grupos frequentemente não são considerados em esquemas de priorização para conservação. Apesar disso, os anfíbios são o grupo de vertebrados com maior porcentagem de espécies ameaçadas enquanto os répteis têm uma das menores porcentagens de espécies avaliadas (Tabela 1).

Tabela 1. Número total de espécies descritas, porcentagem de espécies ameaçadas e porcentagem que foi avaliada em relação ao total. Fonte: *International Union for Conservation of Nature and Natural Resources* (IUCN).

	Nº spp.	% ameaçadas	% avaliadas
Mamíferos	5536	21.8	100
Aves	10424	13.2	100
Répteis	10450	9.5	49
Anfíbios	7538	27.4	87
Peixes	33300	7.0	46

Cinco critérios são utilizados para avaliações de risco de extinção da IUCN. Esses critérios são baseados em diferentes aspectos do risco de extinção com objetivo de determinar a qual categoria de ameaça deve ser aplicada aos táxons. Apesar desses critérios serem independentes entre si, o conhecimento detalhado da distribuição geográfica é fundamental na aplicação dos critérios B e D (detalhes: [IUCN guidelines disponível em: https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/RL-2001-001-2nd.pdf](https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/RL-2001-001-2nd.pdf)) e formam a maioria dos dados utilizados para a avaliação do grau de ameaça dos táxons (Tabela 2).

Tabela 2. Porcentagem do total de espécies avaliadas (animais e vegetais) utilizando critério B. Fonte: IUCN

Categoria	% Critério B	Total
CR	74.6	6130
EN	84.4	9181
VU	43.3	12073

Desta forma, a distribuição geográfica das espécies é considerada peça fundamental nos diferentes campos de pesquisa que compõem, não só a biogeografia, como também a biologia da conservação. Por outro lado, a distribuição geográfica é um fenômeno intuitivo, dependente da detecção de uma espécie (ou população) em uma determinada área, sendo, portanto, extremamente dependente do esforço e da escala espacial. Podemos definir a distribuição geográfica de uma espécie como o subconjunto do espaço geográfico em que a presença de indivíduos ou populações de uma espécie podem ser detectadas (Peterson et al. 2011). Essa área ocupada é resultado da interação de três fatores básicos que atuam em diferentes escalas espaciais e temporais e suas relações podem ser resumidas pelo diagrama “BAM” (Figura 2). Os fatores abióticos (A) atuam em escalas espaciais maiores, representando o conjunto de condições ambientais favoráveis ao estabelecimento, reprodução e sobrevivência. Esse atributo da distribuição também é chamado de

nicho Grinelliano (ver Soberón 2007, Peterson et al. 2011) ou nicho fundamental (Hutchinson, 1957; ver também Colwell & Rangel 2009) e prediz que uma espécie pode ocupar qualquer lugar no espaço geográfico cujas condições ambientais sejam fisiologicamente adequadas aos indivíduos (Soberón & Peterson 2005). As interações bióticas (B) atuam em uma escala espacial menor e representam as relações ecológicas que favorecem (e.g. mutualismo, comensalismo) e que limitam a ocorrência das espécies (e.g. competição, predação). A parte do nicho fundamental que a espécie realmente ocupa após as restrições de relações bióticas negativas é chamada de nicho realizado (Begon et al. 2006). Essas interações mudam com o tempo de acordo com as espécies que entram e saem da comunidade, levando o nicho realizado a expressar, portanto, a porção do nicho fundamental disponível para a espécie em um único instante. Isso torna sua mensuração quase impossível em grandes escalas. A capacidade de dispersão (M) atua limitando o acesso das espécies a locais ambientalmente favoráveis e sem interações desfavoráveis.

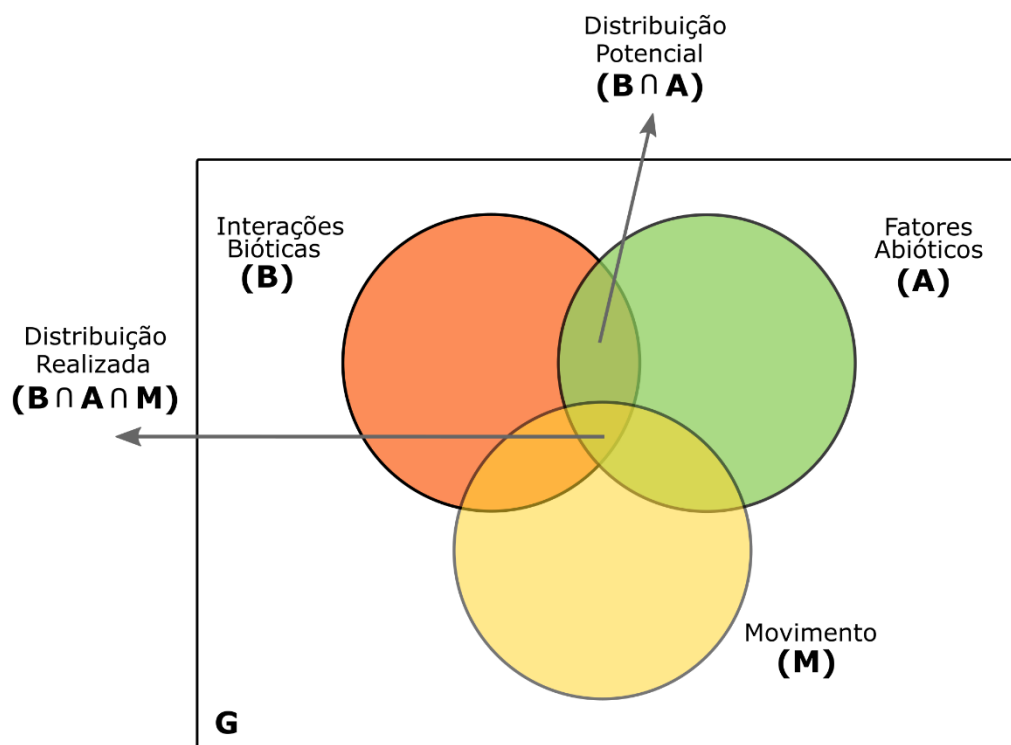


Figura 2. Representação esquemática dos fatores fundamentais que afetam a distribuição geográfica de uma espécie. G representa todo o espaço geográfico de interesse. B representa o espaço geográfico onde a espécie pode ocorrer, dadas as restrições impostas pelas interações bióticas. A

representa toda a região com condições ambientais (ou fatores abióticos) favoráveis ao estabelecimento, sobrevivência e reprodução dos indivíduos que são estabelecidas pelo nicho fundamental. A interseção de B e A representa, portanto, a região geográfica refletida pelo nicho realizado. M representa toda região acessível à espécie conforme sua capacidade de dispersão. Modificado de Peterson et al. 2011.

Portanto podemos dizer que as necessidades ecológicas da espécie (nicho) são expressas no espaço geográfico e medidas por nós como a distribuição geográfica. Essa visão permite extrapolar a distribuição geográfica das espécies por meio de ENMs a partir de conceitos baseados na teoria do nicho ecológico (Soberón 2007, Soberón & Nakamura 2009, Colwell & Rangel 2009, e Peterson et al. 2011). Sendo assim, podemos obter informações sobre a tolerância fisiológica das espécies (extraídas a partir dos dados de ocorrência) a partir de variáveis ambientais ou preditoras e métodos analíticos que relacionam a distribuição das espécies com essas variáveis (representados pelos modelos correlativos). É importante ter em mente, entretanto, que a distribuição geográfica normalmente obtida por esses modelos de nicho ecológico não reflete os efeitos da dispersão e das interações bióticas (ver críticas em Soberón 2010), importantes principalmente para predições em escalas espaciais finas.

Essa contextualização se faz importante, apresentando o grau de conhecimento taxonômico e de distribuição geográfica dos anfíbios e répteis da Savana Uruguia. Da mesma forma apresentamos questões relativas a incertezas entre o relacionamento das ecorregiões adjacentes do Sul da América do Sul. A definição das unidades biogeográficas é dependente de conceitos complexos como distribuição geográfica e padrões compartilhados entre diferentes grupos. A compreensão desses conceitos permite empregar ferramentas de modelagem de nicho ecológico com o devido conhecimento de seus pressupostos e limitações. Essas ferramentas se fazem importantes ao permitir a produção de mapas de distribuição geográfica de forma menos empírica do que simplesmente a união de pontos no espaço geográfico. Ainda permitem análises espaciais complexas que envolvem a identificação de áreas prioritárias para conservação e a avaliação da efetividade de unidades de conservação para anfíbios e répteis e formam a base do conhecimento desenvolvido ao longo desse trabalho.

Capítulo 1

SHARED GEOGRAPHIC DISTRIBUTION PATTERNS OF AMPHIBIANS AND REPTILES FROM THE URUGUAYAN SAVANNA ECOREGION

Formatted according to the
Biological Journal of the Linnean Society guidelines.

SHARED GEOGRAPHIC DISTRIBUTION PATTERNS OF AMPHIBIANS AND REPTILES FROM THE URUGUAYAN SAVANNA ECOREGION

Alvares¹, Diego Janisch; Ferrari², Augusto, Borges-Martins¹, M.

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

² Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande, FURG, Campus Carreiros, Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brasil.

Correspondence: Diego Janisch Alvares, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Laboratório de Herpetologia, Avenida Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail: diego.jalvares@gmail.com.

Abstract:

We accessed the geographic distribution of Amphibians and Reptiles occurring in the Uruguayan Savanna ecoregion (USE) searching for shared distributional patterns, in order to identify chorotypes and enlighten the conflicting regionalization of the Pampa province. We compiled nearly 83,000 collection records of complete geographic distributions of the 144 species of amphibians and reptiles with occurrence in the Uruguayan Savanna throughout South America. Endemicity analysis (NDM/VNDM) was implemented to identify shared geographic distribution patterns (chorotypes). General diversity patterns for the Uruguayan Savanna was also described in terms of endemic species and the degree of species shared with other ecoregions. Five amphibians (anurans) and nine reptiles (six lizards, two amphisbaenians, and one snake) are endemic to the USE. Most species from the Uruguayan Savanna ecoregion are shared with other ecoregions, even from different Major Habitats.

We recovered 38 consensus areas from 68 Individual areas resulting in 17 chorotypes after a cluster analysis. Our results indicated a complex pattern of shared geographic distributions. The limits of the ecoregion were coincident with some chorotypes, however, the traditional limits of the Pampa were not corroborated by any chorotypes. The tropical affinity of the USE was evidenced in two levels, the degree of species shared, and the pattern of chorotype recovered. Species that occurs on temperate pampa and USE were widely distributed in other ecoregions.

Keywords: Endemicity analysis, NDM/VNDM, pattern biogeography, Pampa, southern grasslands

Introduction:

At least a quarter of all terrestrial Earth surface is covered by grasslands (Bilenca & Miñarro, 2004), and traditionally little attention has been given to the conservation of grassland formations, especially when compared to forested biomes (Bond & Parr, 2010). The temperate grasslands have the lowest protection level among world's biomes, with less than 0.7% of its superficies under some kind of legal protection (Bilenca & Miñarro, 2004). The apparently uninterrupted open areas known as *Pastizales del Río de La Plata* are formed by at least two different ecoregions, Pampas from Central Argentina and Savannas of Uruguay, containing complex grasslands ecosystems (Dinnerstein 1995, Bilenca & Miñarro 2004). Only in its northern portion (equivalent to Brazilian Pampa Biome) it is estimated that occurs about 3000 plant species, with less than 1% of their area under effective protection, featuring as one of the richest and threatened grassland biomes (MMA, 2008). Ecoregions delimitation was explicitly designed to support conservation planning of global biodiversity (Olson et al., 2001). Although based on biogeographic fundamentals, terrestrial ecoregions of the world are not the result of an explicit regionalization method. These areas has been used as analytical units in several conservational, evolutive and biogeographic studies (e.g. Duarte et al., 2014; Zank et al., 2014; Saura et al., 2017; Antonelli et al., 2018) even without been designed for

this purpose. Therefore, the adequacy of the ecoregions as biogeographic research units was not tested for many taxa.

The Uruguayan Savanna ecoregion (USE) extends along the southern half of the State of Rio Grande do Sul in Brazil, the entire territory of Uruguay, and part of the province of Entre Ríos in Argentina (WWF, 2001). Recently, these grassland areas have been occupied by agriculture and silviculture activities (Overbeck et al., 2007). This, combined with the extremely small and fragmented protection areas, categorizes the ecoregion as Critically Endangered (WWF, 2001). Besides its apparently homogeneity, grassland and savanna formations usually form mosaics with forested habitats along the tropics (Bond & Parr, 2010). Several factors, can influence this pattern, for instance the climate, historical factors and human activity (Pinillos et al., 2009).

USE is positioned in the transition between tropical and temperate climates and it is limited by Atlantic Forest formations on the north, by Southern Temperate Grasslands on the south, by maritime coast line on the east and by Argentinean Mesopotamia in the confluence of Uruguay and Paraná rivers on the west (WWF, 2001). This region has been historically recognized as a distinct biogeographic unit, as the Uruguayan District from the Pampean Province (Cabrera & Willink, 1973), or the Campos Subregion from the Rio de La Plata Grasslands (Soriano et al., 1992). However, different biogeographical classifications are in part conflicting as about USE relationship with others Neotropical open areas (Cabrera & Willink, 1973; Morrone, 2017). Based on existing phytogeographical and zoogeographical studies, Cabrera & Willink (1973) proposed Pampean province as belonging to Chacoan dominion, related to temperate pampas of Argentina. This way, it ended closely related to formations as Chaco, Caatinga and Espinal provinces. Morrone (2014) regionalization corroborates classic Cabrera & Willink (1973) view (Figure 1b). However, these classifications differs from Olson *et al.* (2001) which defines USE as one ecoregion belonging to Tropical and subtropical grasslands, which includes Cerrado and Humid Chaco, but not the

Temperate grasslands that comprises the Argentinean Pampa's (Figure 1c). These discordances are mainly related to the USE position in a biogeographical transitional zone, where recent climate changes have changed the limits between tropical and temperate biotas. It is an area with complex characteristics and shared biota between, apparently, many different biogeographical zones. Recently, a study tested the biogeographical position of Uruguay based on Mayflies distribution (Dos Santos et al., 2015), and author hypothesis placed Uruguay (or meridional USE) as the southern limit of tropical affinities. This classification corresponds with Olson et al. (2001) findings, but disagrees with Cabrera & Willink (1973) and Morrone (2014).

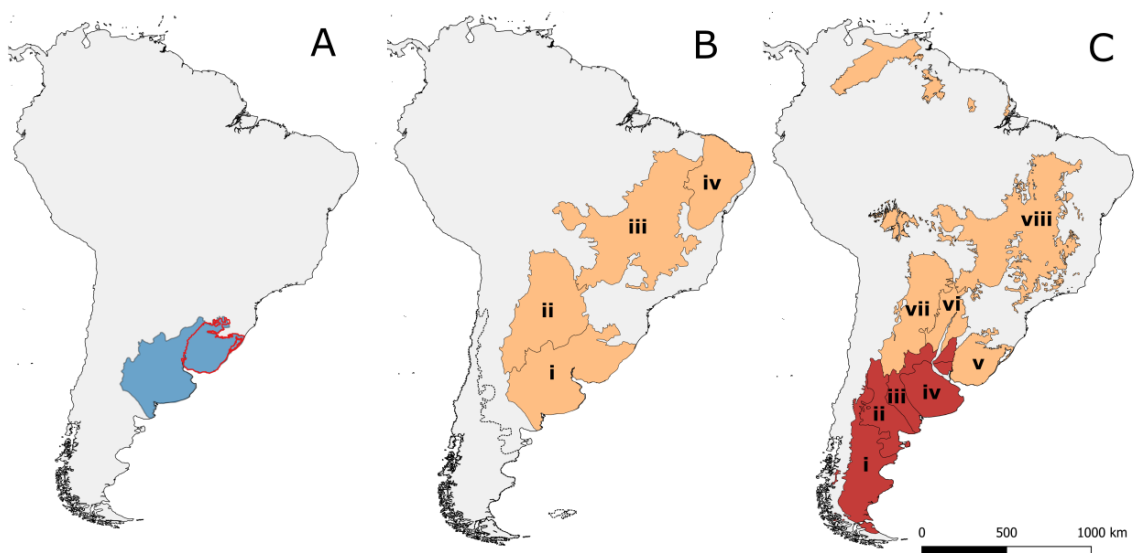


Figure 1. Location of the Rio de la Plata Grasslands and relevant biogeographical classification schemes. A) Location of the Pampean province (blue filling) and the limits of the Uruguayan Savanna Ecoregion (red line); B) Chacoan Provinces sensu Morrone (2014), i - Pampean, ii – Chacoan, iii – Cerrado, iv - Caatinga; C) Ecoregions from Temperate (red filling) and Tropical and Subtropical (orange filling) Grasslands, Savannas & Shrublands Main Habitats, sensu Olson et al. (2001), i- Patagonian steppe, ii - Low Monte, iii – High Monte, iv – Humid Pampas, v – Uruguayan Savanna, vi – Humid Chaco, vii – Dry Chaco, viii - Cerrado.

Biogeographical units are the basis for pattern description and their identification is one of the most controversial and discussed topics in the biogeography field (Passalacqua, 2015). Nowadays, several methods and criteria are used to identify distribution patterns (e.g. generalized tracks, biotic elements, chorotypes, areas of endemism, bioregions, etc.) and according to different assumptions, distinct units are operationally defined in biogeography (Ferrari 2017). Several authors recommend the use of Areas of Endemism (AE) as fundamental unit (Morrone, 1994; Deo & DeSalle, 2006; Escalante, 2015). Nevertheless, the definition of AE is until today a controversial topic (see Hausdorf, 2002; Fattorini, 2016). Hausdorf (2002) argues that concept of AE's only can be applied when vicariance is the processes which generates endemic areas. Hence, he suggested a Biotic Element (BE) approach, where BE are groups of taxa whose ranges are significantly more similar to each other than to those of taxa of other groups (Hausdorf, 2002). Fattorini (2016) argues that element is an ambiguous category that has been used to identify both a group of species defined according to the biogeographic areas they occupy and a group of species with similar biogeographic history. Therefore, chorotype categories are more appropriated term when propose to indicate groups of species merely based on their similar geographical distribution, when any assumption about their biogeographic history is made (Fattorini, 2016).

Not all methods for pattern distribution identification encompass notions of endemism (see Ferrari 2017), leading to different interpretations of their biological meaning and, consequently, their use in biogeography. Aiming to identify areas of endemism, Szumik et al., (2002) and Szumik & Goloboff (2004) proposed an optimality criterion (NDM/VNDM) based in the congruence among species distributions. Although designed explicitly to search for areas of endemism, NDM/VNDM was used to find distributional concordance among different groups of species and it was successful to recover and refining many biogeographical areas previously proposed (see Szumik et al., 2012). Those areas eventually can be interpreted as areas of endemism in a primary homology concept (see

Morrone, 2001) or even as to group species with similar ranges like in the chorotype concept (sensu Fattorini, 2016).

Amphibians and reptiles are important components of biological diversity, corresponding to about 25% of all known vertebrate species (Wilson & Reeder, 2011; del Hoyo et al., 2014, 2016; Frost, 2018; Uetz et al., 2018). These groups represent deeply distinct lineages separated by at least 370 my which represent all remaining terrestrial ectothermic vertebrates. Accordingly, these distinct groups present a wide range of morphological, ecological and geographic range characteristics, including from microendemic to widely distributed species (Vitt & Caldwell, 2013). Notwithstanding, those groups traditionally are not considered on most biogeographic regionalization schemes (e.g. Cabrera & Yepes, 1940; Fittkau, 1969; Cabrera & Willink, 1973; Olson et al. 2001; Cardoso da Silva et al., 2004). Even poorly represented in global network of protected areas, reptiles increases the conservation value of temperate grasslands, which enhances the importance of this group to recognize them (Roll et al., 2017). Information about species composition of Amphibians and Reptiles from USE come, principally, from species lists compilations from Uruguay (Achaval & Olmos, 2003; Carreira & Maneyro, 2012; Maneyro & Carreira, 2012) and the State of Rio Grande do Sul in Brazil (Lema, 1994; Kwet, 2001; Di-Bernardo et al., 2004). Geographic distribution patterns of amphibians and reptiles in the region are reasonably known, making then good models for biogeographic analyzes.

In this study we accessed the geographic distribution of amphibians and reptiles occurring in the Uruguayan Savanna ecoregion searching for shared distributional patterns, in order to identify chorotypes and to enlighten the conflicting regionalization of the Pampean province. We characterized the distribution, composition and richness of Uruguayan Savanna's amphibians and reptiles aiming to (1) compare the composition sharing levels with other related ecoregions; (2) select the best methodological approach in the NDM/VNDM (scale of analysis and parameters) given

our dataset; (3) identify chorotypes; and (4) confront them to conflicting biogeographic classifications. If the Pampean province is a relevant biogeographical unit for amphibians and reptiles, we expected to find chorotypes in conformity with its general limits. Otherwise we expect that shared Pampean species are more widely distributed, occurring also in other biogeographic units being thus part of more general biogeographic patterns. Given the small geographic range of many amphibians and reptiles, we also expect to recover restricted chorotypes which can indicate local biogeographic processes.

MATERIAL AND METHODS

Study Area

This study is focused on the Uruguayan Savanna Ecoregion (USE), one of the 867 terrestrial areas proposed by Olson et al. (2001), which occupies 363,000 km² of southern South America (Figure 1c.v). It is characterized by extensive grassland areas, some with gallery forests and palm trees savannas. These grasslands encompass many physiognomies, with different floristic composition principally influenced by geomorphology, climate and land use (Figure 2b). These properties make it one of the most diverse grassland regions of the world with about 4000 plant species (Bilenca & Miñarro, 2004). Despite its apparently homogeneity, USE is formed by at least 13 ecological systems, demonstrating a complex composition and history (Hasenack et al., 2010).

This ecoregion is characterized by its uneven climate with annual precipitation which ranges between 1000 mm in the southern part, and 1300 mm in the northern part of the ecoregion. The annual average temperature is 16 °C in the south and higher, 19°C, in the north. The landscape is relatively flat, ranging from sea level in the east coast, to elevations of about 500 meters in some areas (Figure 2a). Based on these differences Soriano et al., (1992) proposed that USE could be subdivided in northern and southern grasslands. The geological history of USE is complex coexisting

granitic formations, most of them with origin in Precambrian period, to sedimentary formations along Atlantic coastal plain formatted along last 20kys. (Bilenca & Miñarro, 2004; Da-Silva, 2009). For practical purposes, we included in the USE limits (Olson et al., 2001) the sandy fields of restinga's formations along southeastern Santa Catarina and Rio Grande do Sul (Brazil), and eastern Uruguayan Flatlands, which are part of the Atlantic Coast Restingas Ecoregion (sensu Hasenack et al., 2010)

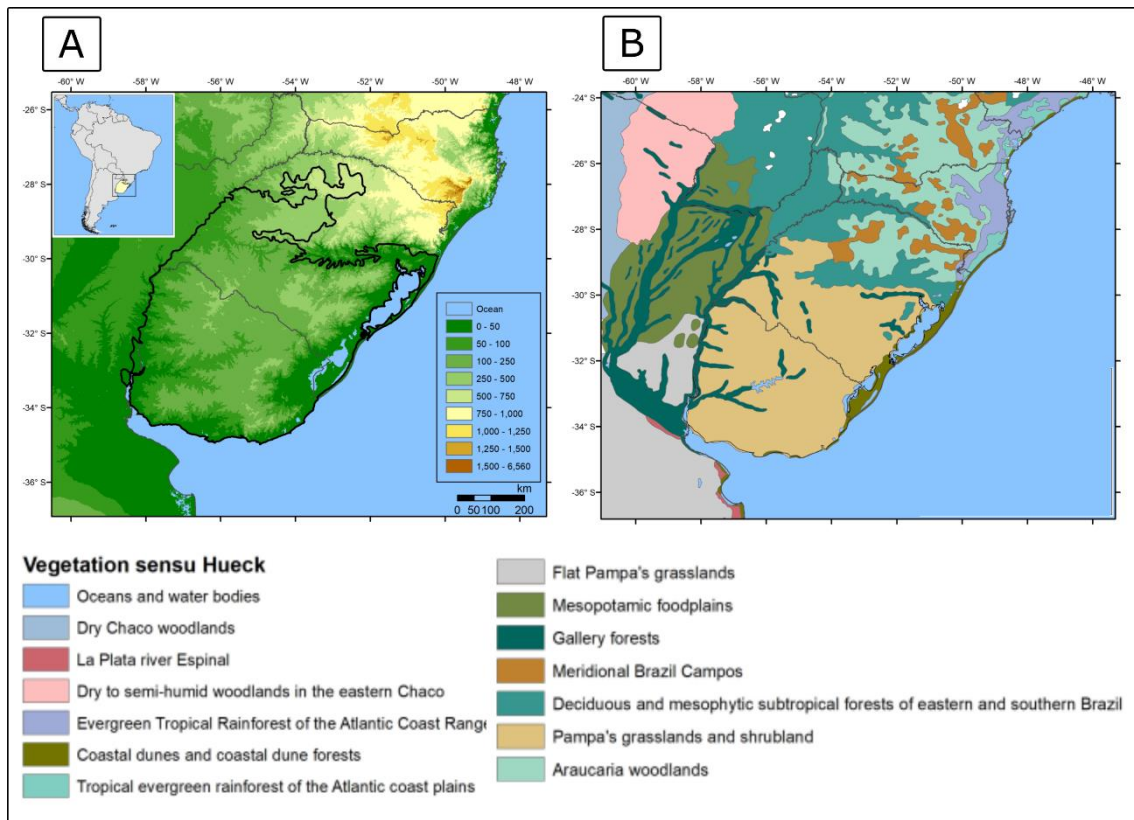


Figure 2. Map representing the study area. A, altitude variation. B, vegetation *sensu* Hueck & Siebert (1981) including adjacent formations.

Species Distribution data

Based on preliminary efforts to describe patterns of reptiles (Bérnils et al., 2008) and amphibians (Garcia et al., 2007) of subtropical and temperate portions of the neotropical region, we compiled a list of all species which occurs in the Uruguayan Savanna ecoregion (USE) (Appendix I, in Supporting

Information). Taxonomic treatment follows Frost (2018) for amphibians and Costa & Bérnils (2018) for reptiles.

Distributional records were compiled from most representative scientific collections of the region (Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP), Museu de Ciências Naturais /SEMA (MCN), Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), and Sección de Zoología de Vertebrados da Facultad de Ciencias de Montevideo (ZVCB)), and literature selecting studies after the following criteria: (1) studies of taxonomic revision that contained 'supporting information'; (2) verified records from major herpetological collections from Brazil, Uruguay, and Argentina; (3) maps from atlas to complement distribution outside USE when necessary. In many cases GPS coordinate of collection site were not available, and coordinates were retrieved at a more specific level from gazetteers and software: SpeciesLink – GeoLoc (available on <http://slink.cria.org.br/geoloc>) and Google Earth PRO (Google, 2018).

Amphibian richness on USE were represented by 61 species of two orders (59 Anura and 2 Gymnophiona), ten families (Alsodidae, Bufonidae, Ceratophrydae, Hylidae, Leptodactylidae, Microhylidae, Odontophrynidae, Phyllomedusidae, Siphonopidae and Typhlonectidae), and 23 genera. Hylidae and Leptodactylidae were the most richly represented families with 33% (N = 20) and 28% of the species (N = 17), respectively. Concerning reptiles, 91 species were recorded, representing three orders (85 Squamata, 5 Testudines and 1 Crocodylia), 20 families (Alligatoridae, Amphisabaenidae, Anguidae, Anomalepididae, Boidae, Dipsadidae, Elapidae, Gymnophthalmidae, Leiosauridae, Leptotyphlopidae, Liolaemidae, Mabuyidae, Phyllodactylidae, Teiidae, Tropicuridae, Typhlopidae, Viperidae, Chelidae, Emydidae) and 44 genera. Dipsadidae and Colubridae were the most richly represented families with 44% (N = 40) and 8% (N = 7) of the species, respectively.

All species occurring in the USE had its total geographic distribution considered even outside ecoregion limits. Aiming to minimize analytical noises, seven species (see Appendix I, in Supporting

Information) with explicitly taxonomy problems (e.g. species complex) were excluded from NDM analysis. However, they still contributed to composition and richness descriptions. So, our analytical database to chorotype analysis includes 82,830 georeferenced records of 58 Amphibians and 86 Reptiles species.

Composition, Richness and Endemic species

To access richness patterns and shared composition, we used the package SpeciesGeoCoder version 1.04 (Zizka, 2015) in R environment version 3.3.1 (R Core Team, 2018). The study region limits (48—60° W; 27—35° S) was divided into multiple grid-sizes from 0.5° to 2° by 0.1° steps and for each size it was computed the species richness, no data cells and total number of cells. The function SpeciesGeoCoder was used to access shared USE Amphibians and Reptiles composition between adjacent ecoregions. Operationally, we considered endemic those species with distributional records fully or largely coincident with USE limits (e.g. Da Silva 1997; Nogueira *et al.* 2011). Smallest grid-sizes have graticules with richness between 1 and 94 species and almost 13% of grids with species absence, while largest grid-sizes have richness varying between 62-108 and just 6.25% of grids with absences (Figure 3).

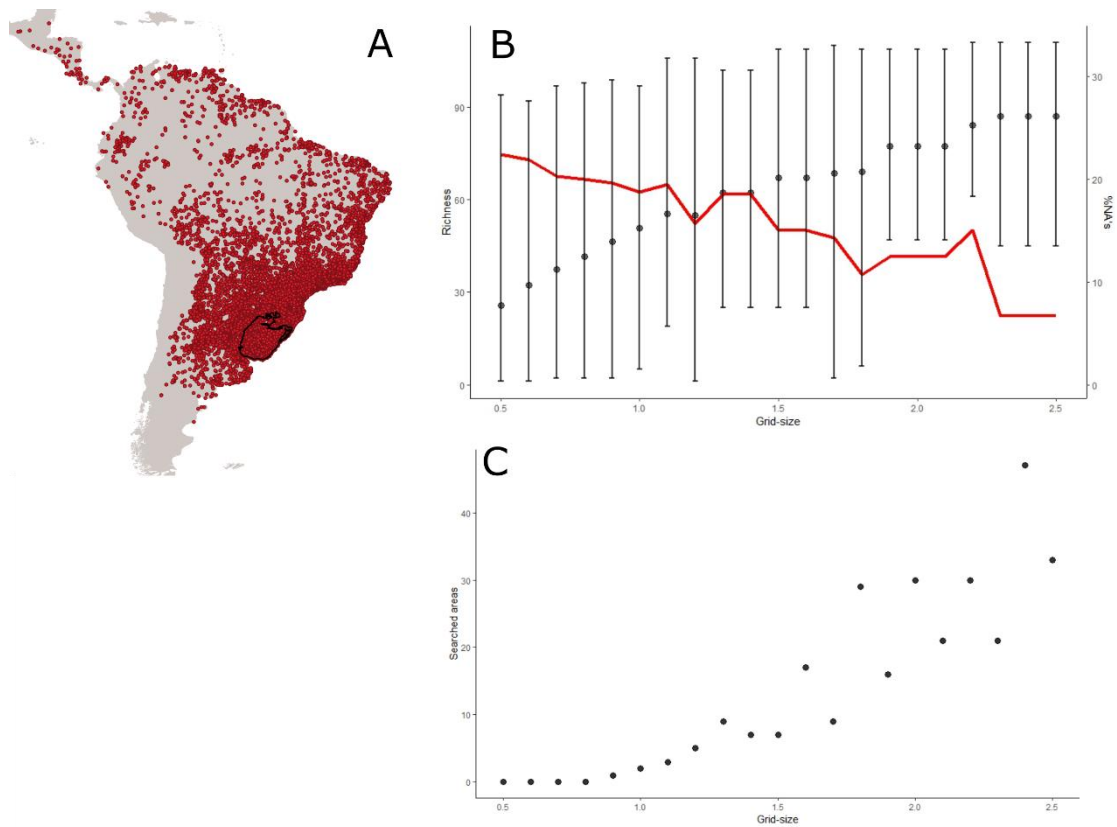


Figure 3. Grid-size effects under different analytical aspects. A) General map showing records density on South America. B) Grid-size influence on species richness and cells without amphibians and reptiles' records; Dark-gray points represent mean richness and bars represents minimum and maximum ranges, Red line show percentage of pixels without any record. C) Grid-size influence on searched areas applying Ribeiro et al. (2014) approach.

Endemicity analysis (NDM/VNDM)

Grid-size is a parameter pre-defined by each author before analysis. Finer scales provide most detailed areas and can help to recover disjunct and local areas of endemism, whereas larger grid scales identify broad patterns but can lead to artificial congruence between species and areas (Casagrande et al., 2009). A lack of clear criterion for choosing beforehand grid size leads most

authors to test more than one option and consider endemic areas those that appear in all grid sizes as more robust hypotheses of endemism (Aagesen et al., 2009; Hoffmeister & Ferrari, 2016). Here we apply a method based on sequential consensus tests using default settings on NDM/VNDM seeking to define the best grid-size value before analysis (Ribeiro et al., 2014).

In a first step we defined squared grid sizes from 0.5° to 2.5° , with steps of 0.1° ; for each grid size, we computed consensus areas provided by cut-off values from 5% to 100% with steps of 5% and each value was divided by the total search areas. To these values we fitted an exponential function saving one exponential growth rate, named here as “b”, to each grid size. To all b values we fitted a sigmoid function looking for the saturation point of such logistic curve. This value was defined as an integer grid size whose value corresponds to less than 3% of the upper asymptote for the slope exponent. Grid-size pre-analysis selection indicated a value between 2.3 and 2.4 degrees as best grid-size choice (asymptote of sigmoid function = 0.2375), however this result makes impossible to compare AE’s inside ecoregion (Appendix II, in Supporting Information). So here we made exploratory measures (Figure 3b) from many grid-sizes and chose to compare two grid sizes (latitude/longitude): $1^\circ \times 1^\circ$ and $1.5^\circ \times 1.5^\circ$ aiming to capture AE’s with different characteristics.

Although the large number of records in our database, sampling effort is not equally distributed on space. Besides that, some species are rarer and harder to sample. In this way, the absence of a species in a determinate place may not reflect the truth absence of it, which could lead to biases. Aiming to overcome such bias, NDM offers two grid-filling options: “Radius fill/Radius assumed” where a user-defined radius (expressed as a percentage) is used to extrapolate the species distribution (points) to adjacent grid cells and; “Auto-fill”, which defines a maximum polygon for each species aiming to transform species distribution points into continuous distribution (automatically filled by NDM) (Szumik & Goloboff, 2004). “Radius fill/Radius assumed” option was employed here with two different values (see Figure 4 for details).

Endemicity analysis can generate numerous areas of endemism, often differentiated only in few cells and/or species. Different user-defined parameters combinations increase the number of potential areas making an area comparison extremely difficult. Thus, NDM implement two consensus rules; the strict consensus and flexible consensus. The strict consensus rule is the most appropriate option once it guarantees that at least some species will be shared between all individual areas (Hoffmeister & Ferrari, 2016).

The search was run with permutation of two grids at a time, with 50 replicates, holding areas that contained at least 50% of exclusive endemic species. The edge proportions option was employed, and the strict consensus was estimated combining areas that share at least 50% of species. The NDM/VNDM input file is provided in the Supporting information (Appendix II, in Supporting Information). Aiming to find Individual Areas with different characteristics and principally to lead with spatial sampling bias we used Hoffmeister & Ferrari (2016) metaconsensus approach with modifications (Figure 4). We performed six analyses named with letters in alphabetical order (A,B...) where each grid size ($1^{\circ} \times 1^{\circ}$ or $1.5^{\circ} \times 1.5^{\circ}$) are combined with each Radius fill/Radius assumed possibility (no fill/assume, 50/100 and 100/100). Each consensus associated with a specific analysis received a number (e.g. A2 refers to analysis A, consensus area 2). Search parameters remained the same, except when using Radius fill/Radius assumed. Areas with at least two endemic species and an endemicity index >1 were saved, and only species with minimum species score >0.3 contributed to a potential endemic area. Grid origin was fixed in $x = -96.859$ and $y = -22.664$.

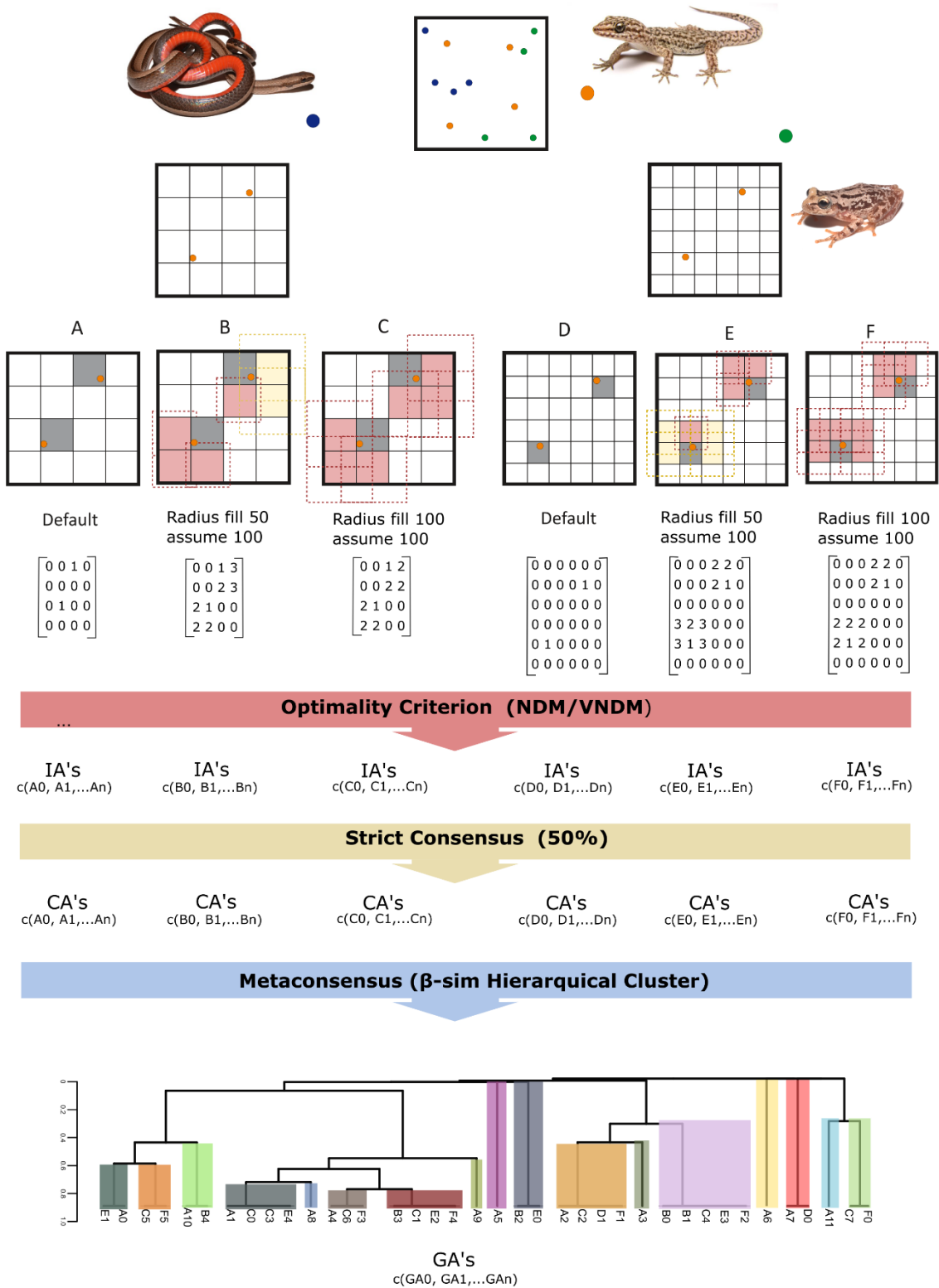


Figure 4. General overview of the NDM/VNDM analyses performed to recover amphibian and reptiles chorotypes in the Uruguayan Savannas, following Hoffmeister & Ferrari (2016) approach with

modifications. IA, Individual Area; CA, Consensus Area; GA, Group of Consensus Areas. Lizard, *Homonota uruguayensis*; Snake, *Psomophis obtusus*; Toad, *Julianus uruguayus*.

Defining Chorotypes

The metanalysis approach lead to find Consensus Areas (CA) with different characteristics, at the same time many equal areas are recovered in more than one analysis, artificially increasing the number of resulting areas (Hoffmeister & Ferrari, 2016). Aiming to compare these six analyses and principally, to deal with redundant areas we calculated pairwise Simpson dissimilarity index (β -sim), with the species that contribute to each consensus. This index does not take species absence into account and, unlike other similarities index (like Jaccard and Sørensen) is not sensitive to major differences in species richness (Kreft & Jetz, 2010, Linder et al. 2012). Each consensus area was clustered by applying the hierarchical unweighted pair-group method with arithmetic averages (UPGMA) classification algorithm to β -sim similarity matrix. Analyses were conducted in R environment version 3.3.1 (R Development Core Team, 2018), using the packages *vegan* (Oksanen et al., 2011), *cluster* (Maechler et al., 2011) and *raster* (Hijmans et al. 2013).

RESULTS

Endemism and Shared species

We detected five amphibians (anurans) and nine reptiles (six lizards, two amphisbaenians, and one snake) endemic to the Uruguayan Savannas Ecoregion: *Melanophryniscus langonei*, *Melanophryniscus montevidensis*, *Melanophryniscus pachyrhynus*, *Melanophryniscus sanmartini*, *Phyllomedusa iheringii*, *Amphisabena munoai*, *Amphisbaena darwini*, *Anisolepis undulatus*, *Calamodontophis paucidens*, *Contomastix charrua*, *Homonota uruguayensis*, *Liolaemus*

arambarensis, *Liolaemus gardeli*, and *Ophiodes enso*. Most species from the USE are shared with other ecoregions, even from different Major Habitats. About 81% of the USE amphibians and reptiles also occurs in the Alto Parana Atlantic Forest (APAF), which is the ecoregion that shares more species with the Uruguayan Savanna (48 amphibians and 76 reptiles). However, other 10 ecoregions also share more than 50% of the USE amphibians (9 ecoregions) or reptiles (7 ecoregions) species, including the Humid Pampas and the Espinal (Figure 5).

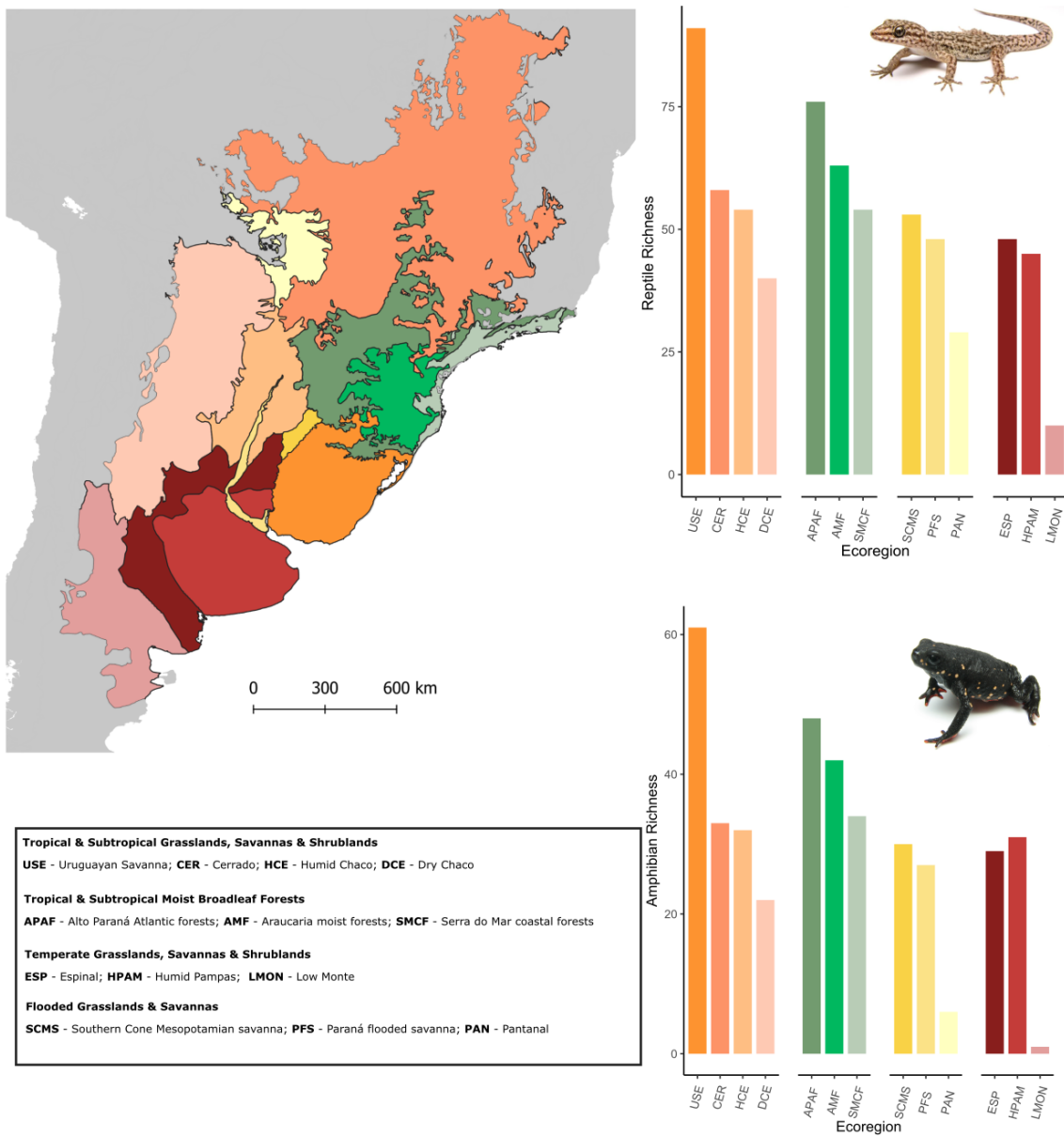


Figure 5. Richness of Amphibians and Reptiles from the Uruguayan Savanna Ecoregion and the similarity with other relevant ecoregions based on the absolute number of shared species (USE species occurring in other ecoregions). Ecoregions are grouped by Major Habitats and colors in bar chart correspond to respective ecoregions on the map. Lizard, *Homonota uruguayensis*; Toad, *Melanophryniscus montevidensis*.

NDM/VNDM

The six analyses resulted on 38 consensus areas from 68 individual areas (Appendix IV in Supporting Information). The index of endemism (IE) of consensus areas vary from 1.193 to 6.087, including between two to nine species defining them (Table 1). From 143 species included, only 43 (30%) support at least one area. The number of Individual Areas (IA) from each analysis ranged from 4 to 24 and was greater in the larger grid-size, except for analysis with fill option 100/100 (C and F), which generated the same number of areas (Table 1). The Number of cells per IA ranged from 5 to 98 with the Mean Number of Cells ranging from 20.5 to 31.1. The number of species defining areas ranged from 2 to 8, with more species contributing to the scores in the analysis with bigger grid size.

Table 1. Summary of results of analyses A–F, including the number of individual areas (IAs); number of consensus areas (CAs); minimum, maximum, and mean index of endemism (IE) for the CA; minimum, maximum, and mean number of cells and species present in the CA

Analysis	Grid	Fill/Assume	IA	CA	IE (min-max)	IE (mean)	Number of cells per area (min-max)	Mean number of cells	Species (min-max)	Species (mean)
A	1.5°	-	24	12	1.363-5.620	3.142	5-55	20.708	2-8	4.75
B	1.5°	50/100	9	5	1.257-6.087	3.312	7-54	20.555	2-8	5
C	1.5°	100/100	12	8	1.342-5.987	3.669	9-61	28.416	2-7	4.916
D	1°	-	4	2	1.411-2.151	1.732	9-47	24.600	2-3	2.4
E	1°	50/100	7	5	1.193-2.666	1.862	12-64	30.142	2-4	2.714
F	1°	100/100	12	6	1.342-2.576	1.962	9-98	31.166	2-3	2.583
total			68	38						

Shared chorotypes of amphibians and reptiles

The 38 consensus areas obtained through NDM/VNDM six analyses are to some extent redundant, and some areas were defined from the same set of species (Appendix III, in Supporting Information). Redundancy was expected given our analytical approach (combination of grid size x grid-filling options). A UPGMA clustering analysis based on β -sim similarity allowed the recognition of 17 Groups of Consensus Areas (GA, Figure 6). The clustering approach generated a nesting effect, grouping areas defined by few species as subsets of areas determined by more species (see example of one GA composition in Figure 7).

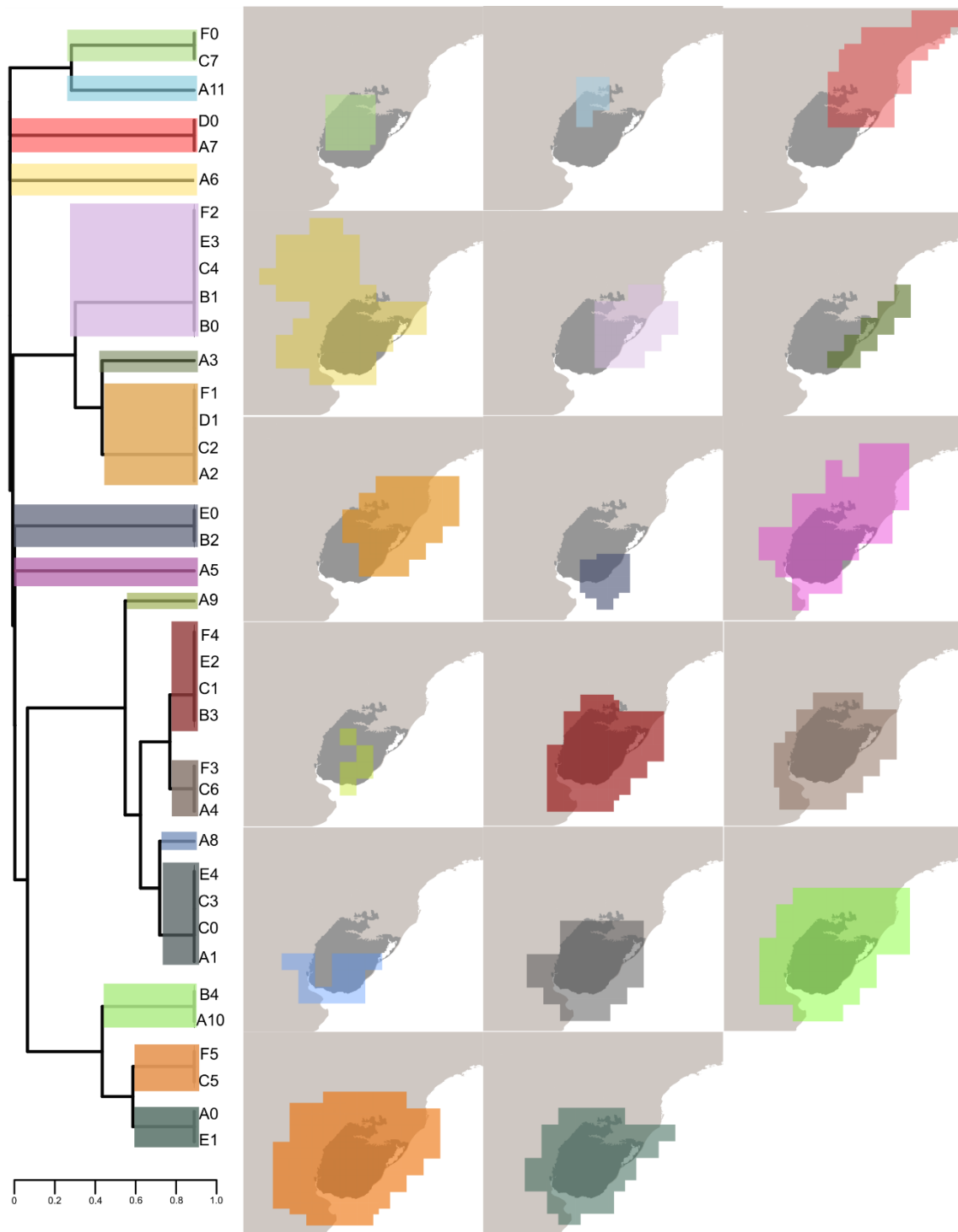


Figure 6. Groups of Consensus Areas (GA) based on β -sim UPGMA clustering of Consensus Areas (CA) for the Uruguayan Savanna amphibians and reptiles. Maps for each GA represent the overlay of CA's limits.

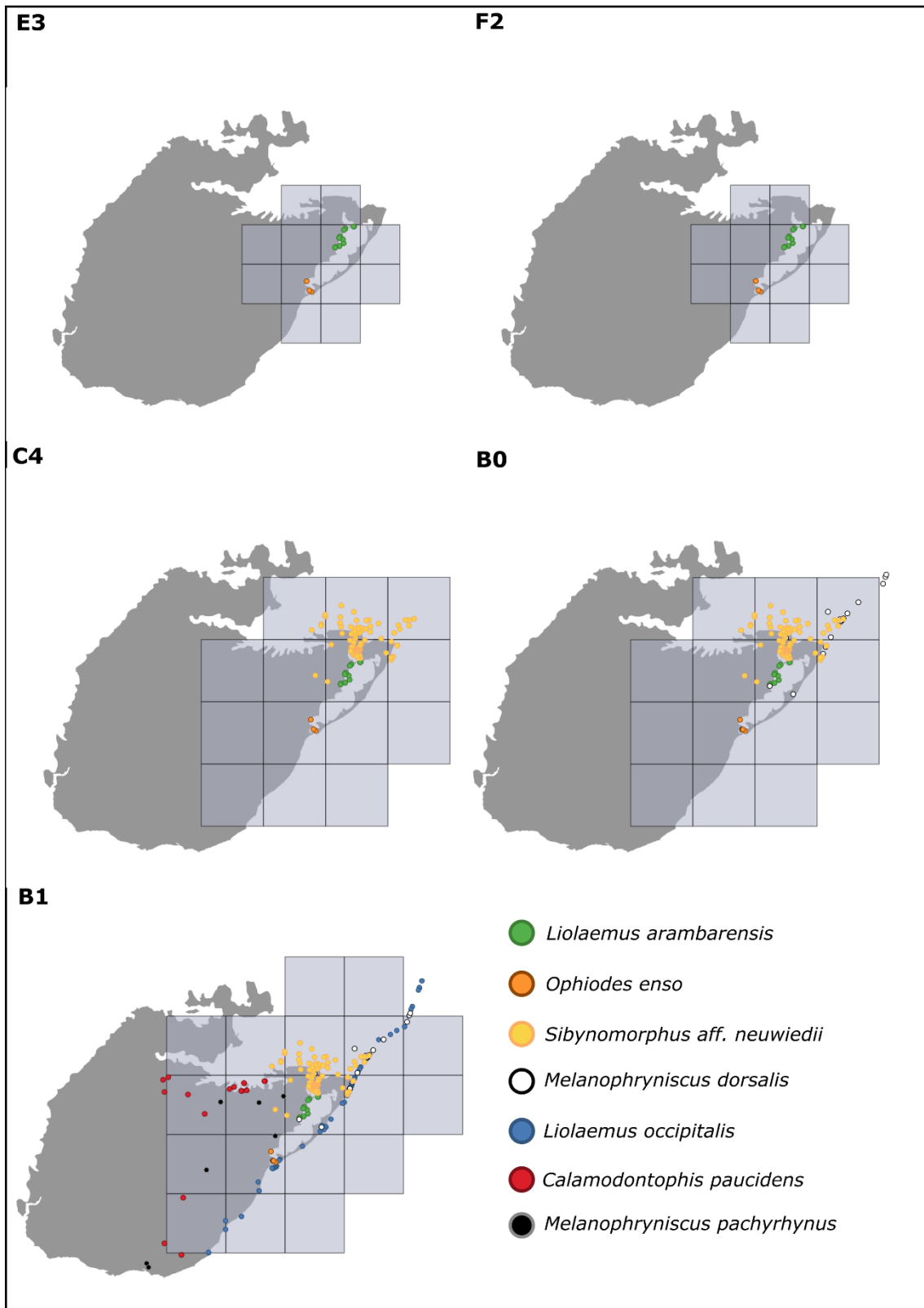


Figure 7. Example of Group of Consensus Areas for the Uruguayan Savanna amphibians and reptiles formed by β -sim UPGMA clustering. Areas E3 and F2 are defined by a species subset of C4, B0 and B1

analysis. These patterns only were recovered when fill/assume and grid-size increase congruence between species distributions.

DISCUSSION

Endemism and Shared species

The great diversity of species and ecosystems in South America leads to very high levels of endemism (Turchetto-Zolet et al. 2012). Small terrestrial animals with low dispersal capabilities, like most amphibians and reptiles, use to have small geographic distributions, what make then good choice models for the recovery of endemism areas in finer scale biogeography studies. Uruguayan Savanna Ecoregion (USE) delineation encompasses a mosaic of natural grasslands, gallery forests, submontane forests and palm savannas under a complex geological history at the same biogeographical unit. This complexity also is demonstrated through the identification of 13 different ecological systems in the USE (Hasenack et al. 2010). Amphibians and reptiles identified as endemic species of USE represents about 10% of the total richness of the ecoregion. This degree of endemism is much lower than was reported to amphibians and reptiles in the Atlantic Forest (about 90% and 70% respectively) (Rossa-Feres et al., 2017; Tozetti et al., 2017) and Cerrado (about 50% and 36% respectively) (Nogueira et al., 2011; Valdujo et al., 2012; Azevedo et al., 2016).

USE position in a transitional zone under influenced by tropical forested biomes and subtropical and temperate grasslands influences the degree of endemism observed. For example, Atlantic Forest formations extend south until around 32°S, extending over a great part of USE territory, strongly influencing its composition. At the same time much of their area are composed by the southern grasslands ("Campos Sulinos"), a forest-grasslands mosaic that extends to the north until São Paulo (23°S) (Overbeck et al., 2007). On the extreme west the USE receives influence of Espinal formations. In the east, its Atlantic coast is characterized by recent pioneer formations originated by pleistocenic marine transgressions. These vegetational transition zones were highly influenced by recent climate

changes during the Pleistocene. In general, pleistocenic glaciations resulted in drier and cooler global climate, forcing forest biomes to retract their distribution in Equatorial direction. This climatic condition generated a landscape dominated by grasslands on southern Brazil and Uruguay. On the last 6000 years, climate became wetter and hotter, supporting forest expansion over grasslands (Behling 2002), generating a dynamic grassland-forest interface. First described as a driver mechanism to explain amazon diversity (Haffner 1969), the Pleistocene refugium hypotheses has been extended to explain phylogeographic and geographic distribution patterns in other biomes (Carnaval & Moritz, 2008; Carnaval et al., 2009; Thomé et al., 2010, Porto et al. 2013).

Endemic species of amphibians and reptiles from the USE occupies several habitats and different geographical distributions along the ecoregion limits. Amphibian endemics are dominated by four species of small terrestrial bufonid toads from the genus *Melanophryniscus*, which occurs mainly in grasslands habitats. Most species of *Melanophryniscus* have naturally restricted geographic distributions (Zank et al., 2014). Unfortunately, a phylogeny of the genus is not available, preventing any conclusions about habitat affinities and evolution. The endemic treefrog *Phyllomedusa iheringii*, however, belongs to a group of species associated with the Atlantic Forest (Brunes et al., 2010), reinforcing the importance of forest elements inside the USE. Among the reptiles, at least three species (*Liolaemus arambarensis*, *L. gardeli*, *Contomastix charrua* and *Ophiodes enzo*) have microendemic distributions, and two of them (*L. arambarensis* and *O. enzo*) are associated to the Atlantic coastal plain, while *L. gardeli* only occurs in sand dunes along the Tacuarembó river. The three species of *Liolaemus* represent an exemple of temperate pampean and patagonian element (Esquerre et al. 2018, Villamil et al. 2019). The phyllodactylid lizard *Homota uruguayensis* belongs to the Borelli group, being the oldest species from this group, with sister species occurring in a Dry Chaco ecoregion (Moranto et al. 2014). Unfortunately, phylogenies for the genus *Amphisbaena* and *Ophiodes* are not available, preventing any conclusions about the affinities of the endemic species.

Different degrees of fauna similarity with adjacent biogeographic formations were previously identified by different authors (Lema, 1994; Garcia et al., 2007; Bérnils et al., 2008). Amphibians and reptiles have the same general pattern of shared species between Major Habitats in southern South America. Following the classical biogeographic classification of Cabrera & Willink (1973) and also Morrone (2014), we expected more influence of species from grasslands habitats (Tropical or Subtropical) on herpetofauna composition. However, most reptiles and amphibians from the USE also occurs in Alto Parana Atlantic Forests (APAF) ecoregion - more than shared with ecoregions from Tropical and Subtropical Grasslands and Temperate Grasslands. This pattern agrees with the results of Dos Santos et al., (2015) to mayflies distribution, were the meridional USE (Uruguay country) species have tropical afinities.

Analytical parameters and their effects

Grid size has important effect on the discovery of distributional patterns. In general, small cells provide more detailed areas, but at the same time evidence some data bias (e.g. maximizing distributional omission errors) (Casagrande et al., 2009). Conversely, larger cells allow the inclusion of more species in each cell, maximizing shared patterns between species and increasing IE values (Szumik & Goloboff, 2004). The use of different grid sizes is indicated as the best option because allows the exploration of distributional patterns in different scales (Aagesen et al., 2009, 2012; Casagrande et al., 2009; Navarro et al., 2009, Hoffmeister & Ferrari, 2016). However, this approach generates many areas, hindering comparison and description of the areas. Some authors argue to define the best grid size before analysis; the approach used here followed Ribeiro et al. (2013) suggesting a 2.4° x 2.4° grid size. This resolution does not allow the search for chorotypes inside the USE. To our knowledge, just two papers, using NDM approach since 2014, applied Ribeiro et al. (2014) method (see Klassa & Santos 2015, Klassa & Santos 2018). Both works have in common

continental and worldwide scales, property also present in Ribeiro et al. (2014) database. Other studies focused in more regional scales do not have applied this method (e.g. Amorim & Santos 2018). For cost effectiveness, it is worth evaluating before applying Ribeiro et al. (2014) method if it is adequate for the database characteristics and analytical design scale. Our results suggested that their solution is not appropriate for fine scale designs. The best approach in these cases is to make a good exploratory data analysis before defining NDM parameters. Descriptors like the percentage of cells with no data, Richness distribution and the number of searched areas in a grid-size range can evidence data characteristics and help to identify the approaches that recover more potential Endemic Areas.

Based on our taxa diversity and the high density of records, we expected that fine resolution areas would perform better in the NDM analysis. Despite this, grid-sizes smaller than $1^\circ \times 1^\circ$ were inefficient to find Individual Areas (IA). In these cases, aiming to increase the congruence of areas, the most common alternative is to use fill options. The use of fill/assume options on NDM tends to increase the number of species included, thus increasing Index of Endemism (IE) (Szumik & Goloboff, 2004). However, filling extrapolation brings the risk of maximizing incongruence too. For instance, when a species has geographic distribution adjusted with any possible area, and have few points out of that area, filling options will decrease endemism score until a limit (here 0.3) were that species stop contributing to the IE. Otherwise, Radius fill /Radius assumed extrapolation may not be the best option to deal with data bias. Species distribution modelling (SDM) methods has been used recently, as a less empirical extrapolation method and can be used as a tool to improve search of areas of endemism (see Escalante et al., 2007, 2009a, 2009b). Combined ecological niche models and NDM approaches proved an important tool to find areas of endemism previously unidentified to Mexican mammals, even though recovering in general fewer areas than when fill/assume options were used (Escalante et al., 2009b).

The use of an optimality criterion on chorotype search implies multiple solutions when the database includes ambiguous patterns (Aagesen et al., 2013). The use of a strict rule (strict consensus) with a 50% shortcut, ensures that at least some species are shared by all the individual candidate areas (Aagesen et al., 2013). Besides this, the combination of different parameters results in the recovery of a large number of areas. Combination of β -sim and UPGMA were already explored as methods for biogeographic regionalization (Kreft & Jetz, 2010). Beta-sim index (β -sim) is richness independent thus, different from other similarity indices (like Sørensen and Jaccard), least affected by the variation in richness and species absence. The use of β -sim index, with hierarchical clustering by UPGMA, generated a nesting effect on our areas. Areas recovered without Radius fill/Radius assume extrapolation were grouped with those with greater values of fill/assume, which in general have more species included. Our results indicated that the clustering procedure is a necessary step to compensate for the large number of partially redundant areas, recovered as an artifact of multiple parameters searches.

Shared chorotypes of amphibians and reptiles

In general, biogeographic regions are a representation of the geographical space hierarchically divided into units formed by shared taxa patterns. Thus, biogeographical classifications are fully dependent on the geographic distribution of the organisms used to delimit it. Ecoregions on the other hand incorporate climatic and ecological factors on this definition but have been used as biogeographical units in several studies. Studies looking for congruent endemism patterns focused in shared patterns between distinct evolutionary groups and using local scale are scarce on Neotropical region (e.g. Szumik et al. 2012; Azevedo et al. 2016). The main result of our analysis is the recovery of approximated limits of Uruguayan Savanna Ecoregion based in distributional congruence of Amphibians and Reptiles contributing to support it as biogeographical unit significant for these groups. We could recognize at least three Group Consensus Areas congruent with approximate USE

limits (Groups Consensus Areas F4+E2+C1+B3, F3+C6+A4 and E4+C3+C0+A1; Figure 6). They are formed by 11 consensus areas and include eight exclusive species from USE widely distributed in the ecoregion (Supporting Information, Appendix III and IV). However, it was especially noteworthy the non-recovery of a chorotype that could represent the traditional limits of the Pampa (Cabrera & Willink, 1973; Morrone 2014). Despite the significance of this biogeographical unity for other taxa (Cabrera & Willink, 1973), our results suggested that the limits of the Pampa are not corroborated by shared distribution pattern of amphibians and reptiles.

South American diversification processes, in general, cannot be attributed to a unique mechanism or period (Rull 2011). Major, and older geological events have shaped continents and oceans principally in the Pliocene/Miocene (Graham 2009; Cavallotto et al. 2011). Latest, climate changes and associated glaciations during Pleistocene affected basins, shorelines creating complex scenarios for species diversification (Antonelli & Sanmartin 2011; Aragon et al. 2011). There is consensus that climatic and orogenic events have contributed to shape current biological diversity and distribution of modern species (Turchetto-Zolet et al. 2013). In general, most studies showed that herpetofauna have an early intraspecific lineage split during the Pliocene and/or Miocene (see Turchetto-Zolet et al. 2013 for a revision). During the Middle Miocene and Late Miocene at least three successive marine transgressions formed the “Paranean sea” cutting actual USE territory and isolating Uruguayan Savannas and Argentinean Pampas. This period also coincides with the increase of equator-to-pole thermal gradient, and this cold trend is attributed to be a result of the combination of Andean uplift and Western Antarctic glaciation (Ortiz-Jaureguizar et al 2006). During Late Miocene–Early Pliocene (ca. 11–3Ma) the surface flooded by “Paranean Sea” was succeeded by spread plains since Patagonia to upper Amazon basin (Marshall et al., 1983; Pascual et al., 1996). These new habitats lead this period to be known as “the Age of the Southern Plains” (ASP, see Pascual and Bondesio, 1982; Ortiz-Jaureguizar, 1998). ASP coincides with complete uplift of the Patagonian Andean Cordillera and glacial advance. Thus, during the ASP the climate was cooler with more

marked seasonality that in the Middle Miocene. Pleistocene climatic changes have been demonstrated to be important driver to influence demography and distribution of some species in South America. While climate was changing to drier conditions, the geographic ranges of species associated with forest habitats was reducing, favoring the expansion of grasslands and savannas (Refuge Theory, see Haffer 1969; Bennett & Provan 2008). Phylogeographic studies showed that species associated with open vegetation ecosystems show complex responses to climatic oscillation, with tendency to expand, to maintain or to shrink their distributions during glacial cycles (Turchetto-Zolet et al. 2013).

We can interpret that the chorotypes of amphibians and reptiles recovered are the result of the historical interplay between deep and shallow drivers (Antonelli, 2017) where geomorphological changes (represented by historical changes that shaped current topography) and climate oscillations (delimiting habitats or vegetational types) act shaping diversity. We demonstrated that the tropical affinity of the USE is evidenced in two levels, the degree of species shared, and the pattern of chorotype recovered. Species that occurs on temperate pampa and USE were widely distributed in other ecoregions showing that those two units do not share exclusive elements. The identification of chorotypes and spatial framework discussed herein is the base to understanding the biogeographical processes that shaped the Uruguayan Savanna diversity.

References

- Aagesen L, Szumik C, Goloboff P. 2012. Consensus in the search for areas of endemism. *Journal of Biogeography*, 40: 2011–2016.
- Aagesen L, Szumik CA, Zuloaga FO, Morrone JJ. 2009. Quantitative biogeography in the South America highlands - Recognizing the Altoandina, Puna and Prepuna through the study of Poaceae. *Cladistics*, 25: 295–310.

- Achaval F, Olmos AJ. 2003. *Anfibios y reptiles del Uruguay*. Montevideo.
- Amorim DS, Santos CM. 2018. Flies, endemism, and the Atlantic Forest: a biogeographical study using topographic units of analysis. *Australian Systematic Botany*, 30(6): 439-469.
- Antonelli A, Sanmartín I. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, 60(2): 403-414.
- Antonelli A. 2017. Biogeography: drivers of bioregionalization. *Nature Ecology & Evolution*, 1(4): 0114.
- Antonelli A, Zizka A, Carvalho FA, Scharn R, Bacon CD, Silvestro D, Condamine FL. 2018. Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(23): 6034-6039.
- Azevedo JAR, Valdujo PH, Nogueira C. 2016. Biogeography of anurans and squamates in the Cerrado hotspot: coincident endemism patterns in the richest and most impacted savanna on the globe. *Journal of Biogeography*, 43(12): 2454-2464.
- Behling H. 2002. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177(1-2): 19-27.
- Bennett, KD, Provan J. 2008. What do we mean by 'refugia'? *Quaternary Science Reviews*, 27(27-28): 2449-2455.
- Bérnils RS, Giraudo AR, Carreira S, Cechin SZ. 2008. Répteis das porções subtropical e temperada da região Neotropical. *Ciência e Ambiente*, 35: 101–136.
- Bilenca D, Miñarro F. 2004. *Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. Funación Vida Silvestre Argentina.
- Bond WJ, Parr CL. 2010. Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy

- biomes. *Biological Conservation*, 143: 2395–2404.
- Brunes TO, Sequeira F, Haddad CFB, Alexandrino J. 2010. Gene and species trees of a Neotropical group of treefrogs: Genetic diversification in the Brazilian Atlantic Forest and the origin of a polyploid species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57: 1120–1133.
- Cabrera A, Yepes J, Wiedner CC. 1940. *Historia natural ediar: mamíferos sud-americanos (vida, costumbres y descripción)*. Compañía Argentina de editores.
- Cabrera AL, Willink A. 1973. *Biogeografía de América Latina*. 120pp.
- Cardoso da Silva JM, Cardoso de Sousa M, Castelletti CHM. 2004. Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic forest, South America. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 85–92.
- Carnaval AC, Moritz C. 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 35(7): 1187-1201.
- Carnaval AC, Hickerson MJ, Haddad CF, Rodrigues MT, Moritz C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, 323(5915): 785-789.
- Carreira S, Maneyro R. 2012. *Guía de reptiles del Uruguay*.
- Casagrande MD, Arias JS, Goloboff P, Szumik CA, Taher LM, Escalante T, Morrone JJ. 2009. Proximity, interpenetration, and sympatry networks: A reply to dos santos et al. *Systematic Biology*, 58: 271–276.
- Cavallotto LJ, Violante AR, Hernandez-Molina JF. 2011. Geological aspects and evolution of the Patagonian continental margin. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103: 346–362.
- Costa HC, Bérnils RS. 2018. Répteis do Brasil e suas unidades federativas: lista de espécies. *Herpetologia Brasileira*, 7:11–57.
- Silva JMCD. 1997. Endemic bird species and conservation in the Cerrado Region, South America.

Biodiversity & Conservation, 6: 435-450.

da-Silva AAS. 2009. Geologia do Quaternário continental do RS: estado da arte e perspectivas de trabalho. *Quaternário do Rio Grande do Sul: Integrando Conhecimentos* (ed. by A.M. Ribeiro, S.G. Bauermann, and C.S. Scherer), Sociedade Brasileira de Paleontologia, Porto Alegre: 81–93.

del Hoyo J, Collar N, Christie DA, Elliott A, Fishpool LDC. 2014. HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World.

Deo AJ, DeSalle R. 2006. Nested areas of endemism analysis. *Journal of Biogeography*, 33(9): 1511-1526.

Di-Bernardo M, Borges-Martins, M, Oliveira RB de. 2004. Proposed deletion of eight species of snakes from the Brazilian State of Rio Grande do Sul herpetofauna. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, Série Zoologia*, 17: 45–50.

Dinerstein ED, Olson DM, Graham DJ, Webster AL, Primm AS, Bookbinder MP, Ledec G. 1995. *A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean*. Washington D.C., The World Bank & WWF, 129pp.

Dos Santos DA, Emmerich D, Molineri C, Nieto C, Domínguez E. 2015. On the position of Uruguay in the South American biogeographical puzzle: insights from Ephemeroptera (Insecta). *Journal of Biogeography*, 43(2): 361-371.

Duarte LDS, Both C, Debastiani VJ, Carlucci MB, Gonçalves LO, Cappelatti L, Seger GDS, Bastazini VAG, Brum FT, Salengue EV, Bernardo-Silva JS. 2014. Climate effects on amphibian distributions depend on phylogenetic resolution and the biogeographical history of taxa. *Global Ecology and Biogeography*, **23**: 213–222.

Escalante T, Sánchez-Cordero V, Morrone JJ, Linaje M. 2007. Areas of endemism of Mexican Terrestrial mammals: A case study using species' ecological niche modeling, parsimony analysis

- of endemism and goloboff fit. *Interciencia*, 32: 151–159.
- Escalante T, Linaje M, Illoldi-Rangel P, Rivas M, Estrada P, Neira F, Morrone JJ. 2009a. Ecological niche models and patterns of richness and endemism of the southern Andean genus *Eurymetopum* (Coleoptera, Cleridae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 53: 379–385.
- Escalante T, Szumik C, Morrone JJ. 2009b. Areas of endemism of Mexican mammals: Reanalysis applying the optimality criterion. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98: 468–478.
- Escalante T. 2015. Parsimony analysis of endemism and analysis of endemism: a fair comparison. *Systematics and Biodiversity*, 13(5): 413-418.
- Esquerré D, Brennan IG, Catullo RA, Torres-Pérez F, Keogh JS. 2019. How mountains shape biodiversity: The role of the Andes in biogeography, diversification, and reproductive biology in South America's most species-rich lizard radiation (Squamata: Liolaemidae). *Evolution*, 73(2): 214-230.
- Fattorini, S. 2016. A history of chorological categories. *History and Philosophy of the Life Sciences*, **38**: 12.
- Ferrari, A. 2017. Biogeographical units matter. *Australian Systematic Botany*, 30(6): 391-402.
- Fittkau EJ. 1969. Esboço de uma divisao ecológica da regioa amazônica. In *Proc. Symp. Biol. Trop. Amaz.*, Florencia y Leticia: 363–372.
- Frost DR. 2018. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0 (acessed 10/30/2018). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Garcia PCA, Lavilla E, Langone J, Segalla MV. 2007. Anfíbios da região subtropical da América do Sul.

Ciência & Ambiente, 35: 65–100.

Google (2018) Google Earth PRO.

Graham A. 2009. The Andes: a geological overview from a biological perspective. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96: 371–385.

Hasenack H, Weber E, Boldrini II, Trevisan R. 2010. Mapa de sistemas ecológicos da ecorregião das savanas uruguaias em escala 1: 500.000 ou superior e relatório técnico descrevendo insumos utilizados e metodologia de elaboração do mapa de sistemas ecológicos. *Porto Alegre, UFRGS, Centro de Ecologia*, .

Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165(3889): 131-137.

Hausdorf B. 2002. Units in Biogeography. *Systematic Biology*, 51: 648–652.

Hijmans RJ, van Etten J, Mattiuzzi M, Sumner M, Greenberg JA, Lamigueiro OP, Shortridge A. 2013. Raster package in R.

Hoffmeister CH, Ferrari A. 2016. Areas of endemism of arthropods in the Atlantic Forest (Brazil): an approach based on a metaconsensus criterion using endemicity analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 119: 126–144.

Hueck K, Siebert P. 1981. Vegetationskarte von Südamerika: mit Erläuterungen. Gustav Fischer Verlag.

Klassa B, Santos CM. 2015. Areas of endemism in the Neotropical region based on the geographical distribution of Tabanomorpha (Diptera: Brachycera). *Zootaxa*, 4058(4): 519-534.

Klassa B, Santos CM. 2018. Primary hypotheses of global areas of endemism based on the distribution of Tabanomorpha (Diptera, Brachycera). *Zootaxa*, 4399(3): 423-433.

Kwet A. 2001. *Frösche im brasilianischen Araukarienwald - Anurengemeinschaft des*

Araukarienwaldes von Rio Grande do Sul: Diversität, Reproduktion und Ressourcenaufteilung.

Natur und Tier-Verlag, Tübingen.

Kreft H, Jetz W. 2010. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography* 37(11): 2029-2053.

Lema T de. 1994. Lista comentada dos répteis ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia*, 7: 41–150.

Linder HP, de Klerk, HM, Born, J, Burgess, ND, Fjeldså, J, Rahbek, C. 2012. The partitioning of Africa: statistically defined biogeographical regions in sub-Saharan Africa. *Journal of Biogeography*, 39(7), 1189-1205.

Maechler M, Rousseeuw P, Struyf A, Hubert M, Hornik K. 2013. Package ‘cluster’.

Maneyro R, Carreira S. 2012. *Guía de anfibios del Uruguay.*

Morando M, Medina CD, Avila LJ, Perez CH, Buxton A, Sites Jr JW. 2014. Molecular phylogeny of the New World gecko genus *Homonota* (Squamata: Phyllodactylidae). *Zoologica Scripta*, 43(3): 249-260.

Morrone JJ. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43(3): 438-441.

Morrone JJ. 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions*, 7: 297–300.

Morrone JJ. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782: 1–110.

Morrone JJ. 2017. *Neotropical Biogeography. Regionalization and Evolution.*

Navarro FR, Cuezco FDC, Goloboff PA, Szumik CA, Lizarralde MS, Quintana MG. 2009. Can insect data be used to infer areas of endemism? An example from the Yungas of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 82: 507-522.

- Nogueira C, Ribeiro S, Costa GC, Coll, GR. 2011. Vicariance and endemism in a Neotropical savanna hotspot: Distribution patterns of Cerrado squamate reptiles. *Journal of Biogeography*, 38: 1907–1922.
- Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GVN, Underwood EC, D’amico JA, Itoua I, Strand HE, Morrison JC, Loucks CJ, Allnutt TF, Ricketts TH, Kura Y, Lamoreux JF, Wettengel WW, Hedao P, Kassem KR. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, 51: 933.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O’hara RB, Oksanen MJ. 2013. *Package ‘vegan’*. Community ecology package, version, 2(9): 1-295.
- Ortiz-Jaureguizar, E. 1998. Paleoeología y evolución de la fauna de mamíferos de América del Sur durante la «Edad de las Planicies Australes»(Mioceno superior-Plioceno superior). *Estudios Geológicos*, 54(3-4): 161-169.
- Ortiz-Jaureguizar E, Cladera GA. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments*, 66(3): 498-532.
- Overbeck GE, Müller SC, Fidelis A, Pfadenhauer J, Pillar VD, Blanco CC, Boldrini II, Both R, Forneck ED. 2007. Brazil’s neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9: 101–116.
- Pascual R, Bondesio P. 1982. Un roedor Cardiatheriinae (Hydrochoeridae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de La Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana*, 19(1-2): 19-35.
- Passalacqua NG. 2015. On the definition of element, chorotype and component in biogeography. *Journal of Biogeography*, 42: 611–618.
- Pinillos M, Sarmiento G, Orlóci L, Pillar VD. 2009. Understanding forest-grassland mosaics: Three case

- studies on the basaltic plateaus in humid subtropical Brazil. *Ecotropicos*, 22: 110–128.
- Porto TJ, Carnaval AC, da Rocha PLB. 2013. Evaluating forest refugial models using species distribution models, model filling and inclusion: a case study with 14 Brazilian species. *Diversity and Distributions*, 19(3): 330-340.
- Ribeiro GC, Santos CMD, Olivieri LT, Santos D, Berbert JM, Eterovic A. 2014. The world's biogeographical regions revisited: Global patterns of endemism in Tipulidae (Diptera). *Zootaxa*, 3847: 241–258.
- Roll U, Feldman A, Novosolov M, Allison A, Bauer AM, Bernard R, Böhm M, Castro-Herrera F, Chirio L, Collen B, Colli GR, Dabool L, Das I, Doan TM, Grismer LL, Hoogmoed M, Itescu Y, Kraus F, LeBreton M, Lewin A, Martins M, Maza E, Meirte D, Nagy ZT, Nogueira CC, Pauwels OSG, Pincheira-Donoso D, Powney GD, Sindaco R, Tallowin OJS, Torres-Carvajal O, Trape JF, Vidan E, Uetz P, Wagner P, Wang Y, Orme CDL, Grenyer R, Meiri S. 2017. The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation. *Nature Ecology and Evolution*, 1: 1677–1682.
- Rossa-Feres DDC, Garey MV, Caramaschi U, Napoli MF, Nomura F, Bispo AA, Cruz, CAG. 2017. Anfíbios da Mata Atlântica: lista de espécies, histórico dos estudos, biologia e conservação. *Revisões em Zoologia: Mata Atlântica*, 237-314.
- Rull V. 2011. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in ecology & evolution*, 26(10): 508-513.
- Saura S, Bastin L, Battistella L, Mandrici A, Dubois G. 2017. Protected areas in the world's ecoregions: How well connected are they? *Ecological Indicators*, 76: 144–158.
- Soriano A, León RJC, Sala OE, Lavado RS, Deregibus VA, Cahuepé MA, Scaglia OA, Velazquez CA, Lemcoff JH. 1992. *Río de la Plata grasslands*. Ecosystems of the World 8A. Natural Grasslands

(ed. by R.T. Coupland), pp. 367–407. Elsevier, New York.

Szumik CA, Cuezso F, Goloboff PA, Chalup AE. 2002. An Optimality Criterion to Determine Areas of Endemism. *Systematic Biology*, 51: 806–816.

Szumik CA, Goloboff PA. 2004. Areas of Endemism: An Improved Optimality Criterion. *Systematic Biology*, 53: 968–977.

Szumik CA, Aagesen L, Casagrande D, Arzamendia V, Baldo D., Clapsa LE, Cuezso F, Gómez JMD, Di Giacomo A, Giraud A, Goloboff P, Gramajo C, Kopuchian C, Kretzschmar S, Lizarralde M, Molina A, Molerach M, Navarro F, Nomdedeu S, Panizza A, Pereyra VV, Sandoval M, Scrocchi G, Zuloaga FO. 2012. Detecting areas of endemism with a taxonomically diverse data set: plants, mammals, reptiles, amphibians, birds, and insects from Argentina. *Cladistics*, 28: 317–329.

Thomé MTC, Zamudio KR, Giovanelli JG, Haddad CF, Baldissera Jr FA, Alexandrino J. 2010. Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular phylogenetics and evolution*, 55(3): 1018-1031.

Tozetti AM, Sawaya RJ, Molina FB, Bérnils RS, Barbo FE, Moura-Leite JC, Borges-Martins M, Recoder R, Teixeira-Junior M, Argôlo AJS, Morato SAA, Rodrigues MT. 2017. Répteis. *Revisões em Zoologia: Mata Atlântica*, 315-364.

Turchetto-Zolet AC, Pinheiro F, Salgueiro F, Palma-Silva C. 2013. Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Molecular ecology*, 22(5): 1193-1213.

R Core Team. 2018. A language and environment for statistical computing.

Uetz P, Freed P, Hošek J. (eds.). 2018. The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, accessed [10/30/2018]

Valdujo PH, Silvano DL, Colli G, Martins M. 2012. Anuran Species Composition and Distribution

- Patterns in Brazilian Cerrado, a Neotropical Hotspot. *South American Journal of Herpetology*, 7: 63–78.
- Villamil J, Avila LJ, Morando M, Sites Jr JW, Leaché AD, Maneyro R, Camargo A. 2019. Coalescent-based species delimitation in the sand lizards of the *Liolaemus wiegmannii* complex (Squamata: Liolaemidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 138: 89-101.
- Vitt LJ, Caldwell JP. 2013. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Elsevier Science
- Wilson DE, Reeder DM. 2011. Class Mammalia Linnaeus, 1758. In: Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Zhang, Z.-Q., Ed.). *Zootaxa* 3148: 56-60.
- WWF. 2001. Terrestrial ecoregions of the world. Available at <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0710>.
- Zank C, Becker FG, Abadie M, Baldo D, Maneyro R, Borges-Martins M. 2014. Climate change and the distribution of neotropical red-bellied toads (*Melanophryniscus*, Anura, Amphibia): How to prioritize species and populations? *PLoS ONE*, 9: 1–11.
- Zizka A. 2015. speciesgeocodeR: Prepare Species Distributions for the Use in Phylogenetic Analyses.

Capítulo 2

O QUE OS PADRÕES ESPACIAIS ESCONDEM? UMA VISÃO DOS CORÓTIPOS EM
BIOGEOGRAFIA BASEADA EM COMPARAÇÕES DE NICHOS ECOLÓGICOS.

A ser submetido para Journal of Biogeography.

O QUE OS PADRÕES ESPACIAIS ESCONDEM? UMA VISÃO DOS CORÓTIPOS EM BIOGEOGRAFIA BASEADA EM COMPARAÇÕES DE NICHOS ECOLÓGICOS.

Alvares¹, Diego Janisch; Ferrari^{1,2}, Augusto; Borges-Martins¹, Márcio

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

² Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande, FURG, Campus Carreiros, Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brasil.

Contato: Diego Janisch Alvares, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Laboratório de Herpetologia, Avenida Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail:

diego.jalvares@gmail.com

Resumo:

As áreas de endemismo são as unidades fundamentais da biogeografia comparada. A sua identificação, a partir de comparação espacial de distribuições geográficas, é limitada pela escala possível de trabalho. A partir da teoria do nicho ecológico podemos utilizar modelos correlativos de distribuição geográfica e comparar como esse nicho é expresso dentro dos corótipos previamente identificados. Nesse artigo buscamos avaliar a partir de uma perspectiva de nicho ecológico, o que está sendo capturado pelas análises de NDM, bem como utilizar essas ferramentas para refiná-las. Identificamos diferentes níveis de sobreposição de nicho entre os pares de espécies que formam os corótipos. De maneira geral, corótipos compostos por mais espécies e mais áreas tendem a uma maior porcentagem de nichos distintos. Parâmetros de busca como tamanho de quadrícula e estratégias de extrapolação das distribuições afetam as proporções de nichos distintos dentro dos corótipos. O conceito de corótipos não pressupõe que as espécies tenham nichos semelhantes,

apesar de ele estar correlacionado com sua distribuição geográfica. Essas abordagens têm potencial para auxiliar a gerar hipóteses acerca dos processos geradores dos padrões, bem como refinar áreas geradas por artefatos da análise (e.g. estratégias de metaconsenso).

Introdução:

Áreas de endemismo podem ser consideradas as unidades fundamentais para análises comparadas em biogeografia (Ferrari 2017). Essas unidades podem ter como objetivo gerar regionalização (e.g. Escalante et al. 2010), testar esquemas já propostos (e.g. Escalante et al. 2009) ou até identificação de áreas de transição entre unidades biogeográficas (e.g. Szumik et al. 2012). Recentemente diferentes abordagens buscaram além de identificar, descrever essas áreas de acordo com características climáticas, de relevo e/ou históricas (e.g. Vasconcelos et al. 2014, Noorozi et al. 2018, Escalante et al. 2019). Essas áreas, aqui chamadas de corótipos (Janisch, Ferrari & Borges-Martins, capítulo 1), são identificadas a partir da sobreposição da distribuição de duas ou mais espécies no espaço geográfico (Fattorini, 2016). A distribuição geográfica é, portanto, a base para a identificação de corótipos e pode ser definida como o subconjunto do espaço geográfico em que a presença de indivíduos ou populações de uma espécie podem ser detectadas (Peterson et al. 2011). Essa área ocupada é resultado da interação de três componentes básicos: Fatores bióticos, fatores abióticos e a capacidade de movimento das espécies e formam a base para a compreensão do nicho ecológico (Soberon, 2007).

Um dos métodos mais utilizados na busca por congruência entre a distribuição geográfica de espécies é a Análise de Endemicidade (NDM/VNDM), porém, assim como a maioria dos métodos, suas análises são dependentes de uma definição de unidade de análise escolhida *a priori* (Szumik & Goloboff, 2004). A definição da resolução utilizada geralmente é arbitrária e definida a partir da escala espacial do trabalho. Embora existam métodos propostos para definição do melhor tamanho

de célula antes da análise (e.g. Ribeiro et al. 2014), uma descrição adequada da distribuição geográfica associada a análises exploratórias dos dados parecem ser a melhor estratégia para definir o tamanho da célula (Janisch, Ferrari & Borges-Martins, capítulo 1). Métodos como o NDM buscam compensar esse tipo de viés com estratégias explicitamente espaciais de *filling gaps* (Szumik et al. 2006). Essas estratégias extrapolam a distribuição dos táxons para quadrículas adjacentes com um critério puramente espacial ignorando a heterogeneidade ambiental presente. A utilização de ferramentas de modelagem de distribuição associadas a métodos explícitos de busca de áreas de endemismo já foi explorada como opção às estratégias de *filling gaps* (Escalante et al. 2007, Escalante et al. 2009a). Essas estimativas, entretanto, são uma fonte de ruído em potencial se usadas como substitutas dos dados brutos de distribuição com risco de gerar congruências artificiais.

O termo nicho ecológico possui diversas definições conforme o propósito e/ou problema biológico abordado (Soberón 2007, Colwell & Rangel 2009, Soberón & Nakamura 2009). Em termos gerais, a dualidade entre os espaços ambiental e geográfico (Colwell & Rangel 2009) permite registrar as condições ambientais onde uma espécie ocorre ou estabelecer a tolerância fisiológica via experimentação (i.e., o nicho fundamental) e determinar no espaço regiões potencialmente viáveis para a sobrevivência dos indivíduos (i.e. distribuição geográfica potencial ou *species distribution models* – SDM sensu (Elith & Leathwick, 2009)). Apesar dessa distribuição potencial não representar a realidade biológica da distribuição das espécies (ver críticas em Soberón 2010), são ferramentas com um potencial para estimar a distribuição das espécies de forma menos empírica. Preocupações como risco de invasões biológicas e resposta a mudanças climáticas globais tem levado pesquisadores a quantificar diferenças entre os nichos de espécies projetadas em um contexto geográfico (Broennimann et al. 2012). Apenas recentemente, o desenvolvimento de técnicas para quantificar sobreposição de nichos ambientais vem recebendo maior atenção (Broennimann et al. 2012, Warren et al. 2008, Mammola 2019).

Dadas as limitações de escala possíveis para implementação de métodos como o NDM/VNDM, modelos correlativos de nicho ecológico permitem transitar para uma escala espacial mais fina permitindo o refinamento desses padrões. A comparação direta de métricas de similaridade de nicho entre pares de espécies podem auxiliar na busca por erros na definição das áreas bem como permitir alguma compreensão sobre processos geradores desses padrões. Nesse artigo buscamos avaliar a partir de uma perspectiva de nicho ecológico, o que está sendo capturado pelas análises de NDM.

Metodologia:

Corótipos de anfíbios e répteis na Savana Uruguaia:

A partir de uma compilação de 82830 registros de distribuição geográfica completa de 143 espécies de anfíbios e répteis com ocorrência na ecoregião Savana Uruguaia foram implementadas Análises de Endemicidade (NDM/VNDM) que identificaram 38 áreas de consenso. Essas áreas foram resultado de diferentes combinações de parâmetros em análises executadas separadamente, assim, é necessária uma estratégia de meta-consenso buscando agrupar áreas redundantes (ver capítulo 1 para metodologia detalhada). O resultado foi composto por 17 grupos de padrões compartilhados de distribuição geográfica (Figura 1) formados a partir da distribuição de 43 espécies (Apêndice I, Material Suplementar IV).

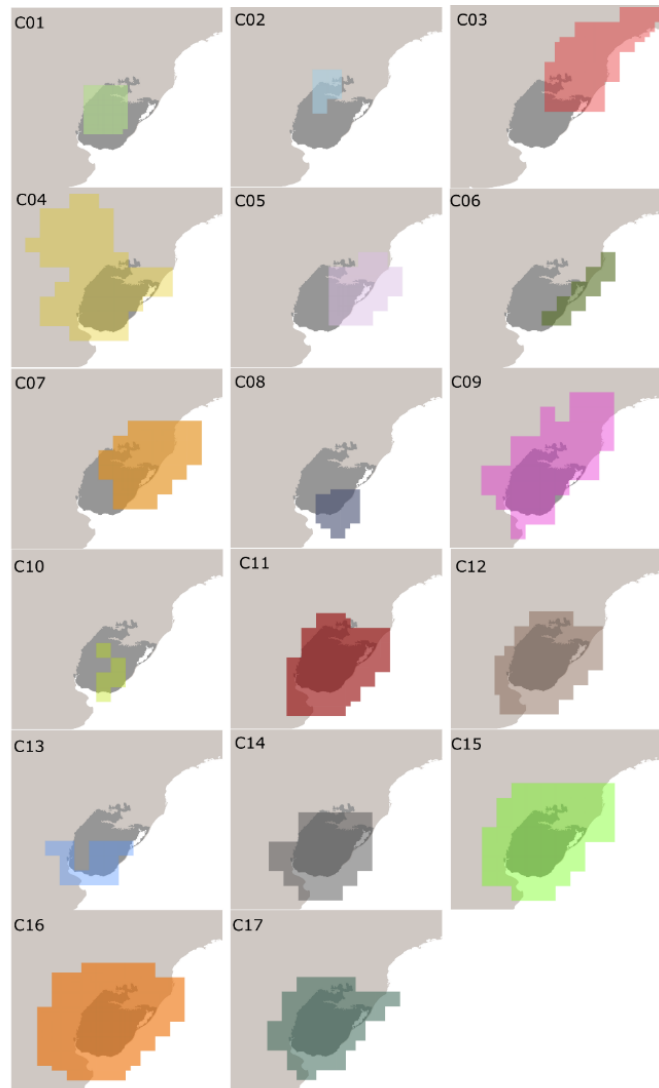


Figura 1. Corótipos resultantes de meta-consenso gerados a partir de Análise de Endemicidade de espécies de anfíbios e répteis com ocorrência na ecoregião Savana Uruguia (detalhes no Capítulo 1).

Variáveis ambientais:

Para comparar o nicho das espécies, selecionamos variáveis bioclimáticas do projeto Worldclim na resolução de 2.5 arc minutos (~5 km²). Essas variáveis são geradas a partir de médias, máximas e mínimas relacionadas a temperatura e precipitação (Hijmans et al., 2005). Adicionamos a estas, variáveis relacionadas ao relevo (altitude e inclinação) do projeto EarthEnv (Amatulli et al., 2018). Uma das etapas essenciais para a elaboração de bons modelos de distribuição geográfica é a

eliminação de variáveis correlacionadas para evitar sobreajuste dos modelos (Peterson et al., 2011). Assim, para minimizar esse efeito, utilizamos a análise de fatores varimax selecionando o conjunto de variáveis com os maiores scores para os cinco primeiros fatores (Terribile et al. 2012). Todas análises foram realizadas no R (R Development Core Team 2016) usando os pacotes raster (Hijmans, 2019) e psych (Revelle, 2018).

Modelos de Distribuição Geográfica:

Os SDM's foram gerados usando cinco algoritmos: Maximum Entropy (MaxEnt; Phillips et al., 2006), Support Vector Machine (SVM; Cortes & Vapnik, 1995), Generalized Linear Model (GLM; Guisan et al., 2002), Random Forest (RDF; Breiman, 2001) e Bioclim (Busby, 1991). Esses algoritmos foram escolhidos por representar a maioria das estratégias de SDM's, porém, por vezes necessitam de conjuntos de dados de presença/pseudo-ausência ou presença/background. Assim, quando necessário, geramos os dados de pseudo-ausência de forma aleatória em mesmo número de pontos de presença para cada espécie. Para os dados de background, foram selecionados 10000 pontos aleatórios na América do Sul. Diferentes algoritmos de SDM's geram estratégias diferentes de geração de modelos e são, portanto, uma das maiores fontes de variação entre diferentes modelos (Franklin, 2010). Desta forma adotamos uma estratégia de "ensemble" com objetivo de reduzir a incerteza entre diferentes modelos (Diniz-Filho et al., 2009). O "ensemble" de cada espécie foi gerado selecionando aqueles algoritmos com "True Skill Statistic" (TSS) maior do que 0.6. Com objetivo de gerar mapas de presença e ausência foi calculada a média do "equal training specificity plus sensitivity" ponderado pelo TSS de cada espécie. Os modelos foram efetuados no software R versão 3.5.1 (R Core Team, 2018), utilizando os pacotes modelos (Rocha, 2019). Para criação de dados de pseudo-ausência e as predições dos modelos, também foi utilizado o pacote dismo (Hijmans et al., 2013).

Cálculo sobreposição par a par:

Seguimos a metodologia proposta por Broennimann et al. (2012) para medir sobreposição de nicho entre os pares de espécies. A partir das localidades onde as espécies ocorrem e as variáveis ambientais selecionadas anteriormente foram geradas duas Análises de Componentes Principais (PCA) distintas. A primeira leva em consideração a distribuição de todas as espécies de interesse, assim, os seus eixos buscam maximizar a variância ambiental na área de interesse. Alternadamente são geradas PCA's para cada uma das distribuições das espécies de interesse. Então esses scores são projetados em uma grade de células delimitada pelos scores mínimos e máximos da PCA da área. Então a densidade da distribuição de cada espécie em cada célula é estimada a partir de uma distribuição de Kernel. A sobreposição global é calculada a partir do índice de Shoener's (D) (ver Broennimann et al. 2012 para detalhes de cálculo). Na sequência foi gerado um teste de similaridade de nicho (Warren et al. 2008) onde a significância estatística da sobreposição de nicho medida é testada comparando-a com distribuições aleatórias na área de estudo. Todas as análises foram realizadas no software R versão 3.5.1 (R Core Team, 2018), utilizando o pacote ecospat (Broennimann et al. 2018)

Resultados:

Do conjunto de 21 variáveis testadas, cinco variáveis foram selecionadas para elaboração dos SDMs e das análises de sobreposição de nicho (Tabela 1). Das 143 espécies incluídas na busca de corótipos apenas 43 suportaram alguma área. Cinco dessas espécies possuíam dados insuficientes para gerar as análises de modelagem e sobreposição de nicho (menos de 5 registros). Foi possível gerar 703 valores de sobreposição de nicho entre todas as espécies envolvidas (Apêndice I, Material Suplementar II).

Tabela 1. Valores de cada fator para cada uma das variáveis abióticas exploradas. Em negrito as variáveis selecionadas. Asteriscos sinalizam maiores valores.

Variável Ambiental	Fator 1	Fator 2	Fator 3	Fator 4	Fator 5
Bio1	0.07	-0.23	0.95*	0.22	0.01
Bio2	0.11	-0.15	0.01	0.92*	0.35
Bio3	0.65	-0.03	0.14	0.15	0.71*
Bio4	-0.59	-0.14	-0.18	0.61	-0.47
Bio5	-0.29	-0.22	0.56	0.71	-0.19
Bio6	0.11	-0.03	0.92	-0.35	-0.04
Bio7	-0.34	-0.17	-0.13	0.9	-0.14
Bio8	0.24	-0.55	0.34	0.39	-0.16
Bio9	-0.23	0.35	0.43	-0.25	0.21
Bio10	-0.21	-0.27	0.76	0.49	-0.25
Bio11	0.29	-0.13	0.93	-0.04	0.17
Bio12	0.79	0.59	0.08	-0.05	0.02
Bio13	0.96	0.05	0.1	-0.02	0.06
Bio14	0.31	0.91	-0.1	-0.09	-0.03
Bio15	0.32	-0.84	0.23	0.11	0.15
Bio16	0.96	0.07	0.12	-0.1	0.04
Bio17	0.35	0.92	-0.09	-0.07	0.03
Bio18	0.96*	0.01	0.09	-0.18	0.07
Bio19	0.23	0.94*	-0.05	-0.18	0.12
Altitude	0.67	0.05	-0.42	-0.11	0.5
Declive	0.48	0.27	-0.16	-0.11	0.19

A partir dos valores de sobreposição de nicho par a par foi possível observar a relação entre os corótipos, o número de espécies que compõe cada um e a porcentagem de pares com índice de

Shoener's (D) não significativo (Figura 2). O corótipo 05 (Figuras 3 e 4) foi o que apresentou maior proporção entre pares de espécies sem sobreposição, valores de comparação entre os nichos estão representados na Tabela 2. Os SDM's e a representação espacial dos nichos mostram a composição do corótipo por elementos espécies que ocupam ambientes distintos (Figura 4).

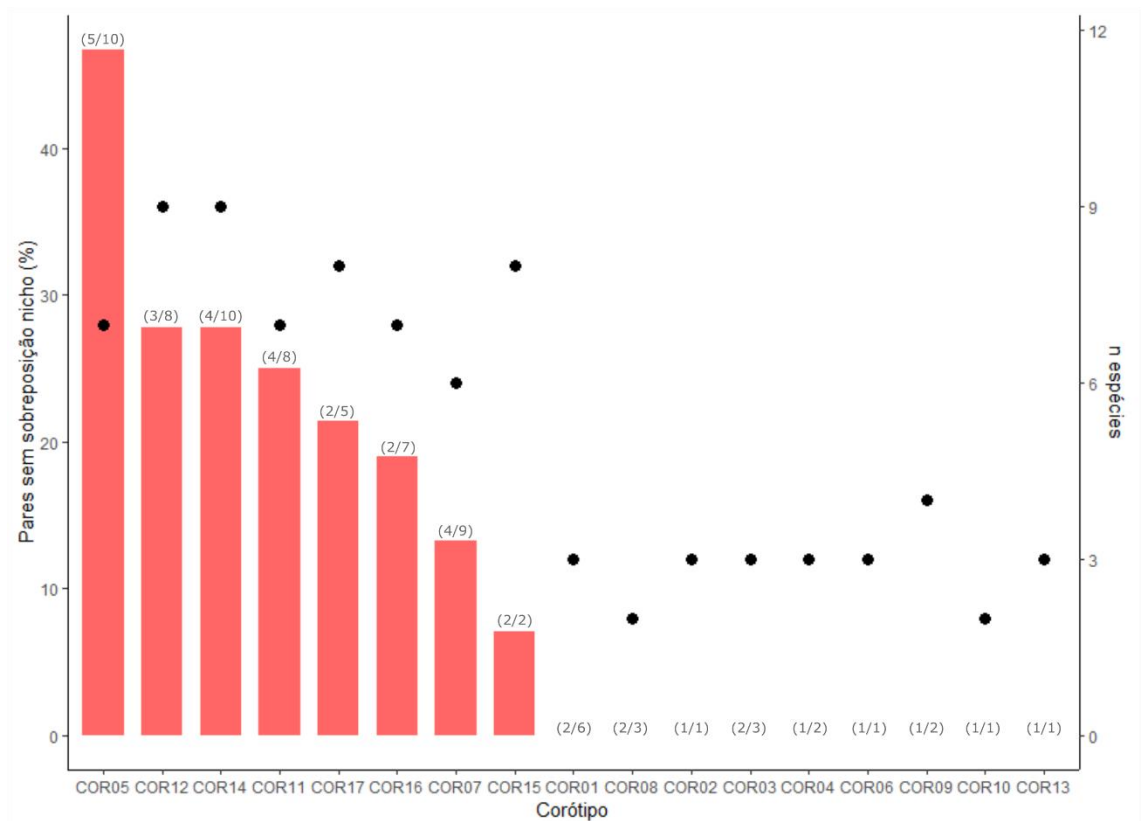


Figura 2: Relação entre a proporção de pares sem sobreposição de nicho (barras) e número de espécies (pontos) em cada corótipo para anfíbios e répteis da ecorregião Savana Uruguia. Valores entre parêntese significam número de consensos/áreas individuais agrupadas em cada corótipo.

Tabela 2. Comparações de sobreposição de nicho entre pares de espécies que compõem o corótipo 05. Pares de espécies entre as quais não foi possível efetuar as comparações estão sinalizadas como NA.

Espécie 1	Espécie 2	D	Significativo
<i>Liolaemus arambarensis</i>	<i>Sibynomorphus aff newiedi</i>	0.151	Sim
	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	0.085	Sim
	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.000	Não
	<i>Liolaemus occipitalis</i>	0.036	Sim
	<i>Melanophryniscus pachyrhynus</i>	0.134	Sim
	<i>Ophiodes enso</i>	x	NA
<i>Sibynomorphus aff newiedi</i>	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	0.367	Sim
	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.079	Não
	<i>Liolaemus occipitalis</i>	0.246	Não
	<i>Melanophryniscus pachyrhynus</i>	0.644	Sim
	<i>Ophiodes enso</i>	x	NA
<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.005	Não
	<i>Liolaemus occipitalis</i>	0.560	Sim
	<i>Melanophryniscus pachyrhynus</i>	0.149	Sim
	<i>Ophiodes enso</i>	x	NA
<i>Calamodontophis paucidens</i>	<i>Liolaemus occipitalis</i>	0.006	Não
	<i>Melanophryniscus pachyrhynus</i>	0.076	Não
	<i>Ophiodes enso</i>	x	NA
<i>Liolaemus occipitalis</i>	<i>Melanophryniscus pachyrhynus</i>	0.067	Não
	<i>Ophiodes enso</i>	x	NA
<i>Melanophryniscus pachyrhynus</i>	<i>Ophiodes enso</i>	x	NA

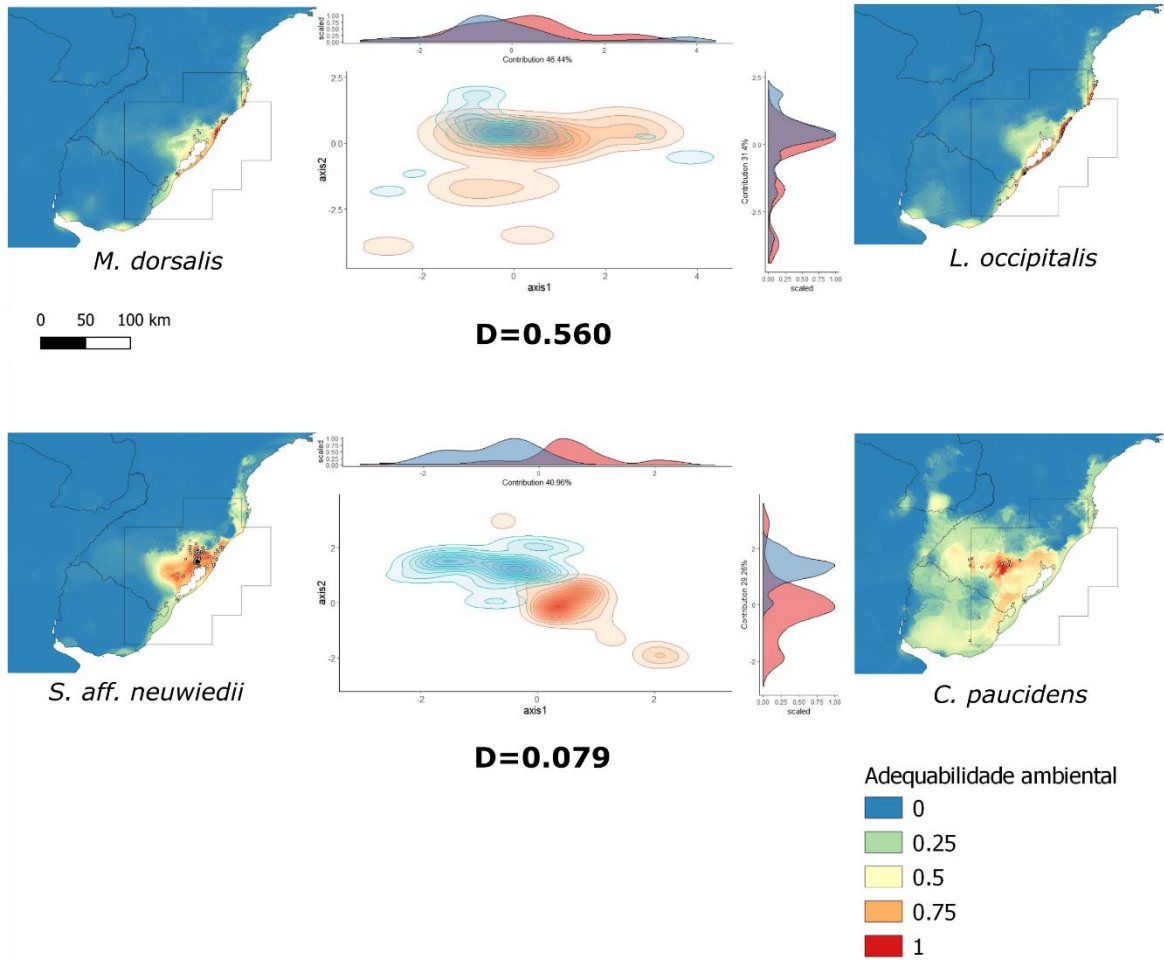


Figura 3. Exemplo de pares de espécies que compõem o corótipo 05 em diferentes graus de sobreposição de nicho. Nos gráficos de espacialização do nicho, as curvas azuis são sempre referentes ao nicho a espécie da coluna da esquerda e o nicho vermelho referente a espécie da coluna da direita. Os mapas representam os respectivos SDM's com destaque para o contorno do corótipo 05.

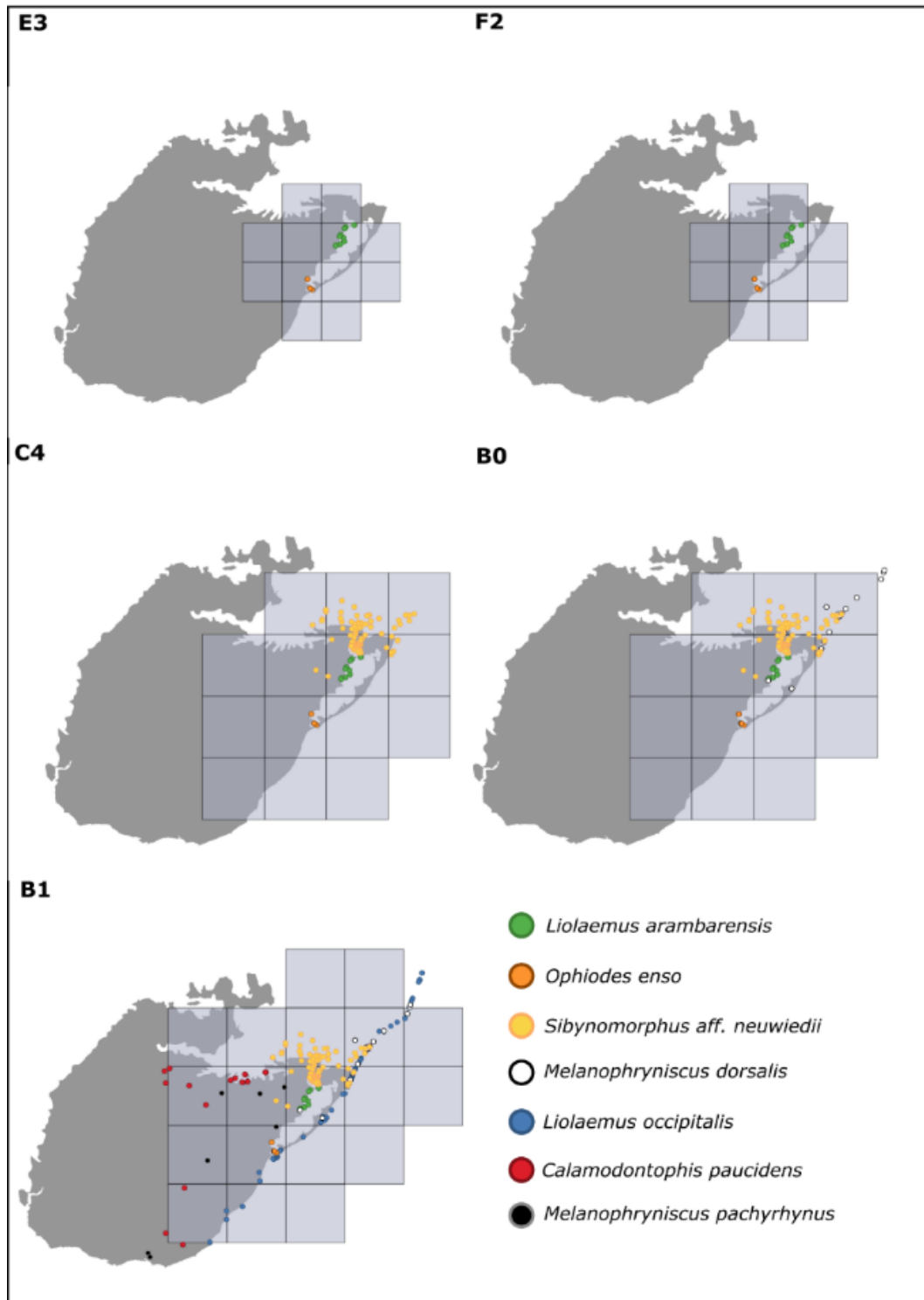


Figura 4: Corótipo 05, resultante da análise de endemidade de anfíbios e répteis da Savana Uruguia, formado pelas áreas E3 e F2, sendo definidas por um espécies que são um subconjunto das que formam as áreas C4, B0 e B1.

Em relação aos parâmetros escolhidos em cada conjunto de análises (tamanho de quadrícula e valores de fill/assume). Os valores de proporção de pares sem sobreposição de nicho foram quantificados diretamente das áreas individuais do NDM. Essa relação demonstra a presença de efeito de fill/assume e a resolução sob o número de pares de espécies sem sobreposição (Figura 5).

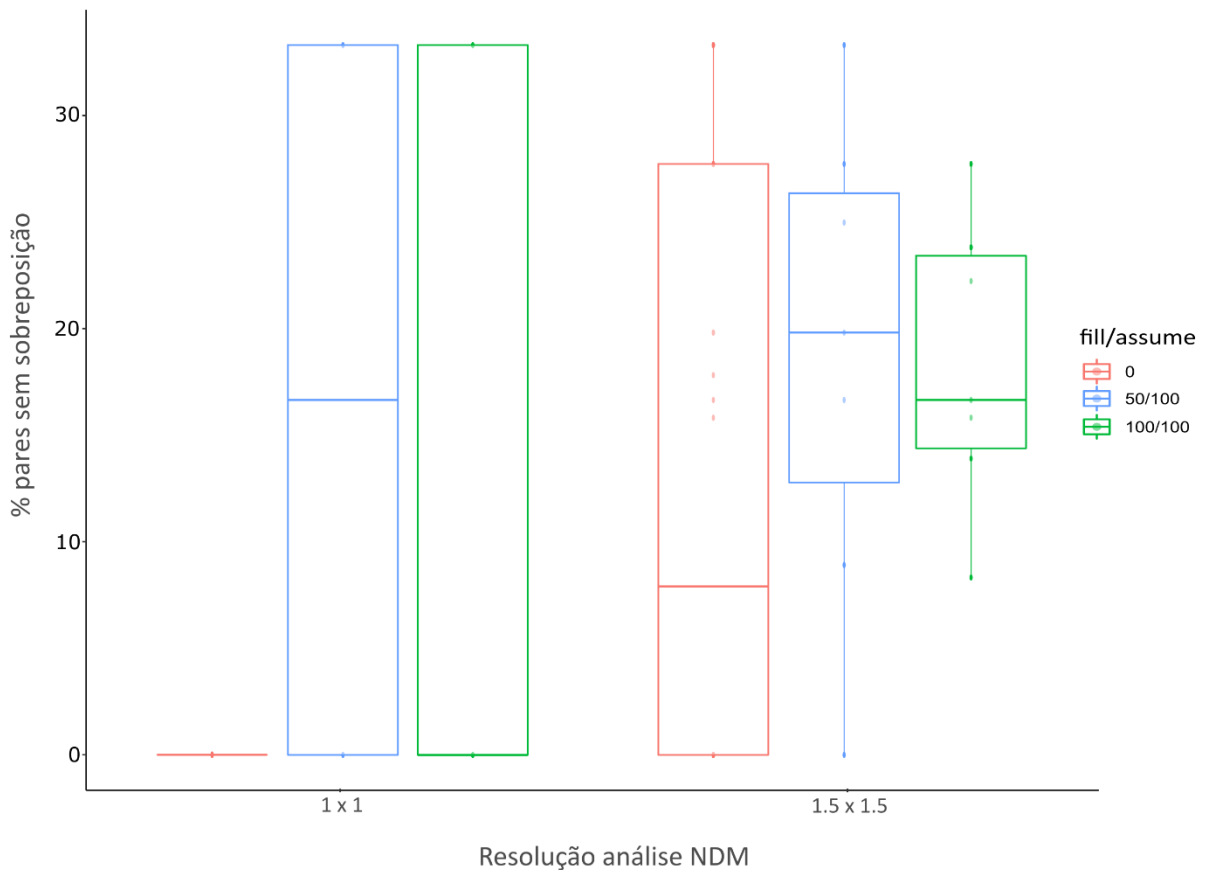


Figura 5. Relação entre a proporção de pares com nichos não sobrepostos e parâmetros das análises do NDM. Os valores de fill/assume estão agrupados em cada um dos tamanhos de quadrícula explorados.

Discussão:

O pressuposto da busca de corótipos é o encontro de grupos de espécies baseados em distribuição geográfica similar, quando nenhuma suposição sobre sua história biogeográfica é feita

(Fattorini 2016). A distribuição geográfica por si só é um fenômeno dependente da escala - quanto maiores as unidades espaciais usadas para descrevê-la (aqui quadrículas) maiores são as chances de agruparmos em uma mesma unidade uma heterogeneidade espacial complexa. Ainda assim, foi possível detectar diferenças de sobreposição de nicho que podem indicar efeitos dos parâmetros da análise e decisões metodológicas na busca de corótipos. O ranqueamento dos corótipos por proporção de pares sem sobreposição de nicho demonstrou que corótipos formados por menos espécies tendem a ter uma maior sobreposição de nicho do que aquelas formados por muitas espécies (Figura 2). Diversos trabalhos de busca de áreas de endemismo utilizando NDM descartam áreas formadas por menos de três (Dominguez et al. 2006) e até de cinco espécies (Hoffmeister & Ferrari 2016) com a justificativa de que áreas definidas por mais espécies teriam um suporte maior. Entretanto, corótipos definidos por poucas espécies parecem possuir nichos mais sobrepostos, indicando que os processos que podem ter gerado aquela área sejam restritos a escalas menores.

Em geral, as buscas por corótipos onde estratégias de *fill/assume* não foram empregadas possuem menor porcentagem de pares de espécies sem sobreposição de nicho (Figura 5). O emprego dessas estratégias agrupou espécies com nichos mais distintos. Esse resultado é explicado, uma vez que essas técnicas empregam um critério puramente espacial de extrapolação da distribuição conhecida da espécie, baseado no tamanho de quadrícula (Aagensen, Szumik e etc). As áreas encontradas em quadrículas de 1° x 1° foram formadas por, na média, menos espécies do que as 1.5° x 1.5° (capítulo 1). Além disso, as análises com menor resolução de quadrícula capturaram corótipos compostos por espécies com distribuição restritas e muitas vezes microendêmicas. Essas espécies se caracterizam por registros em poucas localidades, impossibilitando comparações de sobreposição de nicho nessa abordagem correlativa. Essa característica explica em parte a falta de um padrão claro na proporção de nichos sem sobreposição nessa resolução. Quanto maior o tamanho de quadrícula, maiores as médias de pares sem sobreposição de nicho, pois maior a chance de estarmos agrupando em uma mesma unidade, ambientes mais heterogêneos.

Quanto mais áreas de consenso são agrupadas em um mesmo corótipo, maior é a proporção de pares de espécies com nichos distintos. O agrupamento por β -sim gera um efeito de aninhamento, onde muitas vezes as áreas finais são formadas por subconjuntos de áreas menores com a presença de espécies mais ajustadas (p. ex corótipo 05; Figuras 3 e 4). Nesse exemplo fica claro que a área é composta por pelo menos um elemento costeiro e outros elementos do planalto sul-riograndense e da área de transição campo-floresta. Assim, apesar da congruência espacial na escala de análise de endemidade, é evidente que o corótipo 5 agrega uma alta heterogeneidade ambiental bem como espécies com nichos distintos.

Desta forma, demonstramos que métricas de similaridade de nicho entre pares de espécie permitem entender os efeitos dos parâmetros utilizados nas análises e seu efeito sobre as áreas finais. Entretanto é importante destacar que ter nichos similares não é uma premissa para que os corótipos sejam válidos. Podemos esperar encontrar corótipos formados por espécies com nichos sobrepostos e conseqüentemente com distribuições semelhantes. Da mesma forma corótipos formados por espécies com nichos distintos podem ser resultado do efeito do aninhamento como consequência da estratégia de metaconsenso (p. ex. corótipo 05). Ou ainda, podem ser resultado de processos biogeográficos atuando em escalas maiores, isolando grandes porções geográficas compostas por ambientes muito heterogêneos (principalmente eventos vicariantes). Essa inferência sobre a escala dos processos biogeográficos é uma das contribuições mais significativas da análise dos nichos ecológicos. Já foi sugerido que o uso de técnicas de extrapolação do nicho ecológico não resolve problemas referentes ao déficit wallaceano em análises biogeográficas (Hortal et al. 2015), contudo, nós sugerimos que sua aplicação posterior permite uma análise exploratória que permite avaliar o efeito dos parâmetros na busca, bem como realizar inferências sobre a escala e os processos geradores dos corótipos.

Referencias:

Amatulli, G., Domisch, S., Tuanmu, M.-N., Parmentier, B., Ranipeta, A., Malczyk, J., & Jetz, W. 2018. A suite of global, cross-scale topographic variables for environmental and biodiversity modeling. *Scientific data*, 5, 180040.

Breiman, L. 2001. Random forests. *Machine learning*, 45, 5–32.

Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., Thuiller, W., Fortin, M.J., Randin, C., Zimmermann, N. E., Graham, C. H. & Guisan, A. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 481-497.

Broennimann, O., Di Cola, V. & Guisan, A. ecospat: Spatial Ecology Miscellaneous Methods. R package version 3.0. <https://CRAN.R-project.org/package=ecospat>

Busby, J. 1991 BIOCLIM-a bioclimate analysis and prediction system. *Plant protection quarterly* (Australia).

Cecilia Domínguez, M., Roig-Juñent, S., Tassin, J. J., Ocampo, F. C., & Flores, G. E. (2006). Areas of endemism of the Patagonian steppe: an approach based on insect distributional patterns using endemism analysis. *Journal of Biogeography*, 33(9): 1527-1537.

Colwell RK & Rangel TF, 2009. Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106: 19651-58.

Cortes, C. & Vapnik, V. (1995) Support-vector networks. *Machine learning*, 20, 273–297.

Diniz-Filho, J.A.F., Mauricio Bini, L., Fernando Rangel, T., Loyola, R.D., Hof, C., Nogués-Bravo, D., & Araújo, M.B. 2009. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography*, 32, 897–906.

Elith, J. & Leathwick, J.R. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction

across space and time. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 40, 677–697.

Escalante T, Sánchez-Cordero V, Morrone JJ, Linaje M. 2007. Areas of endemism of Mexican Terrestrial mammals: A case study using species' ecological niche modeling, parsimony analysis of endemism and goloboff fit. *Interciencia*, 32: 151–159.

Escalante T, Linaje M, Illoldi-Rangel P, Rivas M, Estrada P, Neira F, Morrone JJ. 2009a. Ecological niche models and patterns of richness and endemism of the southern Andean genus *Eurymetopum* (Coleoptera, Cleridae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 53: 379–385.

Escalante, T., Szumik, C., & Morrone, J. J. (2009). Areas of endemism of Mexican mammals: reanalysis applying the optimality criterion. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98(2): 468-478.

Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Szumik, C., Morrone, J. J., & Rivas, M. (2010). Delimitation of the Nearctic region according to mammalian distributional patterns. *Journal of Mammalogy*, 91(6): 1381-1388.

Escalante, T., Guevara-Juarez, L. M., & Mercado-Gomez, J. D. (2019). Bioclimatic characterization of the world areas of Endemism identified for Mammals. *Zootaxa*, 4567(3), 477-514.

Ferrari, A. 2017. Biogeographical units matter. *Australian Systematic Botany*, 30(6): 391-402.

Franklin, J. 2010. *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge University Press,

Guisan, A., Edwards Jr, T.C., & Hastie, T. (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological modelling*, 157, 89–100.

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*, 25, 1965–1978.

Hijmans, R.J., Phillips, S., Leathwick, J., & Elith, J. 2013. *dismo*: Species distribution modeling. R package version 0.8-17.

Hijmans, R. J. 2019. *raster*: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.8-19. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>

Mammola, S. 2019. Assessing similarity of n-dimensional hypervolumes: Which metric to use? *Journal of Biogeography*. 46: 2012– 2023

Noroozi, J., Talebi, A., Doostmohammadi, M., Rumpf, S. B., Linder, H. P., & Schneeweiss, G. M. (2018). Hotspots within a global biodiversity hotspot-areas of endemism are associated with high mountain ranges. *Scientific reports*, 8.

Peterson AT et al., 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Oxford: Princeton University Press.

Phillips, S.J., Anderson, R.P., & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190, 231–259.

R Core Team. 2018. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Revelle, W. 2018. *psych*: Procedures for Personality and Psychological Research, Northwestern University, Evanston, Illinois, USA, <https://CRAN.R-project.org/package=psych> Version = 1.8.12.

Ribeiro GC, Santos CMD, Olivieri LT, Santos D, Berbert JM, Eterovic A. 2014. The world's biogeographical regions revisited: Global patterns of endemism in Tipulidae (Diptera). *Zootaxa*, 3847: 241–258.

Rocha, D. 2019. *modelos*: Modelagem de nicho ecológico. R package version 0.0.2.

Soberón J, 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distribution of species. *Ecology Letters*, 10: 1115-23.

Soberón J, 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography*, 33: 159-167.

Soberón, J. & Nakamura, M. 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and 1030 assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106, 19644-19650.

Szumik CA, Goloboff PA. 2004. Areas of Endemism: An Improved Optimality Criterion. *Systematic Biology*, 53: 968–977.

Szumik, C., Casagrande, D., & Roig-Juñent, S. 2006. Manual de NDM/VNDM: Programas para la identificación de áreas de endemismo. *Instituto Argentino de Estudios Filogenéticos*, 5(3), 1-26.

Szumik CA, Aagesen L, Casagrande D, Arzamendia V, Baldo D., Clapsa LE, Cuezsoa F, Gómez JMD, Di Giacomo A, Giraud A, Goloboff P, Gramajo C, Kopuchian C, Kretschmar S, Lizarralde M, Molina A, Molerach M, Navarro F, Nomdedeu S, Panizza A, Pereyra VV, Sandoval M, Scrocchi G, Zuloaga FO. 2012. Detecting areas of endemism with a taxonomically diverse data set: plants, mammals, reptiles, amphibians, birds, and insects from Argentina. *Cladistics*, 28: 317–329.

Terribile, L.C., Lima-Ribeiro, M. S., Araújo, M. B., Bizão, N., Collevatti, R. G., Dobrovolski, R., Franco, A. A., Guilhaumon, F., Lima, J. S., Murakami, D. M., Nabout, J. C., de Oliveira, G., de Oliveira, L. K., Rabelo, S. G., Rangel, T. F., Simon, L. M., Soares, T. N., Telles. M. P. C. & Diniz-Filho, J. A. F. 2012. Areas of climate stability in the Brazilian Cerrado: disentangling uncertainties through time. *Natureza & Conservação* 10(2): 152-159.

Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*,

62(11), 2868-2883.

Vasconcelos, T. S., Prado, V. H., da Silva, F. R., & Haddad, C. F. (2014). Biogeographic distribution patterns and their correlates in the diverse frog fauna of the Atlantic Forest hotspot. *PLoS One*, 9(8).

Capítulo 3

ÁREAS PRIORITÁRIAS PARA A CONSERVAÇÃO DE ANFÍBIOS E RÉPTEIS NO PAMPA BRASILEIRO.

A ser submetido para Perspectives in Ecology and Conservation.

ÁREAS PRIORITÁRIAS PARA A CONSERVAÇÃO DE ANFÍBIOS E RÉPTEIS NO PAMPA BRASILEIRO.

Alvares¹, Diego Janisch; Zank², Caroline; Borges-Martins¹, Márcio

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

² Núcleo de Ecologia de Rodovias e Ferrovias, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

Contato: Diego Janisch Alvares, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Laboratório de Herpetologia, Avenida Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

E-mail: diego.jalvares@gmail.com

Resumo:

Os Pastizales del Rio de la Plata são compostos por diferentes formações vegetais, predominantemente campestres, com área aproximada de 700.000 km², distribuindo-se no extremo sul do Brasil, Uruguai e nordeste da Argentina. Cerca de 25% dessa extensão ocorre em território brasileiro, ocupando uma área que corresponde a 63% do Estado do Rio Grande do Sul. O reconhecimento tardio do Pampa como bioma oficial no Brasil é um reflexo da pouca atenção dispensada a conservação de campos quando comparado a florestas. Nosso estudo tem como objetivo fornecer um panorama atual da situação de proteção da diversidade de anfíbios e répteis e fornecer subsídios para inclusão destes grupos em quaisquer estratégias de planejamento sistemático para o Pampa. A partir de uma lista preliminar de espécies com ocorrência confirmada no Pampa. Os registros de distribuição foram compilados da literatura, selecionando estudos seguindo os seguintes critérios: (1) trabalhos de revisão taxonômica que contenham material examinado; (2)

registros verificados quanto a identificação taxonômica e localidade precisa de coleta das maiores coleções de herpetologia do Brasil, Uruguai e Argentina; (3) mapas de atlas que complementem a distribuição das espécies fora do pampa quando necessário. A partir desses registros empregamos métodos de modelos de distribuição de espécies (SDM's) utilizando uma estratégia de ensemble. Utilizamos o software Zonation para gerar modelos de priorização espacial para anfíbios e répteis com pesagem diferencial para espécies com alto grau de ED, ameaçadas e endêmicas. O Pampa é o bioma reconhecido mais recentemente e com a menor cobertura do Sistema de Unidades de conservação, e esse é o primeiro esquema de priorização de anfíbios e répteis direcionado a ele. Apesar de boa parte dos remanescentes de áreas naturais campestres permanecerem com paisagem próxima da original as taxas de conversão são aceleradas. Para garantir a manutenção de boa parte da diversidade seria necessária a conservação de uma área muito maior do que o esquema atual. Entretanto, o cenário político atual sinaliza uma tendência ao desmonte das estratégias de conservação. Esse cenário reforça nossa percepção que a melhor estratégia para conservação desta fauna seria a manutenção de áreas naturais em sistemas ecológicos com conversão acelerada, priorizando usos que não descaracterizem a paisagem natural (e.g. pecuária).

Palavras chave: Conservação, Zonation, Modelagem de distribuição geográfica, remanescentes, priorização

Introdução

Regiões campestres historicamente têm recebido menos atenção, em relação a conservação, quando comparadas a áreas florestadas tropicais (Overbeck et al., 2007). Parte dessa distorção vem de uma visão em que os campos são considerados imagens espelhadas de regiões florestais quando na verdade, possuem história complexa e composições próprias (Bond & Parr, 2010). As formações abertas da América do Sul ocorrem ao longo de uma variedade de condições ambientais mais amplas do que as encontradas em qualquer outra região (Pennington & Ratter, 2006). Uma das mais

importantes extensões de formações campestres da América do Sul inclui o extremo sul dos campos sulinos brasileiros e os campos do Rio de La Plata, em uma unidade biogeográfica tradicionalmente conhecida como Pastizales del Rio de La plata. Essa unidade é composta por diferentes formações vegetais, predominantemente campestres, com área aproximada de 700.000 km², distribuindo-se no extremo sul do Brasil, Uruguai e nordeste da Argentina (Bilenca & Miñarro, 2004). Sua posição geográfica (em torno do paralelo 30°S) marca a transição entre os climas tropical e temperado. Essa condição permitiu o desenvolvimento de uma matriz predominantemente campestre, que coexiste com diferentes extensões de áreas florestadas, matas de galeria, matas de encostas nos cerros e morros, e butiazais. No Brasil, o Pampa é oficialmente reconhecido como um Bioma desde 2004, sendo vinculado até então aos Campos Sulinos, inseridos no bioma Mata Atlântica.

A conservação *in situ* da biodiversidade é fundamentada na premissa da criação e gerenciamento de unidades de conservação (Lowemberg-Neto & Loyola, 2016). Essas unidades são áreas estabelecidas em lei e reguladas por diretrizes específicas que buscam a conservação da biodiversidade sendo organizadas, no Brasil, sob o escopo do Sistema Nacional de Unidades de Conservação (SNUC, lei no 9.985 de 18 de julho de 2000). De maneira geral, existem duas grandes categorias de unidades de conservação: (1) Unidades de conservação de Proteção Integral (PI) que buscam a manutenção do estado natural dos ecossistemas; e (2) Unidades de conservação de Uso Sustentável (US) que buscam conciliar o uso de recursos naturais com a conservação. O reconhecimento tardio do Pampa como bioma oficial no Brasil influenciou para que possua a menor representatividade no SNUC dentre todos os biomas, representando apenas 0,4% da área continental brasileira protegida por unidades de conservação. Em relação aos seus limites, em torno de apenas 3,3% da área do Pampa brasileiro está protegida por unidades de conservação (2,4% de US e 0,9% de PI). O uso intenso e prolongado do solo, especialmente por atividades agropastoris, vem alterando as paisagens naturais da região (Hasenack et al., 2010). A área de remanescentes naturais corresponde atualmente a 41% da extensão original e vem sendo gradativamente reduzida e fragmentada, com

cerca de 2 milhões de ha de áreas naturais sendo convertidos em outros usos apenas nos últimos 30 anos (MapBiomas, 2019).

A Conferência das Partes (Conference of the Parties – COP), é um marco para a proteção da natureza e representa a evolução em direção a uma visão mais abrangente dos recursos naturais. Em sua décima edição foi aprovado o Plano Estratégico de Biodiversidade para o período de 2011 a 2020. Dentre os objetivos definidos destaca-se a melhora da situação atual da biodiversidade através da proteção de ecossistemas, espécies e da diversidade genética (metas 11, 12 e 13). As estimativas de pelo menos 17% de áreas terrestres inseridas em sistemas de áreas protegidas equitativamente distribuídas e satisfatoriamente interligadas, estão muito acima do panorama atual do Pampa. O esquema atual de unidades de conservação, além de insuficiente, não foi sistematicamente planejado sendo resultado de tentativas pontuais de proteção de paisagens características. Não à toa, áreas de proteção no Pampa (juntamente com o Pantanal) são as que protegem a menor porcentagem de espécies e linhagens (Oliveira et al., 2017).

Por outro lado, a disponibilização digital de grandes bancos de dados, bem como o incentivo e profusão de métodos para identificação de espécies e áreas sob ameaça aumentam o poder de identificação de áreas prioritárias para a conservação. Desta forma, diversas iniciativas de identificação de áreas prioritárias, para diferentes grupos, incluem os limites do Pampa, como por exemplo para Flora Ameaçada (Loyola et al., 2014), Plantas raras (Giulietti et al., 2009), Peixes de distribuição restrita (Nogueira et al., 2010) e Aves (Bencke et al., 2006); Assim como a identificação de corredores ecológicos buscando conectividade entre áreas existentes e novas propostas, como os Micro corredores ecológicos de Itapeva (Krob et al., 2010); Corredor ecológico da Quarta Colônia (Portaria SEMA nº 143, 2014); Zona Núcleo da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica (Lino et al., 2009); e a identificação de novas áreas para criação de unidades de conservação no bioma Pampa

(Vélez-Martin, 2010). Apesar dos esforços de estudo e planejamento, poucas dessas iniciativas se converteu em estratégias reais de conservação.

Uma análise e descrição adequada da distribuição dos taxa é fundamental para compreender os padrões de distribuição da biodiversidade e sua associação com as diferentes formações vegetais e geográficas, bem como direcionar estudos, inventários e principalmente ações de conservação (Graham et al., 2004). Anfíbios e répteis são importantes componentes da diversidade biológica, correspondendo a cerca de 1/4 da diversidade de vertebrados terrestres e representando todos os ectotérmicos terrestres (Wilson & Reeder, 2011; del Hoyo et al., 2016; Frost, 2018; Uetz et al., 2018). Esses grupos apresentam grande diversidade morfológica, ecológica e distintos padrões de distribuição que devem ser levados em consideração na seleção de áreas prioritárias para a conservação. Normalmente os esquemas globais de priorização e áreas protegidas são baseados em vertebrados endotérmicos terrestres e conseqüentemente, representam melhor esses grupos do que anfíbios e répteis (Roll et al., 2017). Por exemplo, anfíbios e lagartos possuem padrões de endemismo únicos quando considerados outros esquemas de vertebrados (Loyola et al., 2007; Embert et al., 2011; Roll et al., 2017) enquanto padrões de riqueza de lagartos e tartarugas são pouco representados pelos padrões dos outros grupos combinados (Roll et al., 2017).

A condição de bioma com menor cobertura de UC's do Brasil, sem nenhuma perspectiva de melhoria desta situação no curto prazo, justifica a necessidade de uma maior atenção sobre a conservação do Pampa, especialmente identificando lacunas de proteção. Nesse estudo, utilizamos modelos de distribuição de espécies (sensu Elith & Leathwick, 2009) para estimar a distribuição geográfica de anfíbios e répteis no Pampa brasileiro. Nosso foco foi a caracterização de áreas prioritárias para a conservação, utilizando os sistemas ecológicos da ecorregião Savana Uruguia, e confrontando os resultados com a proporção de remanescentes ao longo das distintas formações. Todas as espécies foram caracterizadas quanto a: grau de endemismo, grau de ameaça e

singularidade evolutiva com objetivo de: (1) Identificar espacialmente as áreas prioritárias para a conservação de Anfíbios e Répteis. (2) Ranquear a importância relativa dos diferentes sistemas ecológicos para os grupos. Esperamos fornecer um panorama atual da situação de proteção da diversidade de anfíbios e répteis e fornecer subsídios para inclusão destes grupos em quaisquer estratégias de planejamento sistemático para o Pampa.

Metodologia:

Área de estudo:

Cerca de 25% do Pampa ocorre em território brasileiro, ocupando uma área de cerca de 178.000 km², que corresponde a 63% do Estado do Rio Grande do Sul. Apesar da relativa homogeneidade paisagística, o Pampa pode ser subdividido em unidades menores, com características geológicas, climáticas, florísticas e faunísticas próprias (Bilenca & Miñarro, 2004). A porção norte do Pampa, que inclui os limites do bioma no Brasil, corresponde à ecorregião denominada Savana Uruguaia (Olson et al., 2001). Utilizamos como base a classificação campestre proposta por Hasenack et al. (2010), que classifica a ecorregião Savana Uruguaia em 13 sistemas ecológicos, dos quais 11 ocorrem ao longo do Pampa (Figura 1b). A delimitação destas unidades espaciais homogêneas foi baseada em dados de altitude, declividade, solo, vegetação, uso da terra, além de fisionomias campestres descritas em Boldrini (2009) e Berreta (2008).

Utilizamos os dados de cobertura vegetal gerados pelo Projeto de Mapeamento Anual da Cobertura e Uso do Solo no Brasil (MapBiomas, 2019). Essa iniciativa utiliza dados de sensoriamento remoto, SIG e cobertura vegetal com objetivo de gerar séries históricas de cobertura e uso da terra para o território brasileiro. Para nossas análises utilizamos apenas as categorias referentes a remanescentes de vegetação original do Bioma Pampa: enquadrados em Floresta Natural, Área Úmida Natural Não Florestal, Formação Campestre, Afloramento rochoso e Praia e duna. Os dados

foram utilizados na resolução original do projeto (30x30m) e com o recorte dos limites do Bioma Pampa (Figura 1a).

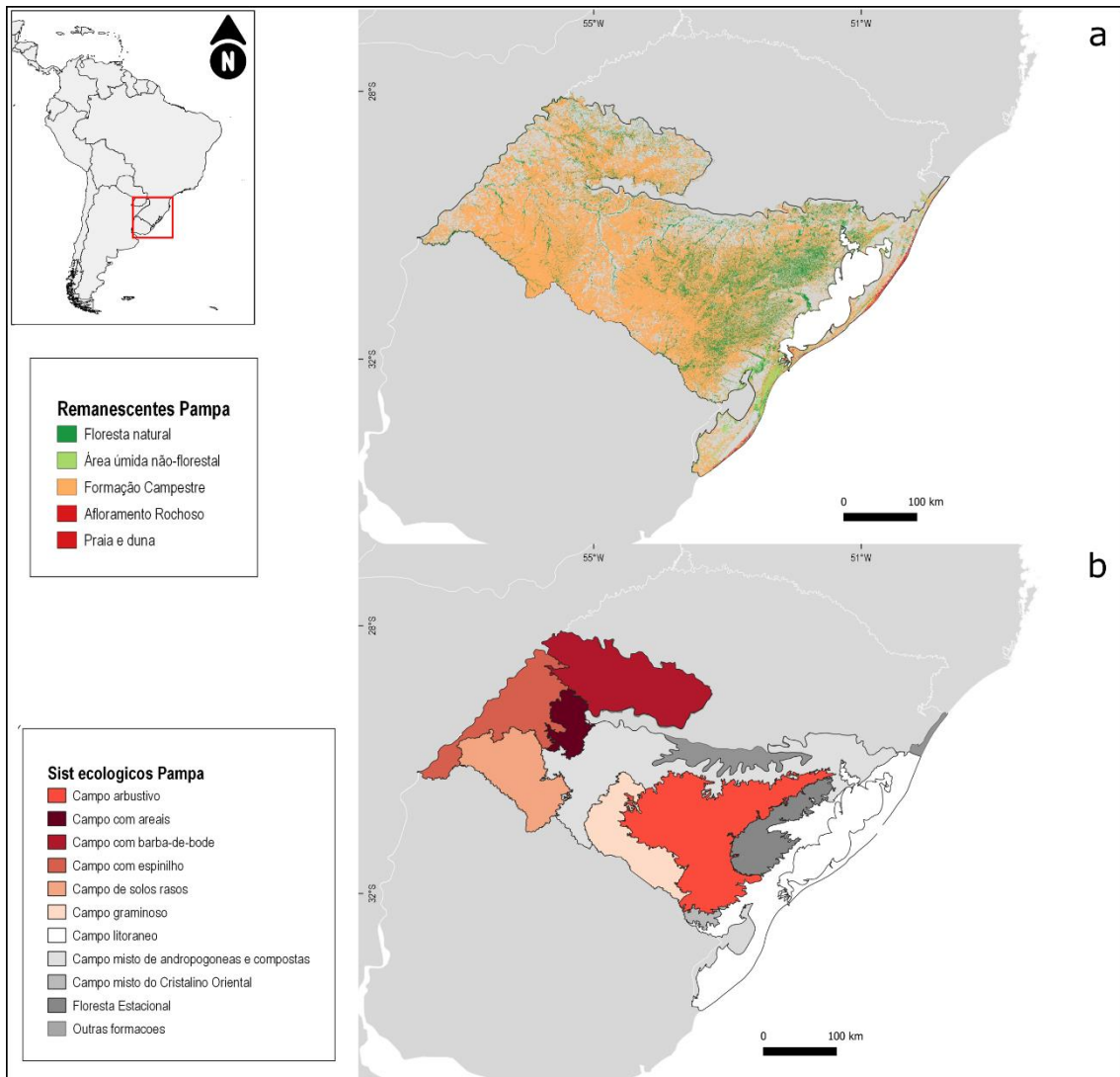


Figura 1. Caracterização da área de estudo. a) Remanescentes vegetais do bioma Pampa; b) Sistemas ecológicos presentes no Pampa

2.2 Dados de ocorrência:

A partir dos limites definidos para o Bioma Pampa (IBGE, 2004), compilamos uma lista com as espécies de anfíbios e répteis com ocorrência confirmada (Apêndice I, Material Suplementar III). Os

registros de distribuição foram compilados da literatura, selecionando estudos seguindo os seguintes critérios: (1) trabalhos de revisão taxonômica que contenham material examinado; (2) registros verificados quanto a identificação taxonômica e localidade precisa de coleta das maiores coleções de herpetologia do Brasil, Uruguai e Argentina; (3) mapas de atlas que complementem a distribuição das espécies fora do pampa quando necessário. Em muitos casos as coordenadas geográficas dos locais de coleta não estavam disponíveis e coordenadas foram aferidas ao nível mais preciso possível a partir da comparação com gazettiers e softwares: SpeciesLink – GeoLoc (disponível em <http://slink.cria.org.br/geoloc>) e Google Earth PRO (Google, 2018).

2.3 Variáveis climáticas:

Para gerar os modelos de distribuição das espécies, foram utilizadas variáveis bioclimáticas do projeto Worldclim na resolução de 2.5 arc minutos (~5km²). Essas variáveis são oriundas de dados interpolados de médias, máximas e mínimas de temperatura e precipitação de diferentes estações meteorológicas espalhadas mundialmente (Hijmans et al., 2005). Além disso, variáveis relacionadas ao relevo (altitude e inclinação), foram obtidas a partir do projeto EarthEnv (Amatulli et al., 2018) nas mesmas resoluções. As variáveis foram dimensionadas para a América do Sul onde os modelos foram gerados. Como estratégia para a eliminação de variáveis correlacionadas com objetivo de evitar sobreajuste dos modelos (Peterson et al., 2011) foi testada a colinearidade das variáveis para cada espécie a partir de uma correlação de Pearson eliminando variáveis com correlação acima de 0.9. As análises foram efetuadas no software R versão 3.5.1 (R Core Team, 2018).

2.4 Modelos de Distribuição Geográfica:

Utilizamos uma estratégia onde os SDM's foram gerados utilizando cinco algoritmos: Maximum Entropy (MaxEnt; Phillips et al., 2006), Support Vector Machine (SVM; Cortes & Vapnik, 1995), Generalized Linear Model (GLM; Guisan et al., 2002), Random Forest (RDF; Breiman, 2001) e Bioclim (Busby, 1991). Esses algoritmos foram escolhidos por abranger a maioria das estratégias de

SDM's, e diferem principalmente, por necessitam por vezes de conjuntos de dados de presença/pseudo-ausência ou presença/background. Assim, quando necessário, geramos os dados de pseudo-ausência de forma aleatória em mesmo número de pontos de presença para cada espécie. Sempre quando preciso dados de background, foram selecionados 10000 pontos aleatórios na América do Sul. Diferentes algoritmos de SDM's utilizam estratégias diferentes para a produção de modelos sendo, portanto, uma das maiores fontes de variação entre diferentes modelos (Franklin, 2010). Portanto, adotamos uma estratégia de "ensemble" com objetivo de reduzir a incerteza entre diferentes modelos (Diniz-Filho et al., 2009). O "ensemble" de cada espécie foi gerado selecionando aqueles algoritmos com "True Skill Statistic" (TSS) maior do que 0.6. Para transformar mapas contínuos de adequabilidade em mapas binários de presença e ausência foi calculada a média do "equal training specificity plus sensitivity" ponderado pelo TSS de cada espécie. Os modelos foram efetuados no software R versão 3.5.1 (R Core Team, 2018), utilizando os pacotes *modelos* (Rocha, 2019). Para criação de dados de pseudo-ausência e as previsões dos modelos, também foi utilizado o pacote *dismo* (Hijmans et al., 2013).

2.5 Priorização espacial

Utilizamos o software Zonation (versão 4.0; Lehtomäki & Moilanen, 2013) para gerar modelos de priorização espacial para anfíbios e répteis. Assim, utilizamos os limites do Pampa como máscara para redimensionar os modelos, utilizando as adequabilidades dentro dos limites do Pampa para todas as espécies. Complementarmente utilizamos três métricas para pesar cada espécie levando em conta diferentes aspectos de sua biologia: 1) A partir da Lista Nacional Oficial de Espécies Ameaçadas de Extinção atribuímos um peso maior àquelas espécies mais ameaçadas. Os pesos foram atribuídos da seguinte forma: espécies com status Menor preocupação (LC) e Quase Ameaçadas (NT) receberam peso igual a 1, enquanto espécies com status Vulnerável (VU) e Dados Deficientes (DD) receberam peso 1.25, status Em Perigo (EN) igual a 1.5 e Criticamente Ameaçado (CR) igual a 2

(Loyola et al., 2012); 2) Buscando inserir um componente histórico na análise utilizamos os valores de “Evolutionary Distinctiveness” (Gumbs et al., 2018) padronizados e escalonados em valores entre 1 e 2; 3) A partir dos modelos para América do Sul, foi calculado um índice de endemismo da espécie em relação ao pampa onde calculamos uma razão entre a área de distribuição potencial da espécie dentro do pampa em relação a área potencial distribuição total, esses valores foram padronizados e escalonados em valores entre 1 e 2. Todos os pesos foram multiplicados para estimar o peso final de cada espécie (Material Suplementar III, Apêndice II). Esse peso final influencia a priorização espacial, onde áreas que contém espécies não endêmicas, com baixo ED e sem ameaça recebem valores próximos de 1 e, portanto, são ranqueadas com baixa prioridade no esquema final. Áreas contendo espécies ameaçadas, com alto ED e endêmicas tem maior importância no ranqueamento (Moilanen et al., 2014). As padronizações dos pesos foram calculadas no R software v. 3.5.1.

O algoritmo implementado no Zonation se caracteriza por gerar uma hierarquia de prioridades ao longo de toda a paisagem analisada (Moilanen et al., 2005; Moilanen, 2007). Essa priorização é resultado de uma estratégia de minimização de perda marginal, ou seja, a remoção de células acontece de uma forma cuja perda provoca o menor prejuízo do valor de conservação da rede restante (Moilanen et al., 2014). Como estratégia de minimização e perda marginal utilizamos “core-area function”, abordagem recomendada quando os alvos são utilizados de forma direta na priorização (detalhes em Lehtomäki & Moilanen, 2013). Como estratégia inicial optamos por realizar uma abordagem de priorização para anfíbios e répteis com três esquemas diferentes: 1) Um esquema de priorização com Anfíbios e répteis recebendo mesmo peso inicial; 2) Um esquema com anfíbios e répteis recebendo um peso inicial diferenciado, onde o peso é calculado com um (1) dividido pelo número de espécies de cada grupo ($1/58$ ou 0.017) para anfíbios e ($1/79$ ou 0.012) para répteis. Essa abordagem busca equilibrar grupos com diversidade alfa diferentes. E, 3) Priorizações separadas para anfíbios e para répteis.

Resultados:

Um total de 88591 registros de 58 espécies de anfíbios e 79 de répteis foram identificados com ocorrência nos limites do bioma Pampa. Dessas, apenas *Apostolepis quirogai* e *Ophiodes enso* possuem menos de cinco registros de ocorrência, não sendo possível gerar modelos de distribuição. A partir da aplicação do limiar de presença-ausência para as espécies as quais modelos foram gerados foi possível gerar mapas de riqueza potencial de anfíbios (Figura 2a) e répteis (Figura b) a partir da soma dos modelos individuais.

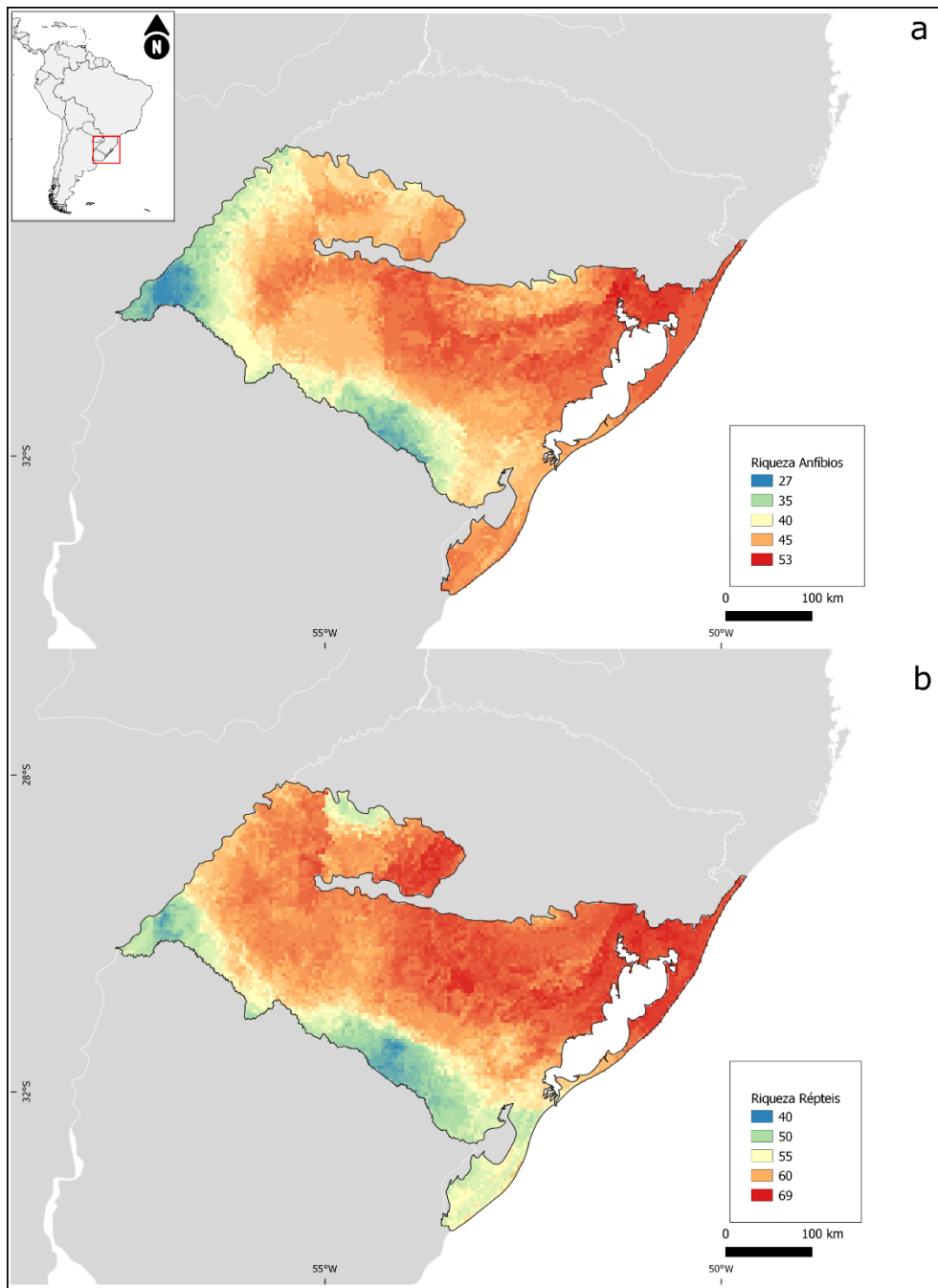


Figura 2. Riqueza potencial de anfíbios (a) e répteis (b) com base na sobreposição dos modelos de distribuição geográfica binário das espécies.

O esquema de priorização que considerou todas espécies de anfíbios e répteis em um mesmo conjunto (Figura 3a) apresentou o mesmo padrão geral de quando os grupos foram separados a partir de um peso individual para cada grupo (Figura 3c). Essa congruência espacial dos padrões é

evidenciada pelo resultado da subtração das soluções anteriores (Figura 3e). Por outro lado, a priorização feita separadamente para cada um dos grupos (Figuras 3b e 3d), gerou padrões distintos no espaço, como indica a diferença entre os esquemas (Figura 3f). Planalto médio e escudo cristalino foram mais importantes para anfíbios enquanto regiões da campanha se mostraram mais importantes para répteis.

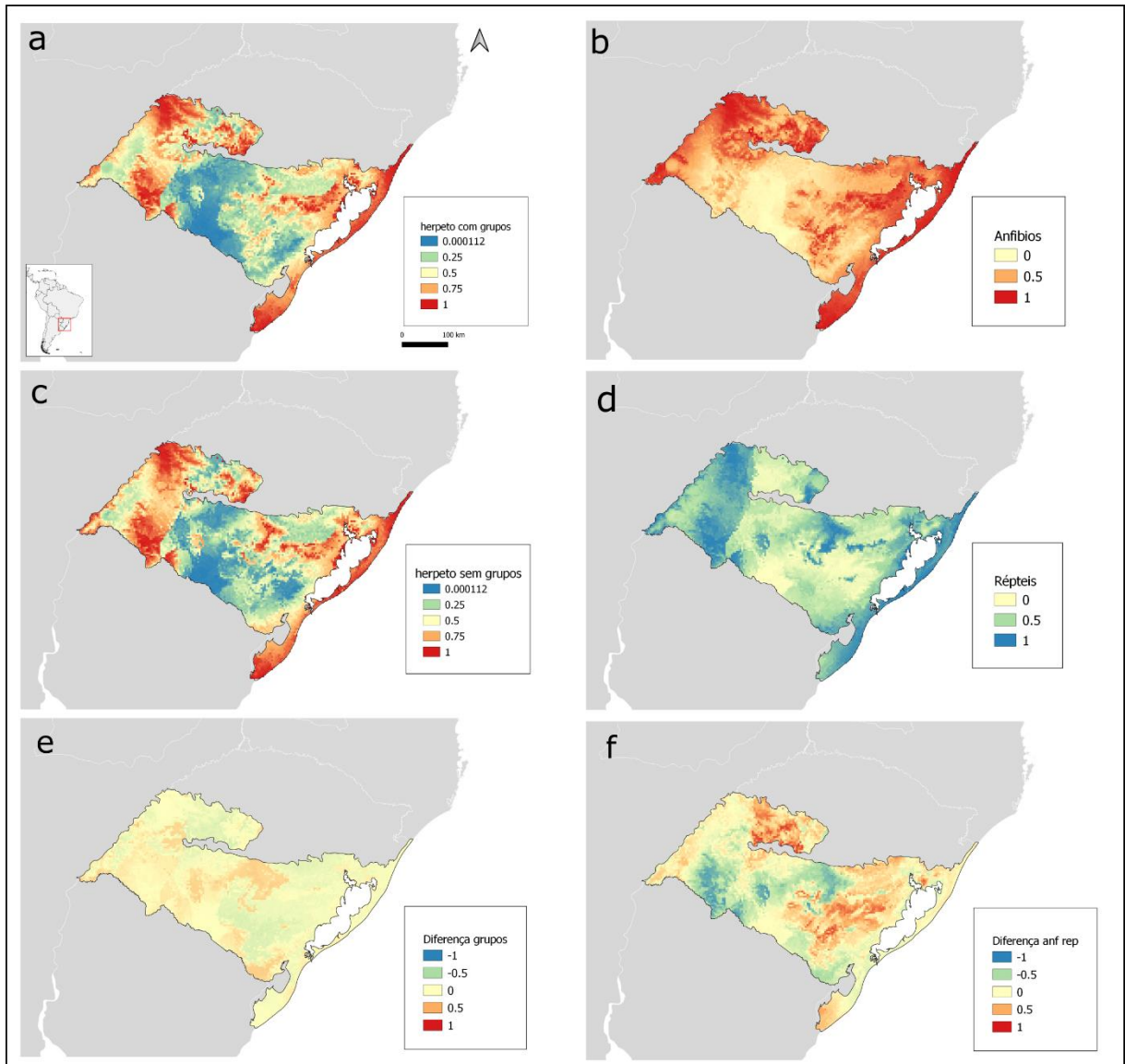


Figura 3. Diferentes esquemas de priorização espacial inicial. a) Anfíbios e répteis com mesmo peso inicial para cada espécie; b) Apenas espécies de anfíbios; c) Anfíbios e répteis com peso diferente para cada grupo; d) Apenas espécies de répteis; e) diferenças entre os esquemas (a) e (c), áreas com

valores negativos indicam áreas importantes no esquema (a) enquanto áreas com valores positivos indicam áreas importantes somente no esquema (c) e valores próximos de zero indicam priorizações iguais nos dois esquemas; f) diferenças entre os esquemas (b) e (d) áreas com valores negativos indicam áreas importantes no esquema (d) enquanto áreas com valores positivos indicam áreas importantes somente no esquema (b) e valores próximos de zero indicam priorizações iguais nos dois esquemas.

Com o objetivo de facilitar as comparações e evidenciar as áreas mais importantes para cada grupo, destacamos apenas as áreas ranqueadas dentro dos 5% mais importantes (Figura 4). Essas estão localizadas na porção média e norte do litoral além de regiões do extremo noroeste do Pampa. Se destacam como áreas importantes exclusivamente para anfíbios os extremos sul, oeste e nordeste além de áreas descontínuas ao longo do Pampa. Em relação aos répteis se destacam as costas leste e oeste da lagoa dos patos bem como regiões no centro e oeste do Pampa.

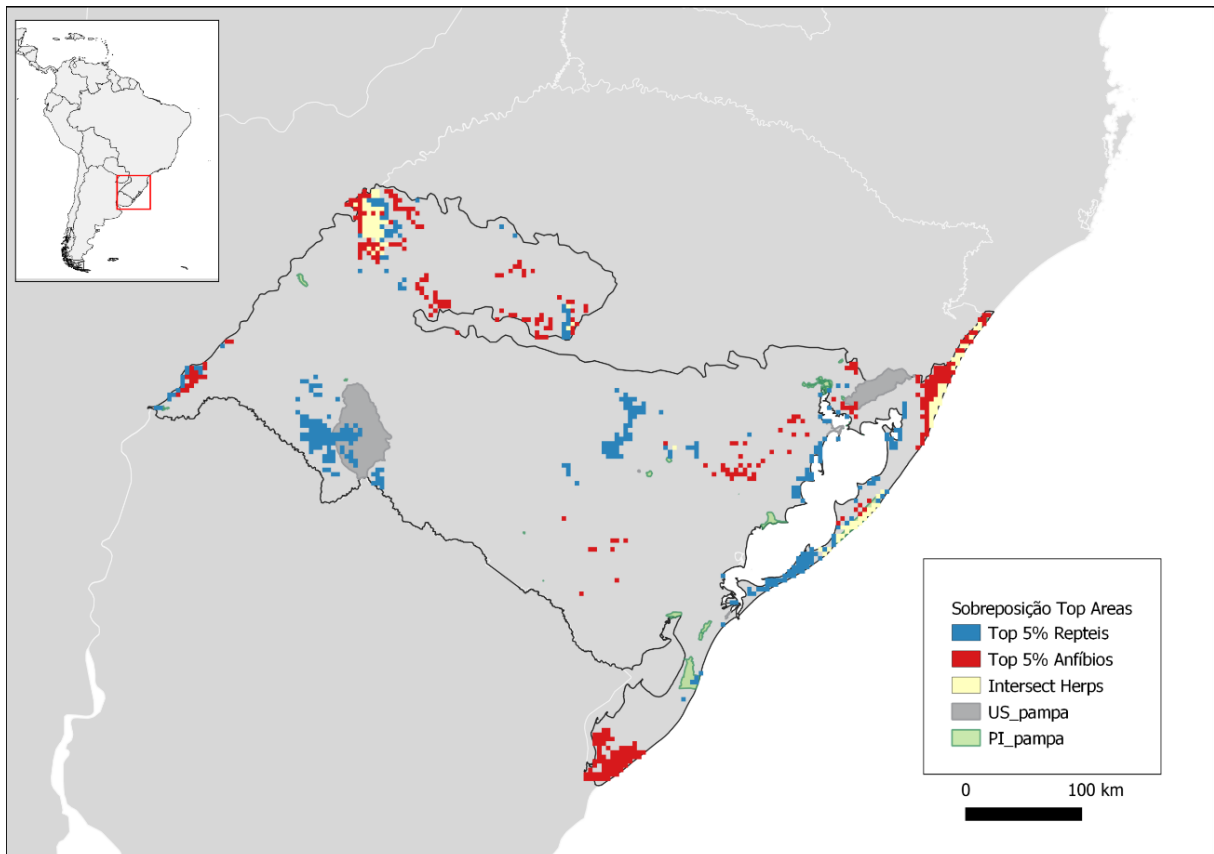


Figura 4. Sobreposição das áreas mais bem ranqueadas para os esquemas de Anfíbios e Répteis destacando as áreas em comum entre os dois, bem como as Unidades de Conservação (UCs). US pampa se refere a Unidades de Conservação incluídas nas categorias de Uso Sustentável no Pampa; PI_pampa se refere Unidades de Conservação incluídas nas categorias de Proteção Integral no Pampa.

A identificação de 11 sistemas ecológicos reflete a diversidade de ambientes dentro do bioma Pampa. Esses sistemas tiveram seus percentuais de remanescentes quantificados e foram ranqueados em relação a sua área total e a importância média de cada priorização (Figura 5, Apêndice II, Tabela 1). Assim, podemos identificar os sistemas Campo Arbustivo (CA), Campo com Espinilho (CE), Campos com Barba de Bode (CBb) e Campo Litorâneo (CL) com as maiores médias de priorização para anfíbios (Figura 5a) e com as maiores porções de áreas degradadas. Para répteis o padrão se manteve com as áreas Campo Arbustivo (CA), Campo com Espinilho (CE) e Campo Litorâneo (CL) como áreas importantes com o acréscimo dos Campos de solos rasos (CR) e os Campos do Cristalino Oriental (CC), essa última com a menor área total dentre os sistemas ecológicos (Figura 5b).

As áreas mais bem ranqueadas para anfíbios e répteis potencialmente protegeriam metade da diversidade de ambos grupos (Figura 6) com pouca sobreposição dessas áreas com as UCs existentes. A opção de não utilizar as UCs como máscara na análise permite a identificação de áreas prioritárias ao longo de todo o território, sem complementariedade ao sistema existente. Essa abordagem permitiu quantificar a importância média de cada UC para os grupos (Apêndice II, Tabela 2). Dentre as UCs de Uso Sustentável (US) três obtiveram scores médios acima de 0.95 para répteis: (1) Reserva Particular do Patrimônio Natural Estadual Barba Negra, (2) Área de Proteção Ambiental Estadual Delta do Jacuí para Répteis e (3) Reserva Particular do Patrimônio Natural Rincão das Flores

para Anfíbios. Considerando apenas as UCs de Proteção Integral (PI) três UC's se destacam: (1) Parque Estadual de Itapeva para Anfíbios, (2) Parque Estadual do Espinilho para Répteis e (3) Parque estadual da Lagoa do Peixe importante para os dois grupos

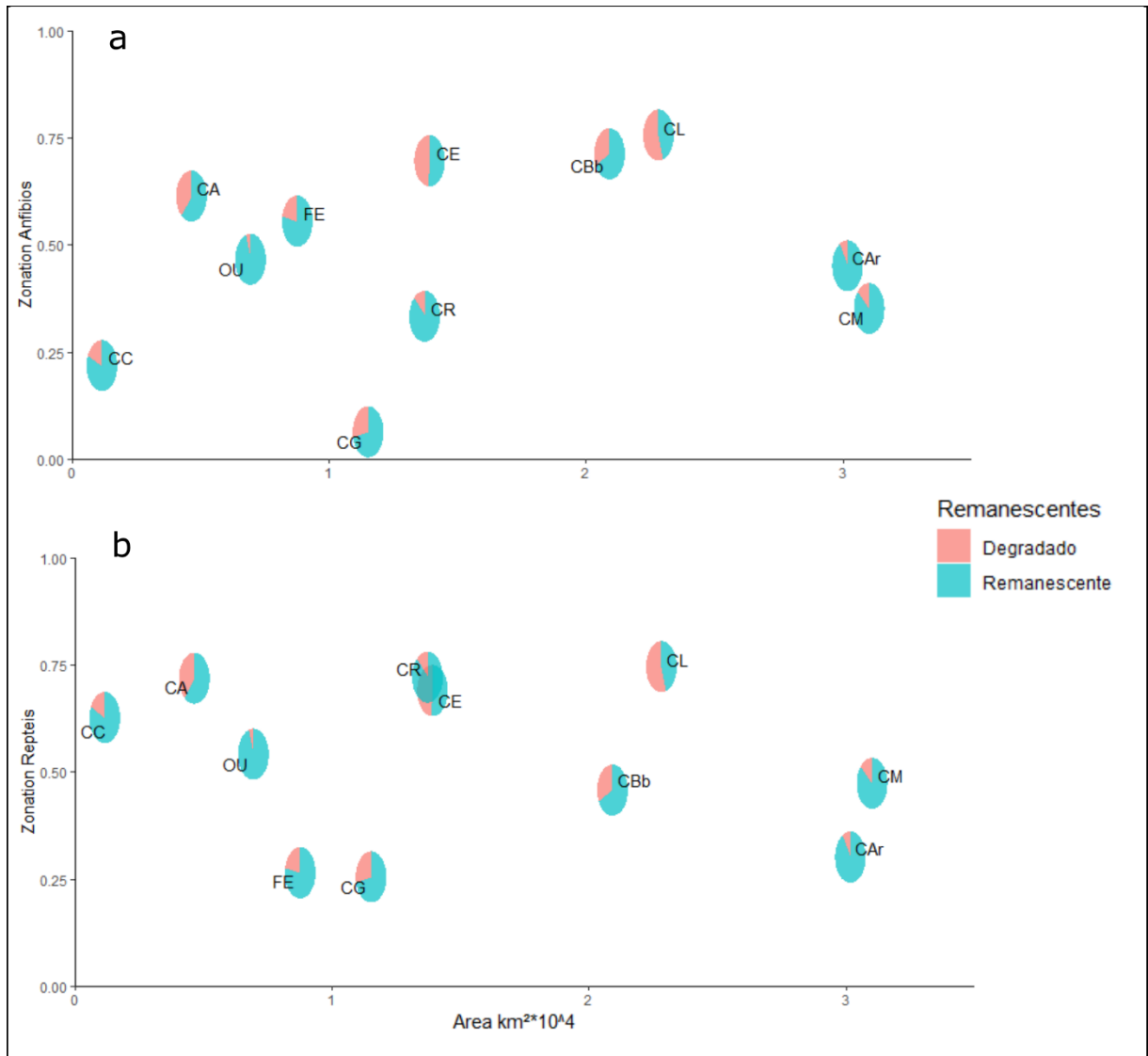


Figura 5. Ranqueamento dos sistemas ecológicos do Pampa brasileiro em relação à área e a média do ranqueamento de prioridade para a conservação de anfíbios e répteis, além do % de remanescentes naturais. CC=Campos do cristalino oriental; CA= Campos com areais; OU= Outros; FE= Floresta estacional; CG= Campos graminoso; CR= Campos de solos rasos; CE= Campo com espinilho; CBB=

Campos com barba-de-bode; CL= Campos litorâneos; CAr= Campos arbustivos; CMA= Campos mistos de antropogêneas e compostas. a) Anfíbios; b) Répteis.

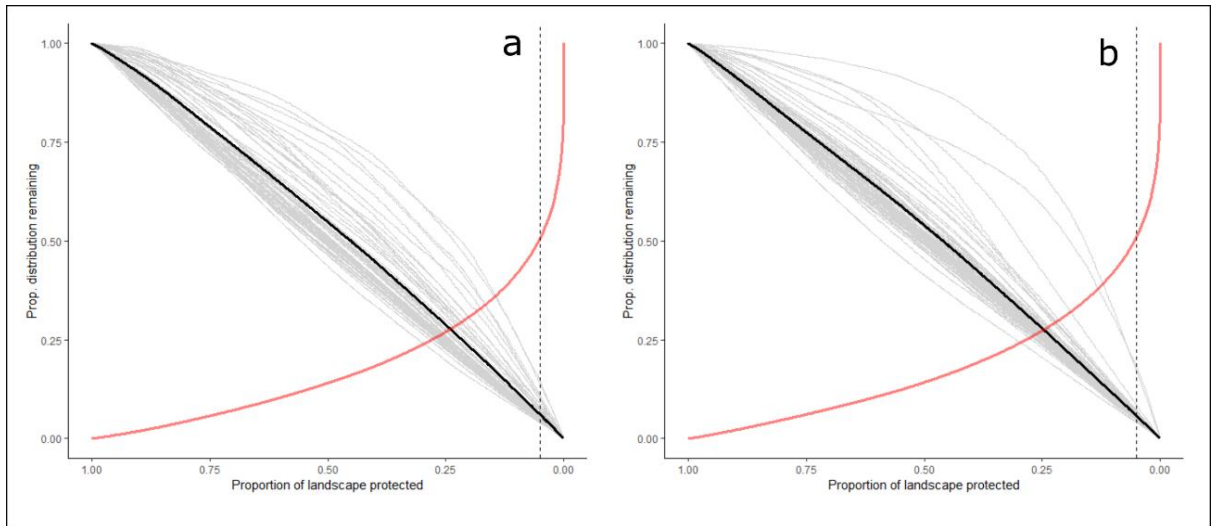


Figura 6. Curvas de performance das prioritizações para os anfíbios e répteis do Pampa brasileiro. Linhas cinzas indicam a performance individual das espécies, enquanto a preta representa a média. Curva vermelha representa o risco de extinção. Pontilhado representa a proporção da área preservada quando são selecionadas as áreas ranqueadas acima de 0.95. a) Anfíbios; b) Répteis.

Discussão:

O Pampa no Brasil é apenas parte de uma extensa região natural denominada Pastizales del Rio de la Plata ou Pampas que se estende por Brasil, Uruguai e Argentina (Bilenca & Miñarro, 2004). Essa porção coincide com a transição entre os climas subtropical e tropical fornecendo condições para a ocorrência de diferentes formações vegetais. Essas características fazem do Pampa um grande mosaico de formações inseridas em uma matriz predominantemente campestre. Essas características

refletem um grande compartilhamento de espécies de anfíbios e répteis associadas a uma taxa de endemismo relativamente baixa se comparado com biomas exclusivamente tropicais (Bérnils et al., 2007; Garcia et al., 2007). No Pampa, fica evidente a grande influência de formações florestais e de savanas tropicais e subtropicais na composição de espécies de anfíbios e répteis (Alvares et al. 2019 in press). Esse *turnover* de espécies reflete um padrão de riqueza decrescente em direção ao sul, principalmente devido a influência de espécies de Mata Atlântica. O grau de conhecimento incompleto sobre a fauna de anfíbios e répteis justifica a utilização de ferramentas de modelagem de distribuição geográfica como uma forma menos empírica de generalização da distribuição dos táxons. Entretanto, quando sobrepostos os modelos, valores gerais de riqueza são frequentemente superestimados em relação a dados de amostragem *in locu*.

Uma das questões centrais no planejamento de áreas prioritárias para conservação é como abordar a diversidade de alvos (Moilanen et al., 2014). A priorização espacial é baseada na distribuição dos organismos na área analisada, e a partir da utilização de pesos permite inserir outros componentes a serem levados em consideração na solução final. Quando a priorização envolve múltiplos alvos de grupos distintos são necessárias estratégias para evitar que diferenças entre os grupos distorçam o resultado. Os anfíbios e répteis são tradicionalmente estudados juntos apesar de possuírem características ecológicas e uma história evolutiva muito distintas (Vitt & Caldwell, 2013). A opção por abordar anfíbios e répteis separadamente eliminou a necessidade de uma pesagem inicial diferenciada. Ambos os esquemas possuem certa congruência espacial (p.ex. Campos Litorâneos), porém diferiram em outras regiões (Figura 3f), reforçando a opção de priorizações separadas para anfíbios e répteis. A seleção de um critério de 5% das melhores evidencia as áreas importantes para cada um dos grupos, bem como as compartilhadas (Figura4).

A principal estratégia de conservação *in situ* em território brasileiro (Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza - SNUC) é resultado de iniciativas de preservação sem um

planejamento sistemático. Essas estratégias têm como objetivo a aplicação eficiente de recursos e a busca de soluções com menor custo-benefício que maximizem a aplicação da ação proposta (Lowemberg-Neto & Loyola, 2016). O cenário atual de cobertura de unidades de conservação do Pampa é muito inferior ao previsto na meta 11 da COP10 e não há perspectiva para mudança desse cenário. O desmonte da educação Brasileira em seus diversos níveis, bem como a desmobilização em torno de políticas ambientais já é uma preocupação em nível mundial (see Escobar, 2018, 2019; Abessa et al., 2019; Thomé & Haddad, 2019).

Os Campos Litorâneos (CL) possuem a menor proporção de remanescentes campestres (Figura 5), muitas dessas áreas, especialmente as úmidas cederam lugar a orizicultura e mais recentemente à silvicultura (Hasenack et al., 2010). É o sistema ecológico onde está inserida a UC mais bem ranqueada para os dois grupos. O Parque Nacional da Lagoa do Peixe foi tradicionalmente criado pela importância para aves migratórias, mas também para preservação de extensas áreas úmidas visadas por rizicultores. A designação de uma gestora associada ao agronegócio e sem nenhuma experiência com atuação no meio ambiente ameaça fortemente a autonomia e o funcionamento desta UC (Portaria nº 1690/328 de 09 de julho de 2019). O Campo com Espinilho (CE), ao longo do Rio Uruguai no extremo oeste do Rio Grande do Sul, também sofre grande pressão de agricultura de arroz irrigado, sendo uma área importante para anfíbios e répteis. Nesse sistema está inserido o Parque Estadual do Espinilho, UC particularmente importante no esquema de priorização de répteis. O Campo de Barba de Bode (CBb), é um dos sistemas mais importantes na priorização de anfíbios, sendo também o sistema sem nenhuma representatividade de unidades de conservação. Nesse sistema ecológico a conversão dos campos naturais se deu principalmente pelo cultivo de soja e milho (Hasenack et al., 2010). Os sistemas ecológicos com maior proporção de áreas degradadas serem os mais bem ranqueados nos dois esquemas de priorização reforça a importância da manutenção desses remanescentes e do planejamento sistemático na complementação do SNUC.

As áreas abertas que compõem o bioma Pampa são resultado de milhares de anos de adaptações ao clima e a presença de grandes herbívoros pastadores (Pillar & Vélez, 2010). A extinção da megafauna pastadora coincidiu com um período em que o clima mais úmido e quente teria favorecido a expansão natural de formações florestais sob os campos durante o holoceno (Behling, 2002). A partir de então, parte da manutenção dos campos parecem ter sido mantidos pelo manejo de fogo antropogênico e o pastejo pelo gado introduzido no século XVII (Overbeck et al. 2007). Durante esse período em que a pecuária predominou como principal atividade econômica na região favoreceu a criação de uma identidade cultural e histórica ligada à figura do Gaúcho e a criação bovina. Pesquisas recentes indicam a pecuária como potencial aliado para a manutenção da integridade dos campos sulinos e dos seus serviços ambientais (Pillar et al. 2009).

Entretanto, a tendência atual é a substituição da produção pecuária tradicional por outras atividades econômicas, provocando uma severa conversão de áreas naturais em monoculturas agrícolas e silviculturais (Pillar et al., 2002; Gautreau & Vélez, 2011). Essa tendência de descaracterização, portanto, afeta não só questões ambientais, mas também de um patrimônio associado a identidade cultural de um povo nos últimos quatro séculos. Somente entre 1986 e 2002, 16% da área campestre do Rio Grande do sul foi convertida em outros usos como lavouras e plantações de *Pinus* e *Eucalyptus* (Reis & Pillar, 2019). Estudos já demonstraram o efeito negativo da silvicultura sobre solos, água e biodiversidade vegetal (Jobbágy et al., 2006; Pillar et al., 2006; Céspedes-Payret et al., 2009). Em relação à herpetofauna, estudos indicam redução da riqueza de anfíbios anuros em corpos d'água associados a monoculturas de *Pinus* sp. (Machado et al., 2012) bem como influência direta do sombreamento modulando a ocorrência de *Contomastix vacariensis* em afloramentos rochosos nos campos sulinos (Oliveira 2018 dados não publicados). Em relação a culturas de *Eucalyptus*, sua presença diminui a riqueza da comunidade de Anfíbios e Répteis (Saccol et al., 2017). A partir de estudos pontuais podemos projetar diferentes níveis de impactos associados

a esses tipos de conversão para a fauna associada ao Pampa brasileiro, devendo ser encorajadas pesquisas dessa natureza.

Conclusão

Os resultados demonstram a importância de identificar áreas relevantes para grupos tradicionalmente não considerados em esquemas de priorização para a conservação. Esse é o primeiro esquema de priorização focado no Pampa brasileiro, um dos biomas mais ameaçados, exclusivo do extremo sul do país. Apesar de boa parte dos remanescentes de áreas naturais campestres permanecerem com paisagem próxima da original as taxas de conversão são aceleradas. O Pampa é o bioma reconhecido mais recentemente e com a menor cobertura do Sistema de Unidades de conservação. Concluímos que para garantir a manutenção de boa parte da diversidade de ambos os grupos seria necessária a conservação de uma área muito maior do que o esquema atual. O cenário atual é de desmonte das estratégias de conservação em território nacional não sendo viável a estratégia tradicional de conservação *in situ*. Esse cenário reforça nossa percepção que a melhor estratégia para conservação desta fauna é a manutenção de áreas naturais em sistemas ecológicos com conversão acelerada, priorizando usos que não descaracterizem a paisagem natural (e.g. pecuária de baixo impacto).

Referências

- Abessa, D., Famá, A., & Buruaem, L. (2019) The systematic dismantling of Brazilian environmental laws risks losses on all fronts. *Nature Ecology & Evolution*, **3**, 510–511.
- Amatulli, G., Domisch, S., Tuanmu, M.-N., Parmentier, B., Ranipeta, A., Malczyk, J., & Jetz, W. (2018) A suite of global, cross-scale topographic variables for environmental and biodiversity modeling. *Scientific data*, **5**, 180040.

- Behling, H. (2002) South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: A synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **177**, 19–27.
- Bencke, G.A., Maurício, G.N., Develey, P.F., & Goerck, J.M. (2006) Áreas Importantes para a Conservação das Aves no Brasil, Parte I—Estados do Domínio da Mata Atlântica. *São Paulo: SAVE Brasil*, .
- Bérnils, R.S., Giraud, A.R., Carreira, S., & Cechin, S.Z. (2007) Répteis das porções subtropical e temperada da região Neotropical. *Ciência e Ambiente*, **35**, 101–136.
- Berreta, E. (2008) Produção animal em pastagens naturais no Uruguay. 55–91.
- Bilenca, D. & Miñarro, F. (2004) *Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*.
- Boldrini, I.I. I. (2009) *A flora dos campos do Rio Grande do Sul*.
- Bond, W.J. & Parr, C.L. (2010) Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation*, **143**, 2395–2404.
- Breiman, L. (2001) Random forests. *Machine learning*, **45**, 5–32.
- Busby, J. (1991) BIOCLIM—a bioclimate analysis and prediction system. *Plant protection quarterly (Australia)*, .
- Céspedes-Payret, C., Piñeiro, G., Achkar, M., Gutiérrez, O., & Panario, D. (2009) The irruption of new agro-industrial technologies in Uruguay and their environmental impacts on soil, water supply and biodiversity: a review. *International Journal of Environment and Health*, **3**, 175–197.
- Cortes, C. & Vapnik, V. (1995) Support-vector networks. *Machine learning*, **20**, 273–297.
- Diniz-Filho, J.A.F., Mauricio Bini, L., Fernando Rangel, T., Loyola, R.D., Hof, C., Nogués-Bravo, D., & Araújo, M.B. (2009) Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species

- turnover under climate change. *Ecography*, **32**, 897–906.
- Elith, J. & Leathwick, J.R. (2009) Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, **40**, 677–697.
- Embert, D., Reichle, S., Larrea-Alcázar, D.M., Cortez, C., Muñoz, A., Gonzales, L., Montaña, R., Aguayo, R., Domic, E., Padial, J.M., Maldonado, M., Caballero, P., & Guerrero, M. (2011) Priority areas for amphibian conservation in a neotropical megadiverse country: The need for alternative, non place based, conservation. *Biodiversity and Conservation*, **20**, 1557–1570.
- Escobar, H. (2018) Scientists, environmentalists brace for Brazil's right turn. *Science*, **362**, 273 LP – 274.
- Escobar, H. (2019) Bolsonaro's first moves have Brazilian scientists worried. *Science*, **363**, 330 LP – 330.
- Franklin, J. (2010) *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge University Press,
- Frost, D.R. (2018) Available at: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.
- Garcia, P.C.A., Lavilla, E., Langone, J., & Segalla, M. V. (2007) Anfíbios da região subtropical da América do Sul. *Ciência & Ambiente*, **35**, 65–100.
- Gautreau, P. & Vélez, E. (2011) Strategies of environmental knowledge production facing land use changes: Insights from the Silvicultural Zoning Plan conflict in the Brazilian state of Rio Grande do Sul. *Cybergeo: European Journal of Geography*, .
- Giulietti, A.M., Rapini, A., Andrade, M.J.G., Queiroz, L.P., & C., S.J.M. (2009) *Plantas raras do Brasil*. Conservação Internacional,
- Google (2018) Google Earth PRO. .

- Graham, C.H., Ron, S.R., Santos, J.C., Schneider, C.J., & Moritz, C. (2004) Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, **58**, 1781–1793.
- Guisan, A., Edwards Jr, T.C., & Hastie, T. (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological modelling*, **157**, 89–100.
- Gumbs, R., Gray, C.L., Wearn, O.R., & Owen, N.R. (2018) Tetrapods on the EDGE: Overcoming data limitations to identify phylogenetic conservation priorities. *PLoS ONE*, **13**, 1–19.
- Hasenack, H., Weber, E., Boldrini, I.I., & Trevisan, R. (2010) Mapa de sistemas ecológicos da ecorregião das savanas uruguaias em escala 1: 500.000 ou superior e relatório técnico descrevendo insumos utilizados e metodologia de elaboração do mapa de sistemas ecológicos. *Porto Alegre, UFRGS, Centro de Ecologia*, .
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., & Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*, **25**, 1965–1978.
- Hijmans, R.J., Phillips, S., Leathwick, J., & Elith, J. (2013) dismo: Species distribution modeling. *R package version 0.8-17*, .
- del Hoyo, J., Collar, N.J., Christie, D.A., Elliott, A., Fishpool, L.D.C., Boesman, P., & Kirwan, G.M. (2016) HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. .
- IBGE (2004) Mapa de Biomas do Brasil. .
- Jobbágy, E.G., Vasallo, M., Farley, K.A., Piñeiro, G., Garbulsky, M.F., Noretto, M.D., Jackson, R.B., & Paruelo, J.M. (2006) Forestación en pastizales: hacia una visión integral de sus oportunidades y costos ecológicos. *Agrociencia-Sitio en Reparación*, **10**, 109–124.

- Krob, A., Kindel, A., & Bohrer, P. (2010) Microcorredores Ecológicos de Itapeva. *Porto Alegre: Instituto Curicaca*, .
- Lehtomäki, J. & Moilanen, A. (2013) Methods and workflow for spatial conservation prioritization using Zonation. *Environmental Modelling & Software*, **47**, 128–137.
- Lino, C.F., Dias, H., & Albuquerque, J.L.R. (2009) Reserva da Biosfera da Mata Atlântica: revisão e atualização dos limites e zoneamento da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica em base cartográfica digitalizada—fase VI. *Fase VI. São Paulo: Conselho Nacional da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica*, .
- Lowemberg-Neto, P. & Loyola, R. (2016) Biogeografia da Conservação. *Biogeografia da América do Sul: analisando espaço, tempo e forma* pp. 169–178.
- Loyola, R., Machado, N., Vila Nova, D., Martins, E., & Martinelli, G. (2014) *Áreas prioritárias para conservação e uso sustentável da flora brasileira ameaçada de extinção*.
- Loyola, R.D., Kubota, U., & Lewinsohn, T.M. (2007) Endemic vertebrates are the most effective surrogates for identifying conservation priorities among Brazilian ecoregions. *Diversity and Distributions*, **13**, 389–396.
- Loyola, R.D., Lemes, P., Faleiro, F. V., Trindade-Filho, J., & Machado, R.B. (2012) Severe Loss of Suitable Climatic Conditions for Marsupial Species in Brazil: Challenges and Opportunities for Conservation. *PLoS ONE*, **7**, .
- Machado, I.F., Moreira, L.F.B., & Maltchik, L. (2012) Effects of pine invasion on anurans assemblage in southern Brazil coastal ponds. *Amphibia-Reptilia*, **33**, 227–237.
- MapBiomias, P. (2019) – Coleção v3.1 da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso de Solo do Brasil, acessado em [30/07/2019] através do link: [<http://mapbiomas.org>]

- Moilanen, A. (2007) Landscape Zonation, benefit functions and target-based planning: Unifying reserve selection strategies. *Biological Conservation*, **134**, 571–579.
- Moilanen, A., Franco, A.M.A., Early, R.I., Fox, R., Wintle, B., & Thomas, C.D. (2005) Prioritizing multiple-use landscapes for conservation: methods for large multi-species planning problems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**, 1885–1891.
- Moilanen, A., Pouzols, F.M., & Meller, L. (2014) Spatial conservation planning methods and software Zonation. Version 4 User manual. .
- Nogueira, C., Buckup, P.A., Menezes, N.A., Oyakawa, O.T., Kasecker, T.P., Neto, M.B.R., & da Silva, J.M.C. (2010) Restricted-range fishes and the conservation of Brazilian freshwaters. *PLoS one*, **5**, e11390.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'Amico, J. a., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P., & Kassem, K.R. (2001) Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, **51**, 933.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V.D., Blanco, C.C., Boldrini, I.I., Both, R., & Forneck, E.D. (2007) Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **9**, 101–116.
- Pennington, R.T. & Ratter, J.A. (2006) *Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography, and conservation*. CRC Press,
- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M.B. (2011) *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)*. Princeton University Press,
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species

- geographic distributions. *Ecological modelling*, **190**, 231–259.
- Pillar, V. de P., Müller, S.C., Castilhos, Z.M. de S., & Jacques, A.V.Á. (2009) *Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Bras.
- Pillar, V.D., Boldrini, I.I., Hasenack, H., Jacques, A.V.A., Both, R., Müller, S.C., Eggers, L., Fidelis, A., Santos, M.M.G., & Oliveira, J.M. (2006) Estado atual e desafios para a conservação dos campos. *Universidade Federal do Rio Grande do Sul Porto Alegre*, 24.
- Pillar, V.D. & Vélez, E. (2010) Extinção dos Campos Sulinos em Unidades de Conservação: um Fenômeno Natural ou um Problema Ético? *Natureza & Conservação*, **8**, 84–86.
- Pillar, V.D.P., Boldrini, I.I., & Lange, O. (2002) Spatial patterns of grassland communities under eucalyptus plantation. *Pesquisa agropecuária brasileira*, **37**, 753–761.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reis, C.R.M. dos & Pillar, V.D.P. (2019) Valores, Estratégias de Pesquisa e Aplicação do Conhecimento: Os Campos Sulinos em Questão. *Principia: an international journal of epistemology*, **22**, 461–483.
- Rocha, D. (2019) modelos: Modelagem de nicho ecológico. .
- Roll, U., Feldman, A., Novosolov, M., et al. (2017) The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation. *Nature Ecology and Evolution*, **1**, 1677–1682.
- Saccol, S. da S.A., Bolzan, A.M.R., & Santos, T.G. dos (2017) In the Shadow of Trees: Does Eucalyptus Afforestation Reduce Herpetofaunal Diversity in Southern Brazil? . *South American Journal of Herpetology*, **12**, 42–56.
- SEMA (2014) Corredor Ecológico da Quarta Colônia, como instrumento de gestão territorial para

promoção da conectividade entre o Parque Estadual da Quarta Colônia e demais alvos prioritários de conservação da biodiversidade identificados na região. .

SNUC (2000) 9.985, de 18 de julho de 2000. *SNUC–Sistema Nacional de Unidades de Conservação*.
Brasília, 18, .

Thomé, M.T.C. & Haddad, C.F.B. (2019) Brazil's biodiversity researchers need help. *Science*,
364, 1144 LP – 1145.

Uetz, P., Freed, P., & Hošek, J. (2018)

Vélez-Martin, E. (2010) Proposição de novas unidades de conservação federais no Bioma Pampa com definição de categoria, delimitação e caracterização biológica para fins de análise técnica e jurídica por parte do Ministério do Meio Ambiente. .

Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. (2013) *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*.
Elsevier Science,

Wilson, D.E. & Reeder, D.M. (2011) Class Mammalia Linnaeus, 1758. *Zootaxa*, **3148**, 56–60.

Conclusões

O reconhecimento de unidades biogeográficas é dependente do conhecimento sobre a distribuição dos organismos que habitam determinada região. Neste trabalho apresentamos um panorama sobre o conhecimento de taxonomia e distribuição de anfíbios e répteis da Ecorregião Savana Uruguaia. A qualidade dos dados permite inferir padrões compartilhados entre os grupos (corótipos), indicando áreas restritas a Savana Uruguaia, bem como sua relação com outras unidades biogeográficas. Exploramos ainda questões relacionadas ao nicho ecológico das espécies que compõem os corótipos, fornecendo subsídios para hipóteses sobre processos geradores dos padrões bem como efeitos de parâmetros analíticos sob a composição das áreas. O conhecimento sobre a distribuição geográfica permitiu também, uma proposta de priorização espacial do Bioma Pampa utilizando esses grupos que tradicionalmente não são contemplados nesses esquemas. Desta forma podemos indicar as principais ameaças e ranquear áreas prioritárias indicando quais estratégias seriam mais efetivas.

Referências Bibliográficas

- Bérnils RS, Giraudo AR, Carreira S, Cechin SZ, 2007. Répteis das porções subtropical e temperada da Região Neotropical. *Ciência & Ambiente*, 35: 101-136.
- Cabrera AL, Willink A, 1973. *Biogeografía de América Latina*. Washington DC: Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. 120pp.
- Carreira S, Brazeiro A, Camargo A, da Rosa I, Canavero A, Maneyro M., 2012. Diversity of reptiles of Uruguay: knowledge and information gaps. *Boletín de la Sociedad Zoológica de Uruguay*, 21(1-2): 9-29.
- Colwell RK & Rangel TF, 2009. Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106: 19651-58.
- Garcia PCA, Lavilla E, Langone J, Segalla MV, 2007. Anfíbios da região subtropical da América do Sul – Padrões de distribuição. *Ciência & Ambiente*, 35: 65-100.
- Giraudo, AR, 2001. *Serpientes de la Selva Paranaense y del Chaco Húmedo*. L.O.L.A, Buenos Aires
- Hortal J, Lobo JM, Jimenez-Valverde A, 2007. Limitations of Biodiversity Databases: Case Study on Seed-Plant Diversity in Tenerife, Canary Islands. *Conservation Biology* 21: 853-63.
- Hortal J, de Bello F, Diniz-Filho JAF, Lewinsohn TM, Lobo JM, Ladle RJ ,2015. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46: 523-549.
- IBGE, 2004. *Mapa de biomas do Brasil*. Escala 1:5.000.000. Rio de Janeiro: IBGE, 2004.
- Lema T ,1994. Lista comentada dos répteis ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicação Museu Ciências PUCRS, série Zoologia*, 7: 41-150.

Lomolino MV, 2004. Conservation Biogeography. In *Frontiers of Biogeography: new directions in the geography of nature*, ed. MV Lomolino, LR Heaney. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. pp. 293-96

Mittermeier RA, Robles-Gil P, Mittermeier CG (eds.), 1997. *Megadiversity: Earth's biologically wealthiest nations*. CEMEX, Agrupación Serra Madre, S.C., Mexico

Morrone JJ, 2017. *Neotropical biogeography: Regionalization and evolution*. Boca Raton: CRC Press.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J, 2000. Biodiversity Hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GVN, Underwood EC, D'amico JA, Itoua I, Strand HE, Morrison JC, Loucks CJ, Allnutt TF, Ricketts TH, Kura Y, Lamoreux JF, Wettengel WW, Hedao P, Kassem KR, 2001. *Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth*. *BioScience*, 51: 933.

Overbeck GE, Müller SC, Fidelis A, Pfadenhauer J, Pillar VD, Blanco CC, Boldrini II, Both R, Forneck ED, 2007. Brazil's neglected biome: the South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9(2): 101-116.

Peterson AT et al., 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Oxford: Princeton University Press.

Soberón J, 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distribution of species. *Ecology Letters*, 10: 1115-23.

Soberón J & Nakamura M, 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106: 19644-50.

Soberón J, 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective.

Ecography, 33: 159-167.

Soriano A, León RJC, Sala OE, Lavado RS, Deregibus VA, Cahuepé MA, Scaglia OA, Velazquez CA, Lemcoff JH, 1992. Río de la Plata grasslands. Ecosystems of the World 8A. Natural Grasslands (ed. by R.T. Coupland). Elsevier, New York. pp. 367–407.

Apêndices

Material Suplementar I

Appendix I. List of all species with occurrence in the Uruguayan Savanna ecoregion

Group	Family	Specie
Testudines	Emydidae	<i>Trachemys dorbigni</i>
Testudines	Chelidae	<i>Acanthochelys spixii</i>
Testudines	Chelidae	<i>Hydromedusa tectifera</i>
Testudines	Chelidae	<i>Phrynops hilarii</i>
Testudines	Chelidae	<i>Phrynops williamsi</i>
Squamata	Phyllodactylidae	<i>Homonota uruguayensis</i>
Squamata	Mabuydae	<i>Aspronema dorsivittatum</i>
Squamata	Mabuydae	<i>Notomabuya frenata</i>
Squamata	Leiosauridae	<i>Anisolepis undulatus</i>
Squamata	Liolaemidae	<i>Liolaemus arambarensis</i>
Squamata	Liolaemidae	<i>Liolaemus gardeli</i>
Squamata	Liolaemidae	<i>Liolaemus occipitalis</i>
Squamata	Tropiduridae	<i>Stenocercus azureus</i>
Squamata	Tropiduridae	<i>Tropidurus catalanensis</i>
Squamata	Anguidae	<i>Ophiodes enso</i>
Squamata	Anguidae	<i>Ophiodes fragilis</i>
Squamata	Anguidae	<i>Ophiodes intermedius</i>
Squamata	Anguidae	<i>Ophiodes vertebralis</i>
Squamata	Anguidae	<i>Ophiodes aff. Striatus</i>

Squamata	Gymnophthalmidae	<i>Cercosaura olivaceae</i>
Squamata	Gymnophthalmidae	<i>Cercosaura schreibersii</i>
Squamata	Teiidae	<i>Contomastix charrua</i>
Squamata	Teiidae	<i>Contomastix lacertoides</i>
Squamata	Teiidae	<i>Salvator merianae</i>
Squamata	Teiidae	<i>Teius oculatus</i>
Squamata	Amphisbaenidae	<i>Amphisbaena darwinii</i>
Squamata	Amphisbaenidae	<i>Amphisbaena kingii</i>
Squamata	Amphisbaenidae	<i>Amphisbaena munoai</i>
Squamata	Amphisbaenidae	<i>Amphisbaena prunicolor</i>
Squamata	Amphisbaenidae	<i>Amphisbaena trachura</i>
Squamata	Anomalepididae	<i>Liotyphlops beui*</i>
Squamata	Typhlopidae	<i>Amerotyphlops brongersmianus</i>
Squamata	Leptotyphlopidae	<i>Epictia munoai</i>
Squamata	Boidae	<i>Eunectes notaeus</i>
Squamata	Colubridae	<i>Chironius bicarinatus</i>
Squamata	Colubridae	<i>Chironius brazili</i>
Squamata	Colubridae	<i>Chironius maculoventris</i>
Squamata	Colubridae	<i>Leptophis ahaetulla marginatus</i>
Squamata	Colubridae	<i>Mastigodryas bifossatus</i>
Squamata	Colubridae	<i>Spilotes pullatus</i>
Squamata	Colubridae	<i>Tantilla melanocephala</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Apostolepis quirogai</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Atractus paraguayensis</i>

Squamata	Dipsadidae	<i>Atractus reticulatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Atractus thalesdelemai</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Boiruna maculata</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Calamodontophis paucidens</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Ditaxodon taeniatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Echinanthera cyanopleura</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Erythrolamprus almadensis</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Erythrolamprus jaegeri</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Erythrolamprus miliaris*</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Erythrolamprus poecilogyrus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Gomesophis brasiliensis</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Helicops infrataeniatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Hydrodynastes gigas</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Lygophis anomalus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Lygophis flavifrenatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Oxyrhopus rhombifer</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Paraphimophis rustica</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Phalotris lemniscatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Philodryas aestivalis</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Philodryas agassizii</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Philodryas olfersii</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Philodryas patagoniensis</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Psomophis obtusus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Ptychophis flavovirgatus</i>

Squamata	Dipsadidae	<i>Sibynomorphus neuwiedi</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Sibynomorphus turgidus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Sibynomorphus ventrimaculatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Taeniophallus occipitalis</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Taeniophallus poecilopogon</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Thamnodynastes hypoconia</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Thamnodynastes strigatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Tomodon dorsatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Tomodon ocellatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Xenodon dorbignyi</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Xenodon histricus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Xenodon merremii</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Xenodon neuwiedii</i>
Squamata	Elapidae	<i>Micrurus altirostris</i>
Squamata	Elapidae	<i>Micrurus silviae</i>
Squamata	Viperidae	<i>Bothrops alternatus</i>
Squamata	Viperidae	<i>Bothrops diporus*</i>
Squamata	Viperidae	<i>Bothrops jararaca</i>
Squamata	Viperidae	<i>Bothrops pubescens*</i>
Squamata	Viperidae	<i>Crotalus durissus</i>
Amphibia	Anura	<i>Aplastodiscus perviridis</i>
Amphibia	Anura	<i>Argenteohyla siemersi</i>
Amphibia	Anura	<i>Ceratophrys ornata</i>
Amphibia	Anura	<i>Dendropsophus minutus*</i>

Amphibia	Anura	<i>Dendropsophus nanus</i>
Amphibia	Anura	<i>Dendropsophus sanborni</i>
Amphibia	Anura	<i>Elachistocleis bicolor</i>
Amphibia	Anura	<i>Hypsiboas albopunctatus</i>
Amphibia	Anura	<i>Hypsiboas caingua</i>
Amphibia	Anura	<i>Hypsiboas faber</i>
Amphibia	Anura	<i>Hypsiboas pulchellus</i>
Amphibia	Anura	<i>Julianus uruguayus</i>
Amphibia	Anura	<i>Leptodactylus chaquensis*</i>
Amphibia	Anura	<i>Leptodactylus furnarius</i>
Amphibia	Anura	<i>Leptodactylus fuscus</i>
Amphibia	Anura	<i>Leptodactylus gracilis</i>
Amphibia	Anura	<i>Leptodactylus latinasus</i>
Amphibia	Anura	<i>Leptodactylus latrans*</i>
Amphibia	Anura	<i>Leptodactylus mystacinus</i>
Amphibia	Anura	<i>Leptodactylus podicipinus</i>
Amphibia	Anura	<i>Limnomedusa macroglossa</i>
Amphibia	Anura	<i>Lysapsus limellum</i>
Amphibia	Anura	<i>Melanophryniscus atroluteus</i>
Amphibia	Anura	<i>Melanophryniscus devincenzii</i>
Amphibia	Anura	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>
Amphibia	Anura	<i>Melanophryniscus langonei</i>
Amphibia	Anura	<i>Melanophryniscus montevidensis</i>
Amphibia	Anura	<i>Melanophryniscus pachyrhynchus</i>

Amphibia	Anura	<i>Melanophryniscus sanmartini</i>
Amphibia	Anura	<i>Odontophrynus americanus</i>
Amphibia	Anura	<i>Odontophrynus maisuma</i>
Amphibia	Anura	<i>Ololygon aromothyella</i>
Amphibia	Anura	<i>Ololygon berthae</i>
Amphibia	Anura	<i>Phyllomedusa iheringii</i>
Amphibia	Anura	<i>Physalaemus biligonigerus</i>
Amphibia	Anura	<i>Physalaemus cuvieri</i>
Amphibia	Anura	<i>Physalaemus fernandezae</i>
Amphibia	Anura	<i>Physalaemus gracilis</i>
Amphibia	Anura	<i>Physalaemus henselii</i>
Amphibia	Anura	<i>Physalaemus lisei</i>
Amphibia	Anura	<i>Physalaemus riograndensis</i>
Amphibia	Anura	<i>Pleurodema bibroni</i>
Amphibia	Anura	<i>Pseudis minuta</i>
Amphibia	Anura	<i>Pseudopaludicola falcipes</i>
Amphibia	Anura	<i>Rhinella abei</i>
Amphibia	Anura	<i>Rhinella achavali</i>
Amphibia	Anura	<i>Rhinella arenarum</i>
Amphibia	Anura	<i>Rhinella azarai</i>
Amphibia	Anura	<i>Rhinella dorbignyi</i>
Amphibia	Anura	<i>Rhinella fernandezae</i>
Amphibia	Anura	<i>Rhinella henseli</i>
Amphibia	Anura	<i>Rhinella icterica</i>

Amphibia	Anura	<i>Rhinella schneideri</i>
Amphibia	Anura	<i>Scinax fuscovarius</i>
Amphibia	Anura	<i>Scinax granulatus</i>
Amphibia	Anura	<i>Scinax nasicus</i>
Amphibia	Anura	<i>Scinax squalirostris</i>
Amphibia	Anura	<i>Scinax tymbamirim</i>
Amphibia	Anura	<i>Trachycephalus mesophaeus</i>
Amphibia	Gymnophiona	<i>Chthonerpeton indistinctum</i>
Amphibia	Gymnophiona	<i>Siphonops paulensis</i>

* species excluded from NDM analysis

Appendix II

Table 1. NDM consensus varying cut-off values to each grid-size

Grid-size	Cut-off values																			
	5%	10%	15%	20%	25%	30%	35%	40%	45%	50%	55%	60%	65%	70%	75%	80%	85%	90%	95% b	
0.5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.8	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.9	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
1.1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
1.2	0.600	0.600	0.800	0.800	0.800	0.800	0.800	0.800	0.800	0.800	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.026
1.3	0.222	0.222	0.222	0.222	0.222	0.222	0.222	0.222	0.222	0.222	0.222	0.556	0.556	0.889	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.110
1.4	0.400	0.400	0.600	0.600	0.600	0.600	0.600	0.600	0.800	0.800	0.800	0.800	0.800	0.800	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.048
1.5	0.429	0.429	0.429	0.571	0.571	0.571	0.714	0.714	0.857	0.857	0.857	0.857	0.857	0.857	0.857	1.000	1.000	1.000	1.000	0.048
1.6	0.059	0.059	0.059	0.059	0.059	0.118	0.235	0.235	0.294	0.294	0.353	0.353	0.471	0.588	0.706	0.882	0.941	1.000	1.000	0.186
1.7	0.375	0.375	0.375	0.375	0.375	0.375	0.375	0.375	0.375	0.500	0.500	0.500	0.500	0.625	0.750	0.750	0.750	1.000	1.000	0.058
1.8	0.036	0.036	0.036	0.036	0.036	0.107	0.107	0.107	0.179	0.179	0.250	0.286	0.321	0.357	0.500	0.714	0.929	0.929	1.000	0.211
1.9	0.067	0.067	0.133	0.133	0.133	0.200	0.200	0.267	0.267	0.333	0.333	0.600	0.733	0.867	0.867	0.933	0.933	0.933	1.000	0.161
2	0.069	0.069	0.069	0.103	0.103	0.138	0.138	0.138	0.172	0.172	0.207	0.276	0.448	0.483	0.517	0.655	0.793	0.931	1.000	0.160
2.1	0.050	0.050	0.050	0.050	0.050	0.050	0.100	0.100	0.100	0.100	0.250	0.350	0.450	0.550	0.750	0.800	0.850	0.900	1.000	0.206
2.2	0.033	0.033	0.033	0.033	0.033	0.033	0.067	0.100	0.100	0.100	0.200	0.300	0.367	0.500	0.600	0.800	0.900	0.967	1.000	0.233
2.3	0.050	0.050	0.050	0.050	0.050	0.050	0.050	0.100	0.100	0.150	0.200	0.350	0.350	0.450	0.650	0.700	0.800	0.900	1.000	0.204
2.4	0.022	0.022	0.022	0.022	0.022	0.022	0.022	0.022	0.043	0.065	0.087	0.109	0.239	0.348	0.413	0.543	0.739	0.870	0.978	0.254
2.5	0.031	0.031	0.031	0.031	0.031	0.063	0.094	0.156	0.156	0.156	0.188	0.188	0.250	0.375	0.438	0.594	0.750	0.844	0.906	0.211

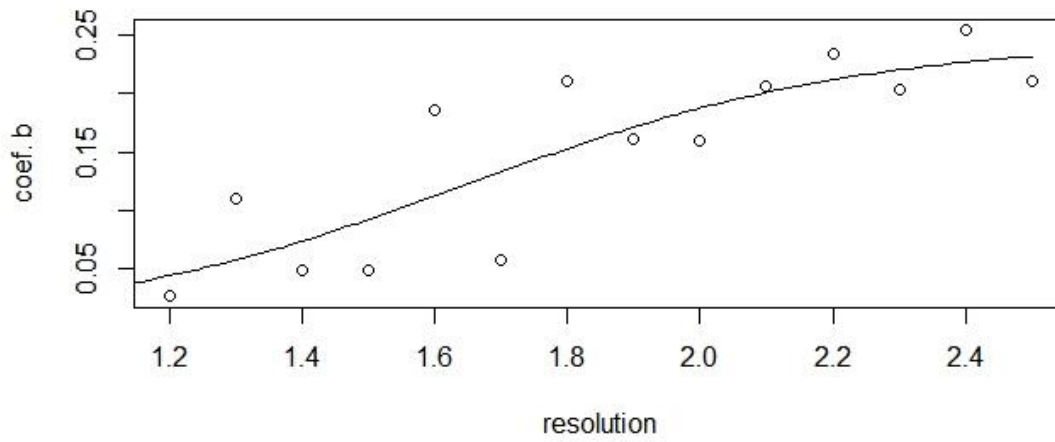


Figure 1. Sigmoid function adjusted to “b” values

Appendix III

Table 1. NDM Individual areas and species scores in each analysis

Individual Area	Specie	Score
A0	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.517857
A0	<i>Physalaemus henselii</i>	0.529412
A0	<i>Rhinella dorbignyi</i>	1
A0	<i>Tomodon ocellatus</i>	0.394737
A0	<i>Melanophryniscus atroluteus</i>	0.441176
A1	<i>Limnomedusa macroglossa</i>	0.7125
A1	<i>Physalaemus henselii</i>	0.777778
A1	<i>Rhinella dorbignyi</i>	0.794118
A1	<i>Taeniophallus poecilopogon</i>	0.735294
A1	<i>Tomodon ocellatus</i>	0.722222

A1	<i>Trachemys dorbigni</i>	0.75
A1	<i>Melanophryniscus atroluteus</i>	0.694444
A2	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.583333
A2	<i>Anisolepis undulatus</i>	0.40625
A2	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.392857
A2	<i>Melanophryniscus montevidensis</i>	0.55
A2	<i>Melanophryniscus pachyrhynus</i>	0.392857
A2	<i>Melanophryniscus sanmartini</i>	0.6
A3	<i>Physalaemus lisei</i>	0.5
A3	<i>Sibynomorphus aff neuwiedi</i>	1
A3	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	0.416667
A4	<i>Physalaemus henselii</i>	1
A4	<i>Rhinella dorbignyi</i>	0.629032
A4	<i>Taeniophallus poecilopogon</i>	0.62069
A4	<i>Melanophryniscus atroluteus</i>	0.485714
A5	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.590909
A5	<i>Anisolepis undulatus</i>	0.4
A5	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.3
A5	<i>Melanophryniscus montevidensis</i>	0.409091
A5	<i>Melanophryniscus pachyrhynus</i>	0.384615
A5	<i>Melanophryniscus sanmartini</i>	0.611111
A6	<i>Amphisbaena munoai</i>	0.71875
A6	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.678571
A6	<i>Anisolepis undulatus</i>	0.5

A6	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.75
A6	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.71875
A6	<i>Melanophryniscus pachyrhynchus</i>	0.607143
A6	<i>Melanophryniscus sanmartini</i>	0.708333
A7	<i>Liolaemus occipitalis</i>	1
A7	<i>Odontophrynus maisuma</i>	0.615385
A7	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	0.681818
A8	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.571429
A8	<i>Anisolepis undulatus</i>	0.5
A8	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.40625
A8	<i>Ceratophrys ornata</i>	0.583333
A8	<i>Melanophryniscus montevidensis</i>	0.7
A8	<i>Melanophryniscus pachyrhynchus</i>	0.40625
A8	<i>Melanophryniscus sanmartini</i>	0.583333
A9	<i>Amphisbaena munoai</i>	0.705882
A9	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.666667
A9	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.6
A9	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	1
A9	<i>Rhinella achavali</i>	0.676471
A9	<i>Rhinella dorbignyi</i>	0.314286
A9	<i>Melanophryniscus pachyrhynchus</i>	0.730769
A10	<i>Micrurus altirostris</i>	0.89
A10	<i>Ophiodes aff striatus</i>	0.73913
A10	<i>Phalotris lemniscatus</i>	0.76

A10	<i>Scinax granulatus</i>	0.770833
A11	<i>Leptodactylus latinasus</i>	0.927273
A11	<i>Rhinella fernandezae</i>	0.807018
A11	<i>Scinax nasicus</i>	0.776923
A12	<i>Micrurus altirostris</i>	0.89
A12	<i>Ophiodes aff striatus</i>	0.73913
A12	<i>Phalotris lemniscatus</i>	0.76
A12	<i>Scinax granulatus</i>	0.770833
A13	<i>Liolaemus occipitalis</i>	0.6
A13	<i>Physalaemus lisei</i>	0.5
A13	<i>Rhinella henseli</i>	0.421053
A13	<i>Sibynomorphus aff neuwiedi</i>	0.772727
A13	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	0.818182
A14	<i>Aplastodiscus perviridis</i>	0.766667
A14	<i>Echinanthera cyanopleura</i>	0.84375
A14	<i>Ptychophis flavovirgatus</i>	0.766667
A15	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.678571
A15	<i>Anisolepis undulatus</i>	0.714286
A15	<i>Argenteohyla siemersi</i>	0.607143
A15	<i>Ceratophrys ornata</i>	0.708333
A16	<i>Leptodactylus latinasus</i>	0.927273
A16	<i>Rhinella fernandezae</i>	0.807018
A16	<i>Scinax nasicus</i>	0.776923
A17	<i>Limnomedusa macroglossa</i>	0.742857

A17	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.724138
A17	<i>Physalaemus henselii</i>	0.757576
A17	<i>Rhinella dorbignyi</i>	0.844828
A17	<i>Taeniophallus poecilopogon</i>	0.709677
A17	<i>Tomodon ocellatus</i>	0.551282
A17	<i>Trachemys dorbigni</i>	0.675676
A17	<i>Melanophryniscus atroluteus</i>	0.614286
A18	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.363636
A18	<i>Melanophryniscus sanmartini</i>	1
A19	<i>Limnomedusa macroglossa</i>	1
A19	<i>Taeniophallus poecilopogon</i>	0.558824
A19	<i>Melanophryniscus atroluteus</i>	0.573529
A20	<i>Apostolepis quirogai</i>	0.8
A20	<i>Homonota uruguayensis</i>	0.318182
A20	<i>Melanophryniscus devincenzii</i>	0.3
A21	<i>Amphisbaena munoai</i>	0.8125
A21	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.65625
A21	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.714286
A21	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.964286
A21	<i>Rhinella achavali</i>	0.666667
A21	<i>Rhinella dorbignyi</i>	0.352941
A21	<i>Melanophryniscus pachyrhynus</i>	0.714286
A22	<i>Amphisbaena munoai</i>	0.617647
A22	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.692308

A22	<i>Anisolepis undulatus</i>	0.5
A22	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.615385
A22	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.733333
A22	<i>Melanophryniscus pachyrhynus</i>	0.615385
A22	<i>Melanophryniscus sanmartini</i>	0.727273
A23	<i>Physalaemus lisei</i>	0.8
A23	<i>Rhinella henseli</i>	0.607143
A23	<i>Sibynomorphus aff neuwiedi</i>	0.8
B0	<i>Liolaemus arambarensis</i>	0.448276
B0	<i>Ophiodes enso</i>	0.861111
B1	<i>Liolaemus arambarensis</i>	0.697368
B1	<i>Liolaemus occipitalis</i>	0.539063
B1	<i>Sibynomorphus aff neuwiedi</i>	0.7875
B1	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	0.717391
B1	<i>Melanophryniscus pachyrhynus</i>	0.470588
B2	<i>Contomastix charrua</i>	0.892857
B2	<i>Melanophryniscus montevidensis</i>	0.364865
B3	<i>Amphisbaena munoai</i>	0.582192
B3	<i>Anisolepis undulatus</i>	0.518987
B3	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.913043
B3	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.676923
B3	<i>Melanophryniscus sanmartini</i>	0.802083
B4	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.333333
B4	<i>Liolaemus arambarensis</i>	0.75

B4	<i>Ophiodes enso</i>	0.716667
B4	<i>Sibynomorphus aff neuwiedi</i>	0.641026
B4	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	0.433333
B4	<i>Melanophryniscus pachyrhynus</i>	0.466667
B5	<i>Amphisbaena munoai</i>	0.551282
B5	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.554054
B5	<i>Anisolepis undulatus</i>	0.434783
B5	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.736364
B5	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.689394
B5	<i>Melanophryniscus pachyrhynus</i>	0.895833
B6	<i>Liolaemus arambarensis</i>	0.916667
B6	<i>Ophiodes enso</i>	0.565217
B6	<i>Sibynomorphus aff neuwiedi</i>	0.583333
B6	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	0.330189
B7	<i>Amphisbaena munoai</i>	0.606667
B7	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.664179
B7	<i>Anisolepis undulatus</i>	0.54321
B7	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.826923
B7	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.683824
B7	<i>Melanophryniscus pachyrhynus</i>	0.75
B7	<i>Melanophryniscus sanmartini</i>	0.778846
B8	<i>Chthonerpeton indistinctum</i>	0.625806
B8	<i>Limnomedusa macroglossa</i>	0.773438
B8	<i>Ophiodes aff striatus</i>	0.726619

B8	<i>Physalaemus henselii</i>	0.857143
B8	<i>Rhinella dorbignyi</i>	0.810345
B8	<i>Scinax granulatus</i>	0.633758
B8	<i>Taeniophallus poecilopogon</i>	0.833333
B8	<i>Melanophryniscus atroluteus</i>	0.827434
C0	<i>Calamodontophis paucidens</i>	1
C0	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.523256
C0	<i>Melanophryniscus pachyrhynus</i>	0.636364
C0	<i>Melanophryniscus sanmartini</i>	0.777778
C1	<i>Amphisbaena munoai</i>	0.797619
C1	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.7625
C1	<i>Anisolepis undulatus</i>	0.715909
C1	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.819444
C1	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.881579
C1	<i>Rhinella dorbignyi</i>	0.580645
C1	<i>Melanophryniscus pachyrhynus</i>	0.833333
C2	<i>Liolaemus occipitalis</i>	0.6625
C2	<i>Physalaemus lisei</i>	0.680556
C2	<i>Rhinella henseli</i>	0.65
C2	<i>Sibynomorphus aff neuwiedi</i>	0.8
C2	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	0.883333
C3	<i>Amphisbaena darwini</i>	1
C3	<i>Anisolepis undulatus</i>	0.666667
C3	<i>Ceratophrys ornata</i>	0.787879

C3	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.521277
C4	<i>Liolaemus arambarensis</i>	0.342105
C4	<i>Ophiodes enso</i>	1
C5	<i>Liolaemus arambarensis</i>	0.714286
C5	<i>Liolaemus occipitalis</i>	0.47561
C5	<i>Physalaemus lisei</i>	0.560606
C5	<i>Sibynomorphus aff neuwiedi</i>	0.928571
C5	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	0.689655
C6	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.808824
C6	<i>Anisolepis undulatus</i>	0.7
C6	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.883333
C6	<i>Ceratophrys ornata</i>	0.710526
C6	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.7125
C6	<i>Melanophryniscus pachyrhynchus</i>	0.708333
C6	<i>Melanophryniscus sanmartini</i>	0.85
C7	<i>Limnomedusa macroglossa</i>	0.788732
C7	<i>Physalaemus henselii</i>	0.846154
C7	<i>Rhinella dorbignyi</i>	0.798507
C7	<i>Taeniophallus poecilopogon</i>	0.942623
C7	<i>Tomodon ocellatus</i>	0.873016
C7	<i>Trachemys dorbigni</i>	0.873134
C7	<i>Melanophryniscus atroluteus</i>	0.865079
C8	<i>Liolaemus arambarensis</i>	1
C8	<i>Ophiodes enso</i>	0.342105

C8	<i>Sibynomorphus aff neuwiedi</i>	0.333333
C9	<i>Amphisbaena munoai</i>	0.775
C9	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.642857
C9	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.794118
C9	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	1
C9	<i>Rhinella dorbignyi</i>	0.484848
C9	<i>Melanophryniscus pachyrhynchus</i>	0.808824
C10	<i>Physalaemus henselii</i>	0.85
C10	<i>Rhinella dorbignyi</i>	0.833333
C10	<i>Taeniophallus poecilopogon</i>	1
C10	<i>Tomodon ocellatus</i>	0.773438
C10	<i>Trachemys dorbigni</i>	0.722222
C10	<i>Melanophryniscus atroluteus</i>	0.765625
C11	<i>Homonota uruguayensis</i>	0.36
C11	<i>Liolaemus gardeli</i>	0.5
C11	<i>Melanophryniscus langonei</i>	1
D0	<i>Aplastodiscus perviridis</i>	0.712766
D0	<i>Echinanthera cyanopleura</i>	0.892157
D1	<i>Aplastodiscus perviridis</i>	0.717391
D1	<i>Echinanthera cyanopleura</i>	0.9
D2	<i>Sibynomorphus aff neuwiedi</i>	0.411765
D2	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	1
D3	<i>Physalaemus lisei</i>	0.5625
D3	<i>Sibynomorphus aff neuwiedi</i>	0.875

D3	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	0.714286
D4	<i>Physalaemus lisei</i>	0.466667
D4	<i>Sibynomorphus aff neuwiedi</i>	1
D4	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	0.411765
E0	<i>Contomastix charrua</i>	0.714286
E0	<i>Melanophryniscus montevidensis</i>	0.519231
E1	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.820313
E1	<i>Physalaemus henselii</i>	0.686111
E1	<i>Rhinella dorbignyi</i>	0.722892
E2	<i>Amphisbaena munoai</i>	0.583333
E2	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.791667
E2	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.6
E2	<i>Melanophryniscus pachyrhynchus</i>	0.691358
E3	<i>Liolaemus arambarensis</i>	0.660714
E3	<i>Ophiodes enso</i>	0.74
E4	<i>Contomastix charrua</i>	0.730769
E4	<i>Melanophryniscus montevidensis</i>	0.462963
E5	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.876471
E5	<i>Anisolepis undulatus</i>	0.809783
E5	<i>Ceratophrys ornata</i>	0.724138
E6	<i>Amphisbaena munoai</i>	0.495868
E6	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.859375
E6	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.55
F0	<i>Homonota uruguayensis</i>	0.3375

F0	<i>Liolaemus gardeli</i>	0.821429
F0	<i>Melanophryniscus langonei</i>	0.821429
F1	<i>Homonota uruguayensis</i>	0.3375
F1	<i>Liolaemus gardeli</i>	0.821429
F1	<i>Melanophryniscus langonei</i>	0.821429
F2	<i>Homonota uruguayensis</i>	0.3375
F2	<i>Liolaemus gardeli</i>	0.821429
F2	<i>Melanophryniscus langonei</i>	0.821429
F3	<i>Physalaemus lisei</i>	0.647727
F3	<i>Sibynomorphus aff neuwiedi</i>	0.852941
F3	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	0.861111
F4	<i>Liolaemus arambarensis</i>	0.821429
F4	<i>Ophiodes enso</i>	0.821429
F5	<i>Homonota uruguayensis</i>	0.3375
F5	<i>Liolaemus gardeli</i>	0.821429
F5	<i>Melanophryniscus langonei</i>	0.821429
F6	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.872727
F6	<i>Anisolepis undulatus</i>	0.885965
F6	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.769841
F7	<i>Amphisbaena munoai</i>	0.87069
F7	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.807692
F7	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.898148
F8	<i>Tomodon ocellatus</i>	0.908163
F8	<i>Trachemys dorbigni</i>	0.964286

F9	<i>Liolaemus gardeli</i>	1
F9	<i>Melanophryniscus langonei</i>	0.5
F10	<i>Liolaemus arambarensis</i>	0.342105
F10	<i>Ophiodes enso</i>	1
F11	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.801887
F11	<i>Anisolepis undulatus</i>	1

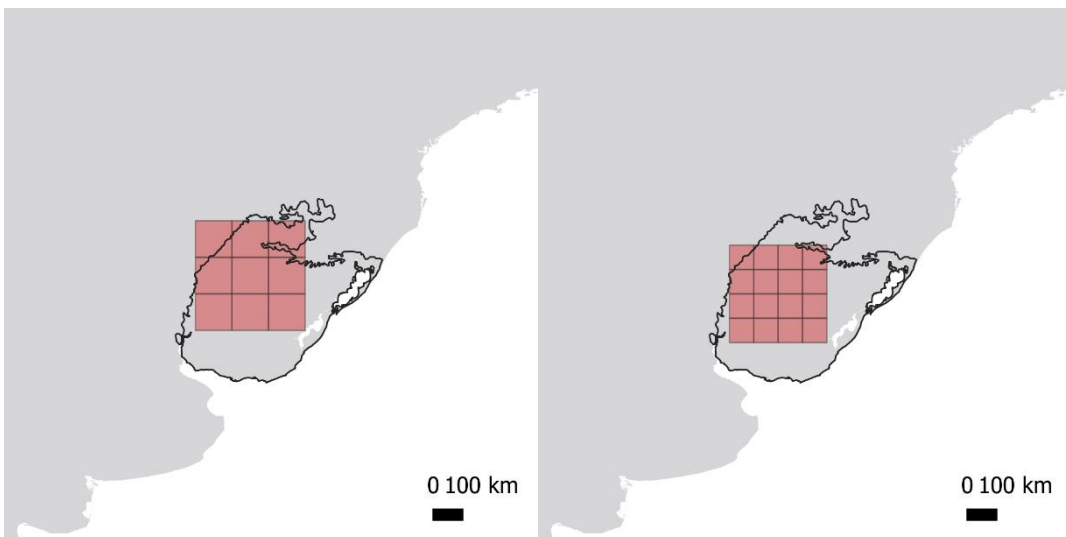
Table 2. Individual areas and number of species that form each consensus.

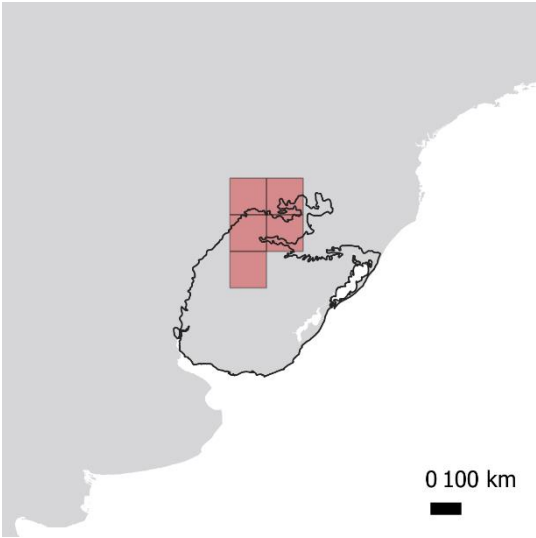
Consensus	Individual Areas	species number
A0	A0, A1, A4, A17	8
A1	A2, A5, A6, A8, A22	9
A2	A3, A13, S23	5
A3	A7	3
A4	A6, A9, A21, A22	9
A5	A10, A12	4
A6	A11, A16	3
A7	A14	3
A8	A15	4
A9	A18	2
A10	A19	3
A11	A20	3
B0	B0, B6	4

B1	B1, B4, B6	7
B2	B2	2
B3	B3, B5, B7	7
B4	B8	8
C0	C0, C6	7
C1	C1, C6	9
C2	C2, C5	6
C3	C3, C6	7
C4	C4, C8	3
C5	C7, C10	7
C6	C1, C9	7
C7	C11	3
D0	D0, D1	2
D1	D2, D3, D4	3
E0	E0, E4	2
E1	E1	3
E2	E2, E6	4
E3	E3	2
E4	E5	3
F0	F0, F1, F2, F5, F9	3
F1	F3	3
F2	F4, F10	2
F3	F6, F11	3
F4	F7	3

Appendix IV

Consensus areas that compose each chorotype presented according to agglomerative cluster groups based in β sim index.

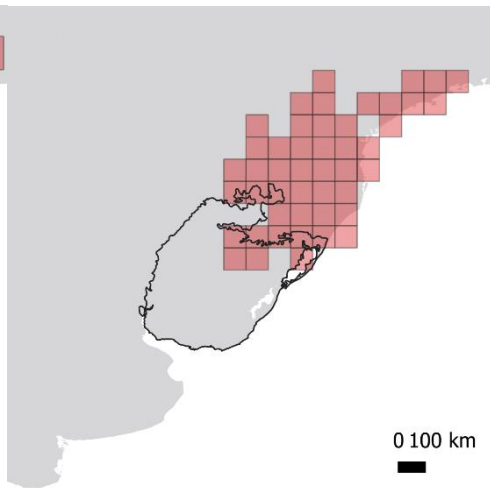
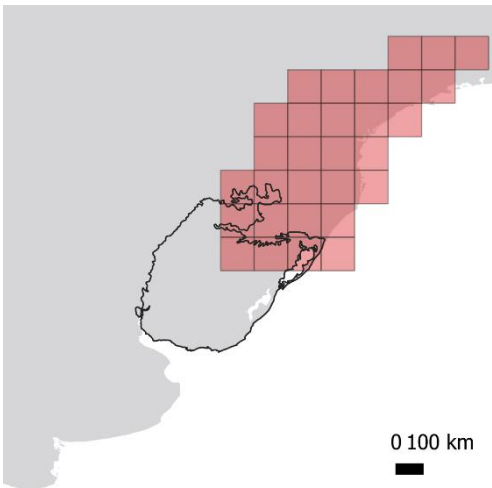
Chorotype 1**C7****F0****Chorotype 2****A11**



Chorotype 3

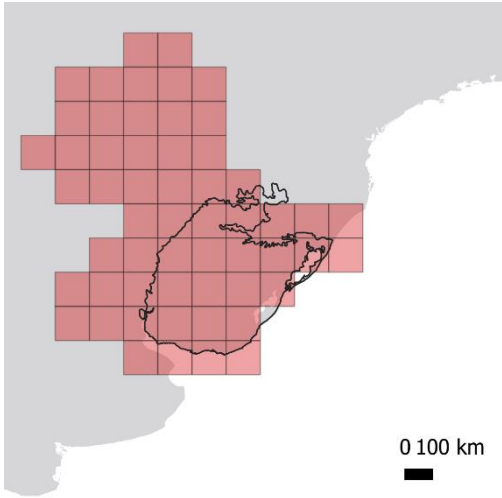
A7

D0



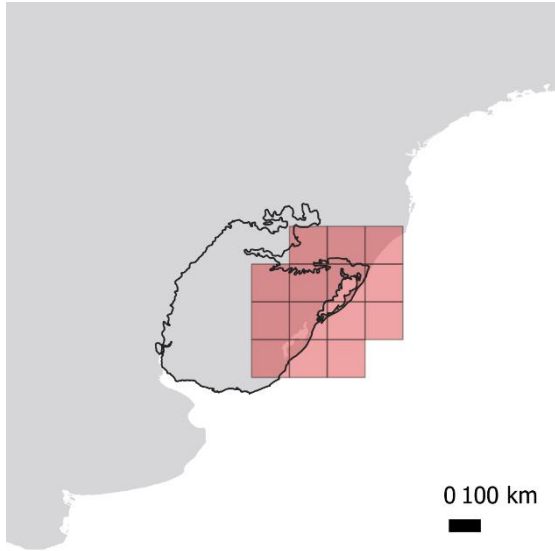
Chorotype 4

A6

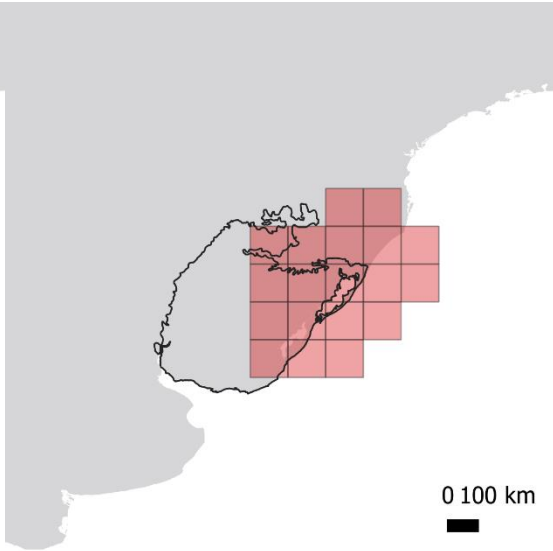


Chorotype 5

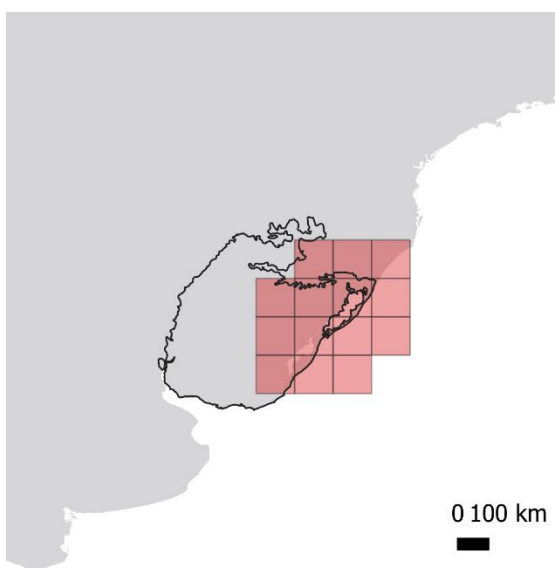
B0



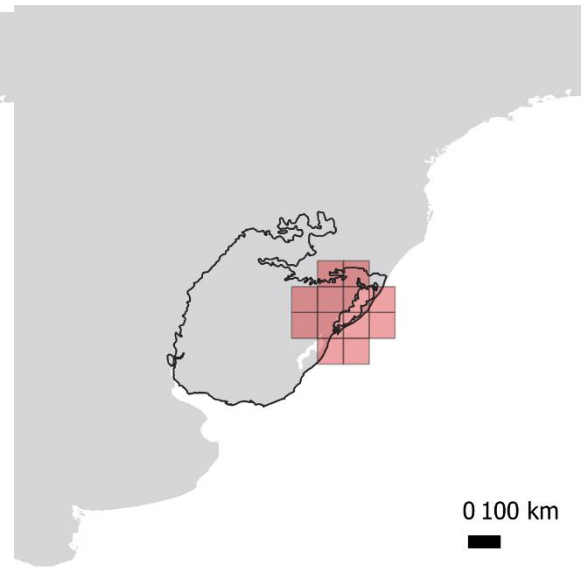
B1



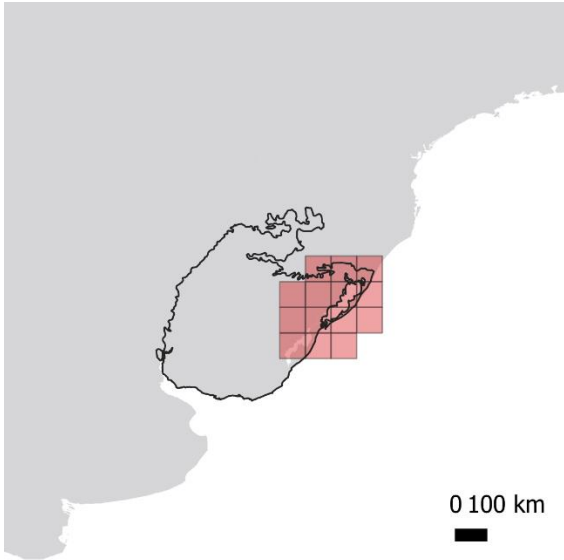
C4



E3

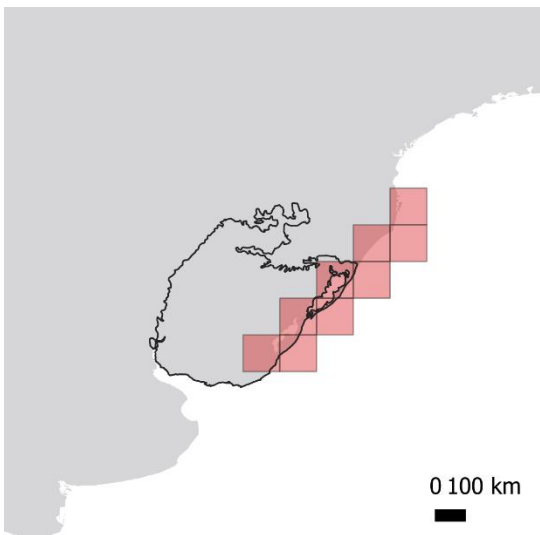


F2



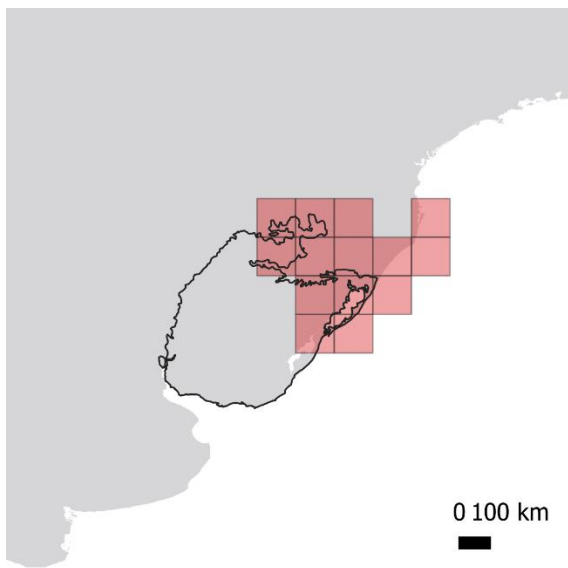
Chorotype 6

A3

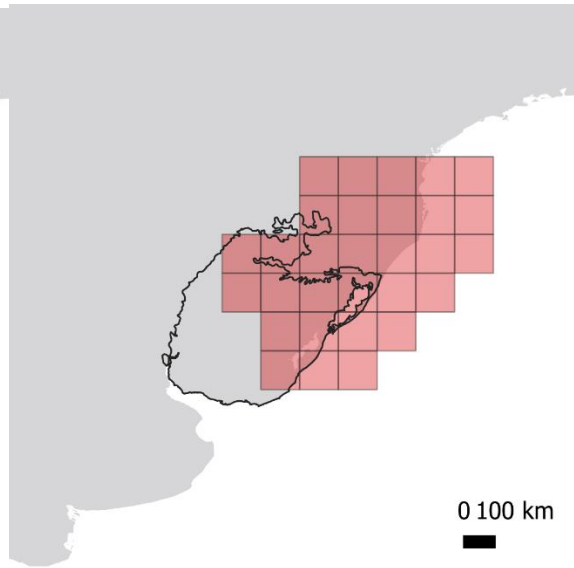


Chorotype 7

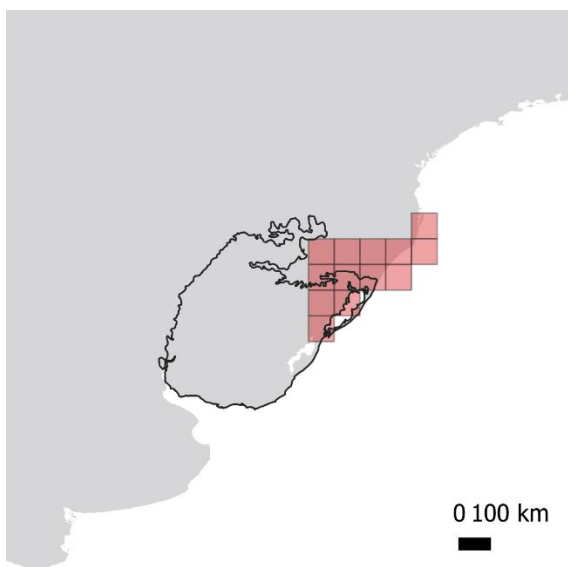
A2



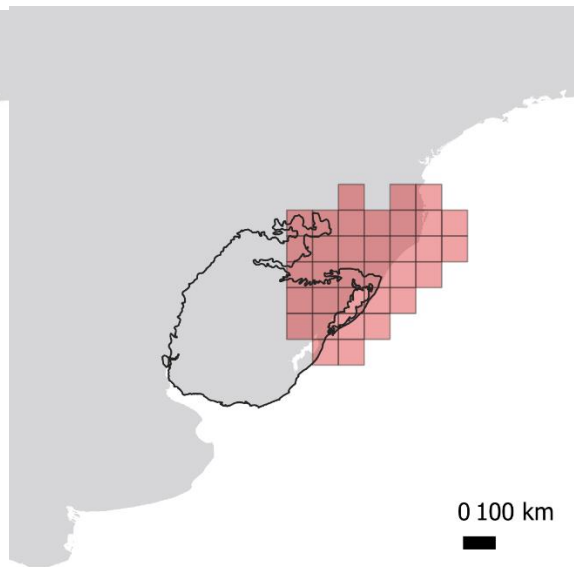
C2



D1



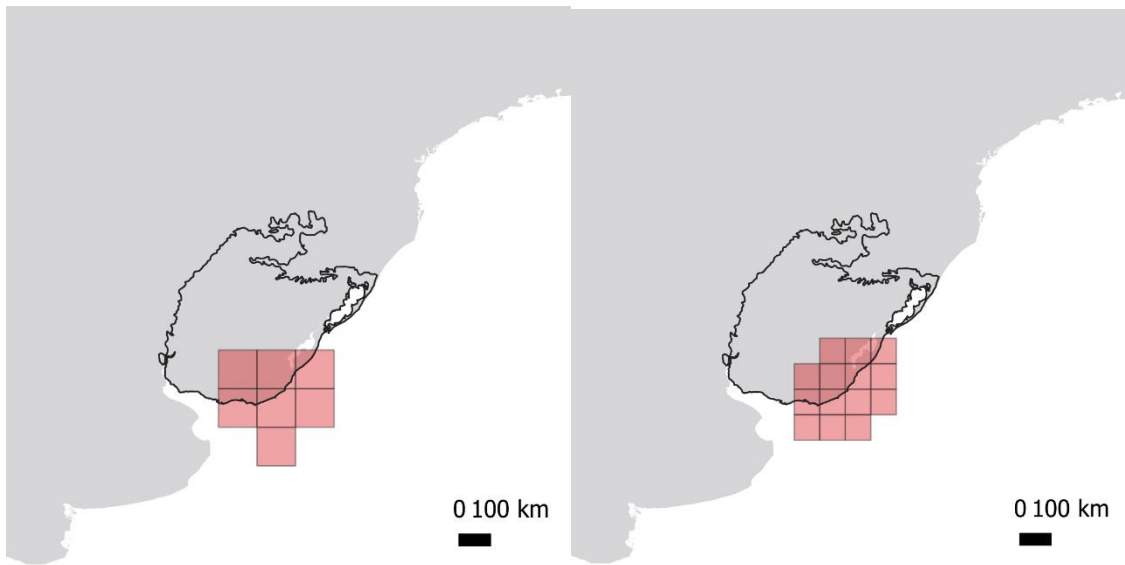
F1



Chorotype 8

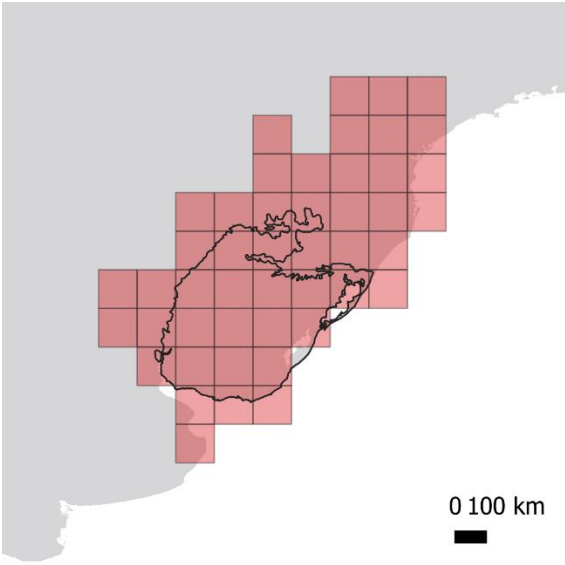
B2

E0



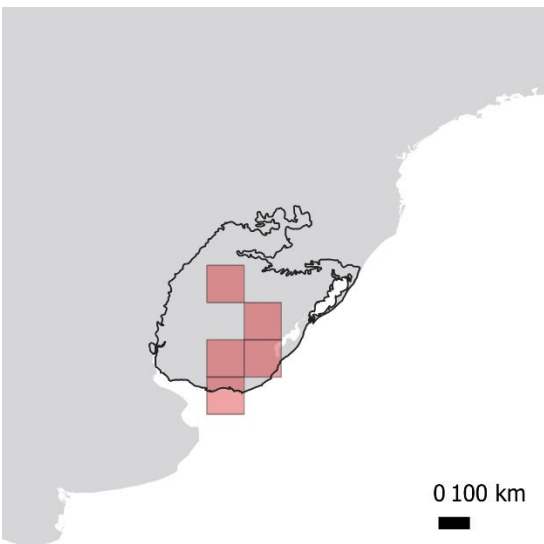
Chorotype 9

A5



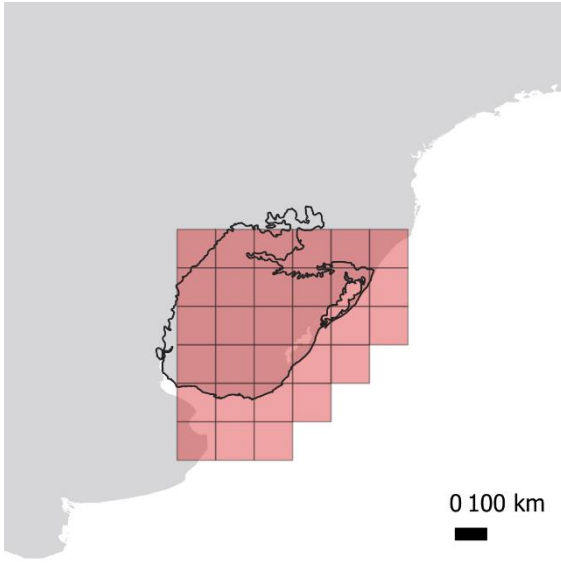
Chorotype 10

A9

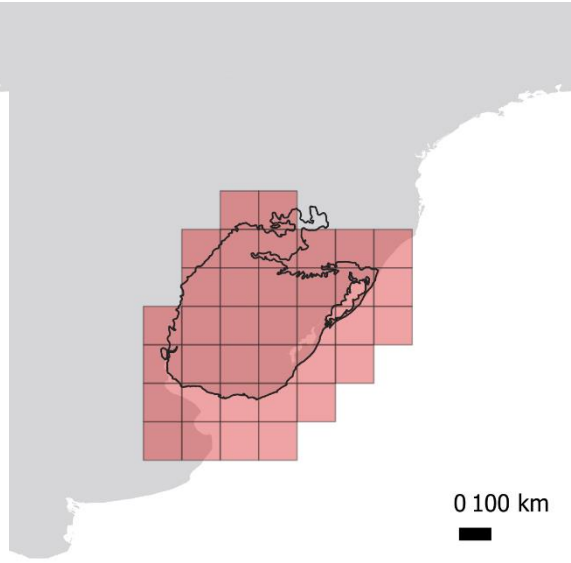


Chorotype 11

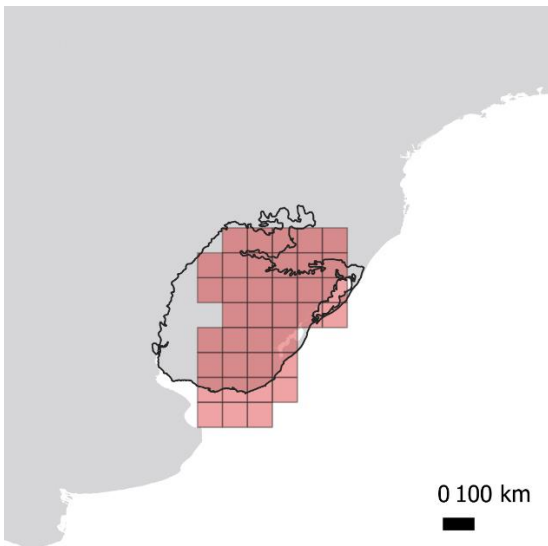
B3



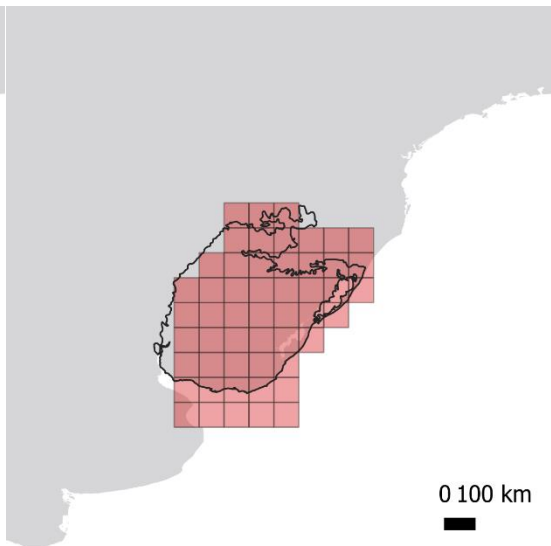
C1



E2

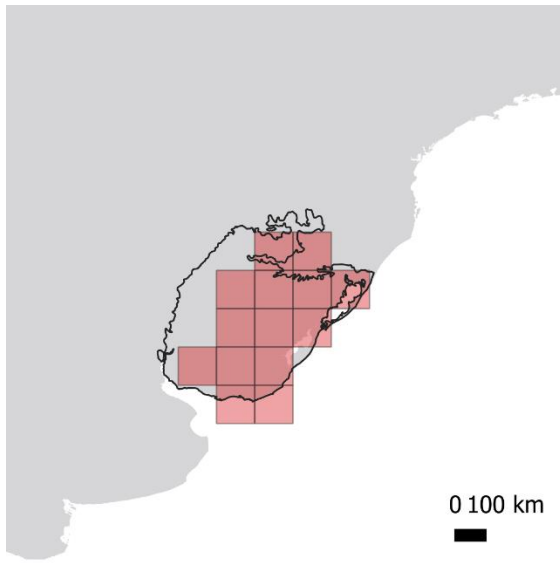


F4

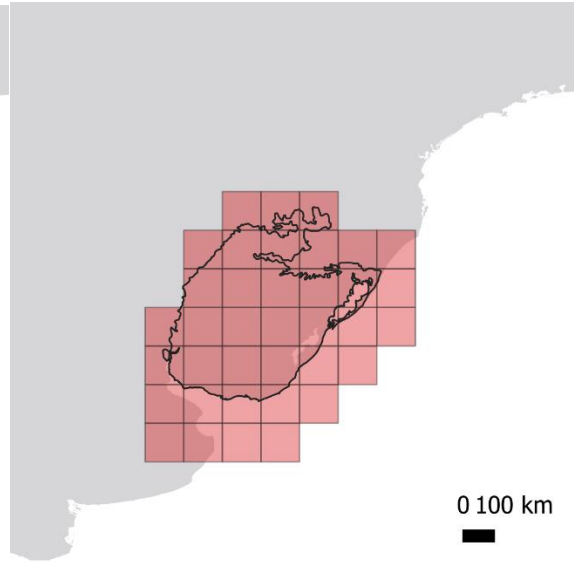


Chorotype 12

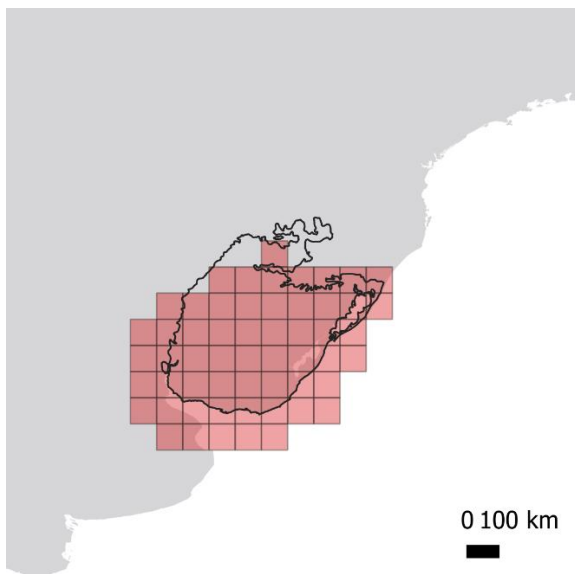
A4



C6

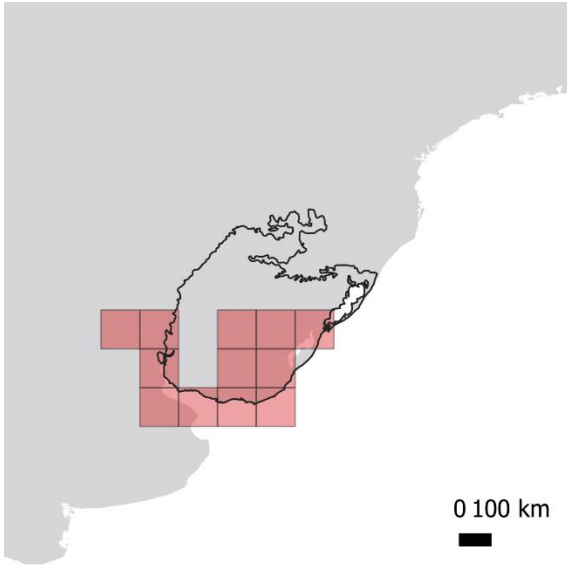


F3



Chorotype 13

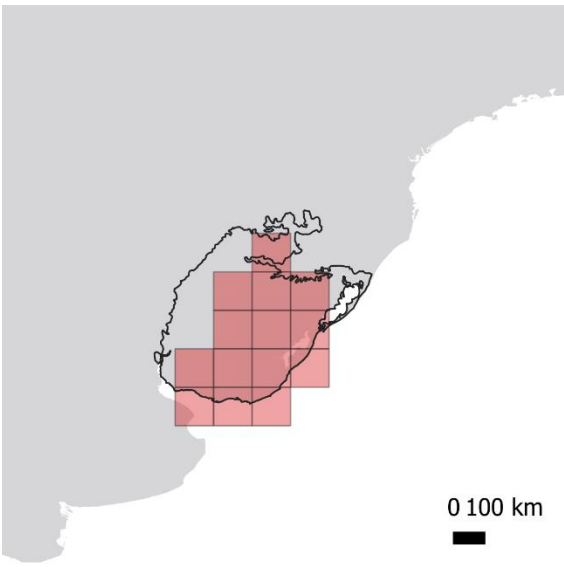
A8



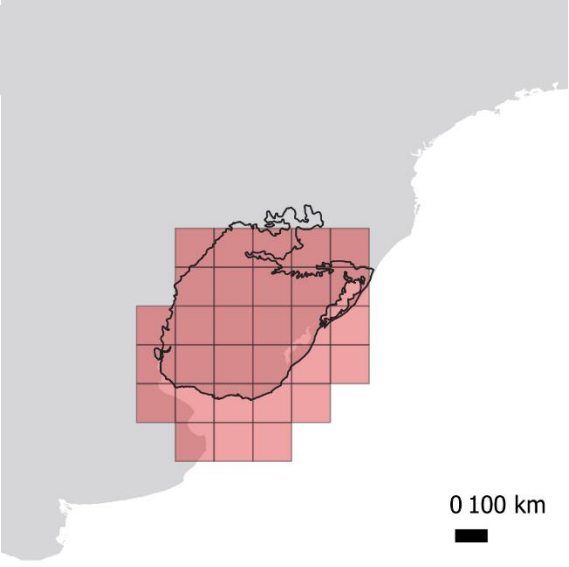
Chorotype 14

A1

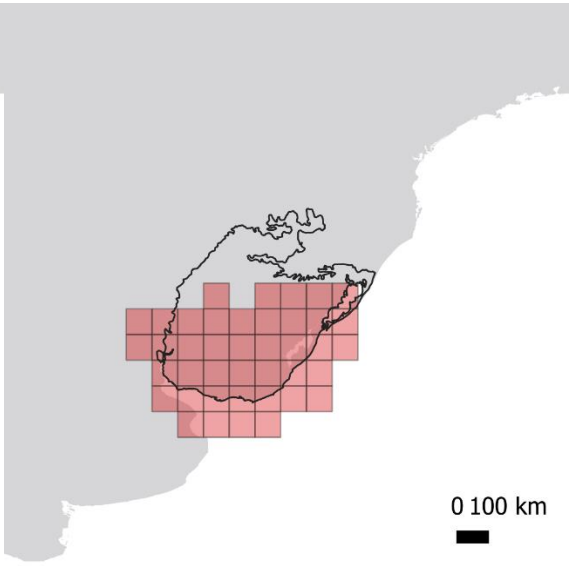
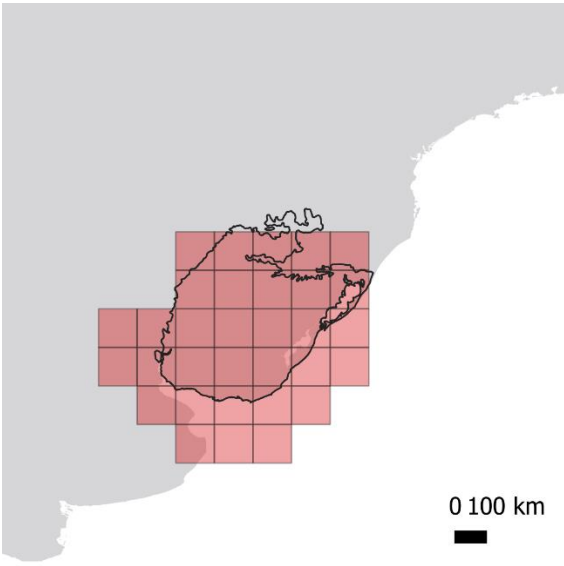
C0



C3

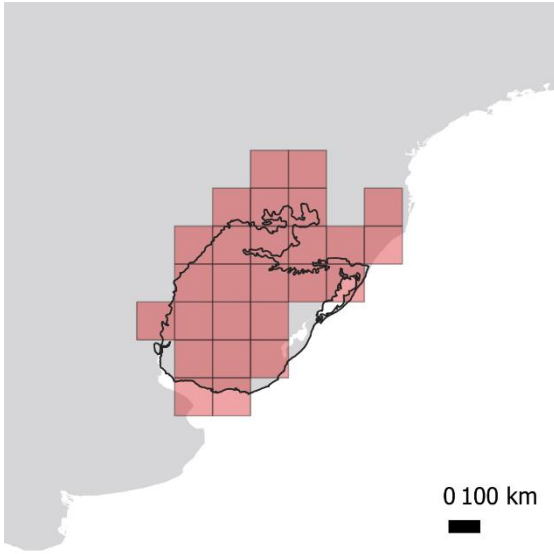


E4

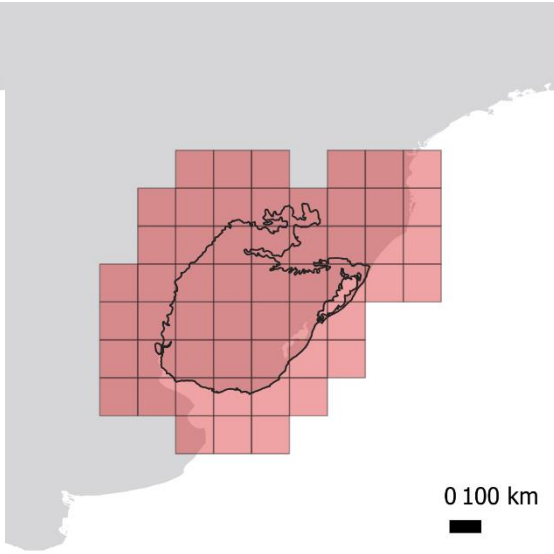


Chorotype 15

A10

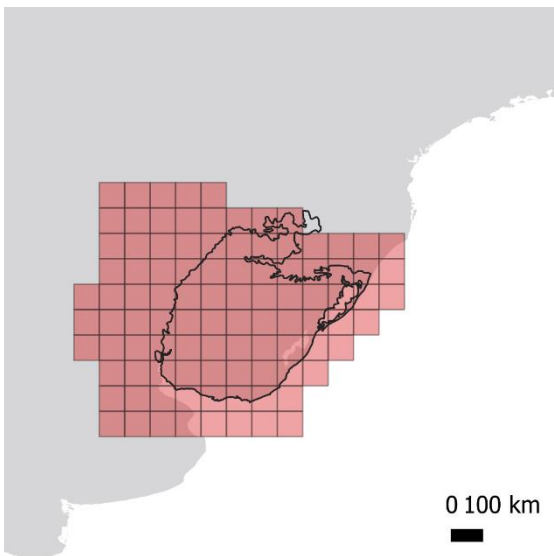


B4

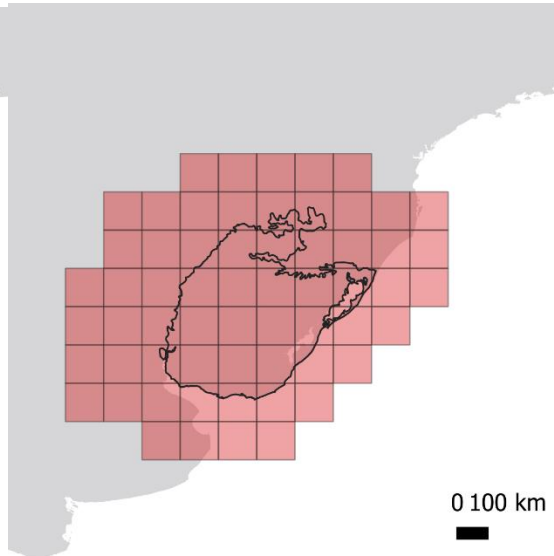


Chorotype 16

F5



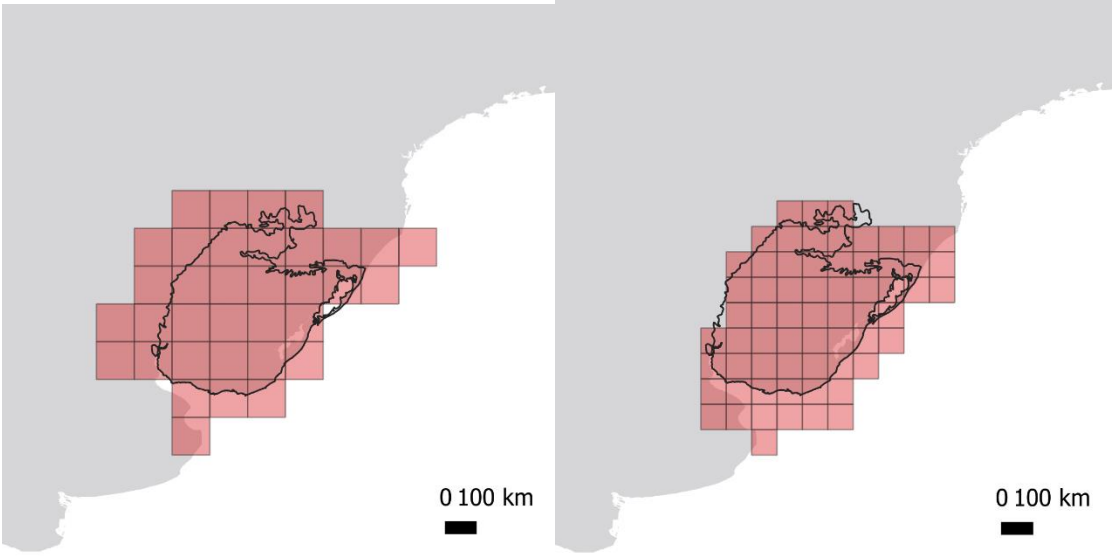
C5



Chorotype 17

A0

E1



Material Suplementar II

Apêndice I

Tabela 1.: Comparação de sobreposição (D) par a par das 43 espécies que foram incluídas em algum dos corótipos (valores em laranja indicam valores de D significativos).

Apêndice I

Tabela 1. Lista de espécies de anfíbios e répteis com ocorrência no Bioma Pampa.

Grupo	Familia	Espécie
Anura	Alsodidae	<i>Limnomedusa macroglossa</i>
Squamata	Amphisabaenidae	<i>Amphisbaena munoai</i>
Squamata	Amphisabaenidae	<i>Amphisbaena trachura</i>
Squamata	Amphisabaenidae	<i>Amphisbaena darwini</i>
Squamata	Amphisabaenidae	<i>Amphisbaena prunicolor</i>
Squamata	Amphisabaenidae	<i>Amphisbaena kingii</i>
Squamata	Anguidae	<i>Ophiodes aff. striatus</i>
Squamata	Anguidae	<i>Ophiodes enso</i>
Squamata	Anguidae	<i>Ophiodes fragilis</i>
Squamata	Anomalepididae	<i>Liotyphlops ternetzi</i>
Squamata	Boidae	<i>Eunectes notaeus</i>
Anura	Bufonidae	<i>Melanophryniscus atroluteus</i>
Anura	Bufonidae	<i>Melanophryniscus devincenzii</i>
Anura	Bufonidae	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>
Anura	Bufonidae	<i>Melanophryniscus montevidensis</i>
Anura	Bufonidae	<i>Melanophryniscus pachyrhynchus</i>
Anura	Bufonidae	<i>Melanophryniscus sanmartini</i>
Anura	Bufonidae	<i>Rhinella abei</i>
Anura	Bufonidae	<i>Rhinella achavali</i>
Anura	Bufonidae	<i>Rhinella arenarum</i>
Anura	Bufonidae	<i>Rhinella azarai</i>
Anura	Bufonidae	<i>Rhinella dorbignyi</i>
Anura	Bufonidae	<i>Rhinella fernandezae</i>
Anura	Bufonidae	<i>Rhinella henseli</i>
Anura	Bufonidae	<i>Rhinella icterica</i>
Anura	Bufonidae	<i>Rhinella schneideri</i>
Anura	Ceratophryidae	<i>Ceratophrys ornata</i>
Testudines	Chelidae	<i>Acanthochelys spixii</i>
Testudines	Chelidae	<i>Hydromedusa tectifera</i>
Testudines	Chelidae	<i>Phrynops hilarii</i>
Testudines	Chelidae	<i>Phrynops williamsi</i>
Squamata	Colubridae	<i>Chironius bicarinatus</i>
Squamata	Colubridae	<i>Chironius brazili</i>
Squamata	Colubridae	<i>Mastigodryas bifossatus</i>
Squamata	Colubridae	<i>Spilotes pullatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Apostolepis quirogai</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Atractus paraguayensis</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Atractus reticulatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Boiruna maculata</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Calamodontophis paucidens</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Ditaxodon taeniatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Echianthera cyanopleura</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Erythrolamprus almadensis</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Erythrolamprus jaegeri</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Erythrolamprus miliaris</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Erythrolamprus poecilogyrus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Gomesophis brasiliensis</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Helicops infrataeniatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Hydrodynastes gigas</i>

Squamata	Dipsadidae	<i>Lygophis anomalus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Lygophis flavifrenatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Oxyrhopus rhombifer</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Paraphimophis rusticus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Phalotris lemniscatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Philodryas aestivalis</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Philodryas agassizii</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Philodryas olfersii</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Philodryas patagoniensis</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Phimophis aff. guerini</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Psomophis obtusus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Ptychophis flavovirgatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Sibynomorphus aff. neuwiedi</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Sibynomorphus ventrimaculatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Taeniophallus occipitalis</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Taeniophallus poecilopogon</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Thamnodynastes hypoconia</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Thamnodynastes strigatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Tomodon dorsatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Tomodon ocellatus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Xenodon dorbignyi</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Xenodon histricus</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Xenodon merremii</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Xenodon neuwiedii</i>
Squamata	Elapidae	<i>Micrurus altirostris</i>
Squamata	Elapidae	<i>Micrurus silviae</i>
Testudines	Emydidae	<i>Trachemys dorbigni</i>
Squamata	Gymnophthalmidae	<i>Cercosaura olivacea</i>
Squamata	Gymnophthalmidae	<i>Cercosaura schreibersii</i>
Squamata	Colubridae	<i>Chironius maculoventris</i>
Anura	Hylidae	<i>Aplastodiscus perviridis</i>
Anura	Hylidae	<i>Boana albopunctata</i>
Anura	Hylidae	<i>Boana caingua</i>
Anura	Hylidae	<i>Boana faber</i>
Anura	Hylidae	<i>Boana pulchella</i>
Anura	Hylidae	<i>Dendropsophus minutus</i>
Anura	Hylidae	<i>Dendropsophus nanus</i>
Anura	Hylidae	<i>Dendropsophus sanborni</i>
Anura	Hylidae	<i>Julianus uruguayus</i>
Anura	Hylidae	<i>Ololygon aromothyella</i>
Anura	Hylidae	<i>Ololygon berthae</i>
Anura	Hylidae	<i>Pseudis minuta</i>
Anura	Hylidae	<i>Scinax fuscovarius</i>
Anura	Hylidae	<i>Scinax granulatus</i>
Squamata	Colubridae	<i>Leptophis ahaetulla</i>
Anura	Hylidae	<i>Scinax nasicus</i>
Anura	Hylidae	<i>Scinax squalirostris</i>
Anura	Hylidae	<i>Scinax tymbamirim</i>
Anura	Hylidae	<i>Trachycephalus mesophaeus</i>
Squamata	Leiosauridae	<i>Anisolepis undulatus</i>
Anura	Leptodactylidae	<i>Leptodactylus chaquensis</i>
Anura	Leptodactylidae	<i>Leptodactylus furnarius</i>
Anura	Leptodactylidae	<i>Leptodactylus fuscus</i>
Anura	Leptodactylidae	<i>Leptodactylus gracilis</i>
Anura	Leptodactylidae	<i>Leptodactylus latinasus</i>

Anura	Leptodactylidae	<i>Leptodactylus latrans</i>
Anura	Leptodactylidae	<i>Leptodactylus mystacinus</i>
Anura	Leptodactylidae	<i>Leptodactylus podicipinus</i>
Anura	Leptodactylidae	<i>Physalaemus biligonigerus</i>
Anura	Leptodactylidae	<i>Physalaemus cuvieri</i>
Anura	Leptodactylidae	<i>Physalaemus gracilis</i>
Anura	Leptodactylidae	<i>Physalaemus henselii</i>
Anura	Leptodactylidae	<i>Physalaemus lisei</i>
Anura	Leptodactylidae	<i>Physalaemus riograndensis</i>
Anura	Leptodactylidae	<i>Pleurodema bibroni</i>
Anura	Leptodactylidae	<i>Pseudopaludicola falcipes</i>
Squamata	Leptotyphlopidae	<i>Epictia munoai</i>
Squamata	Liolaemidae	<i>Liolaemus arambarensis</i>
Squamata	Dipsadidae	<i>Sibynomorphus turgidus</i>
Squamata	Liolaemidae	<i>Liolaemus occipitalis</i>
Squamata	Mabuyidae	<i>Aspronema dorsivittatum</i>
Squamata	Mabuyidae	<i>Notomabuya frenata</i>
Anura	Microhylidae	<i>Elachistocleis bicolor</i>
Anura	Odontophrynidae	<i>Odontophrynus americanus</i>
Anura	Odontophrynidae	<i>Odontophrynus maisuma</i>
Squamata	Phyllodactylidae	<i>Homonota uruguayensis</i>
Anura	Phyllomedusidae	<i>Phyllomedusa iheringii</i>
Gymnophiona	Siphonopidae	<i>Siphonops paulensis</i>
Squamata	Teiidae	<i>Contomastix lacertoides</i>
Squamata	Teiidae	<i>Salvator merianae</i>
Squamata	Teiidae	<i>Teius ocellatus</i>
Squamata	Tropiduridae	<i>Stenocercus azureus</i>
Squamata	Tropiduridae	<i>Tropidurus catalanensis</i>
Gymnophiona	Typhlonectidae	<i>Chthonerpeton indistinctum</i>
Squamata	Typhlopidae	<i>Amerotyphlops brongersmianus</i>
Squamata	Viperidae	<i>Bothrops alternatus</i>
Squamata	Viperidae	<i>Bothrops diporus</i>
Squamata	Viperidae	<i>Bothrops jararaca</i>
Squamata	Viperidae	<i>Bothrops pubescens</i>
Squamata	Viperidae	<i>Crotalus durissus</i>

Tabela 2.: Lista das espécies analisadas pelo algoritmo Zonation. São apresentados os valores brutos e os pesos padronizados.

Grupo	Espécie	Score inicial por grupo	ED	ED pad	Ameaça BR	Scores ameaça	% endemism	% end pad	Score final specie	score final por grupo
reptilia	<i>Acanthochelys spixii</i>	0.012658228	45.20689918	1.8	LC	1	13.5	1.1	2.08	0.025063
reptilia	<i>Amerotyphlops brongersmianus</i>	0.012658228	13.67692854	1.2	LC	1	4.3	1	1.25	0.01519
reptilia	<i>Amphisbaena darwini</i>	0.012658228	12.56965506	1.2	LC	1	39.8	1.4	1.65	0.021266
reptilia	<i>Amphisbaena munoai</i>	0.012658228	11.18975334	1.2	LC	1	48.8	1.5	1.72	0.022785
reptilia	<i>Amphisbaena prunicolor</i>	0.012658228	13.32259246	1.2	LC	1	21.2	1.2	1.45	0.018228
reptilia	<i>Amphisbaena trachura</i>	0.012658228	12.34070716	1.2	LC	1	21.2	1.2	1.43	0.018228
reptilia	<i>Anisolepis undulatus</i>	0.012658228	11.91816142	1.2	DD	1.25	34	1.3	1.96	0.024684
reptilia	<i>Anops kingii</i>	0.012658228	13.36389066	1.2	LC	1	32.1	1.3	1.58	0.019747
amphibia	<i>Aplastodiscus</i>	0.017241379	13.3318143	1.2	LC	1	12.3	1.1	1.34	0.022759

<i>perviridis</i>										
reptilia	<i>Apostolepis quirogai</i>	0.012658228	3.22913309	1	EN	1.5	25	1.3	1.86	0.024684
reptilia	<i>Aspronema dorsivittatum</i>	0.012658228	9.689469969	1.1	LC	1	6.8	1.1	1.2	0.015316
reptilia	<i>Atractus paraguayensis</i>	0.012658228	5.015450445	1	LC	1	18.3	1.2	1.22	0.01519
reptilia	<i>Atractus reticulatus</i>	0.012658228	5.261630966	1	LC	1	21.1	1.2	1.25	0.01519
amphibia	<i>Boana albopunctata</i>	0.017241379	13.02356979	1.2	LC	1	7.4	1.1	1.27	0.022759
amphibia	<i>Boana caingua</i>	0.017241379	9.829800578	1.1	LC	1	12.5	1.1	1.26	0.020862
amphibia	<i>Boana faber</i>	0.017241379	15.5950355	1.3	LC	1	8.5	1.1	1.34	0.024655
amphibia	<i>Boana pulchella</i>	0.017241379	8.116097792	1.1	LC	1	24.7	1.2	1.36	0.022759
reptilia	<i>Boiruna maculata</i>	0.012658228	4.766380876	1	LC	1	6.7	1.1	1.09	0.013924
reptilia	<i>Bothrops alternatus</i>	0.012658228	7.074754877	1.1	LC	1	6.2	1.1	1.13	0.015316
reptilia	<i>Bothrops diporus</i>	0.012658228	4.997857145	1	LC	1	5.5	1.1	1.08	0.013924
reptilia	<i>Bothrops jararaca</i>	0.012658228	5.136855679	1	LC	1	5.8	1.1	1.09	0.013924
reptilia	<i>Bothrops pubescens</i>	0.012658228	4.972637535	1	LC	1	37.1	1.4	1.41	0.017722
reptilia	<i>Calamodontophis paucidens</i>	0.012658228	6.139516169	1.1	EN	1.5	49.5	1.5	2.37	0.031329
amphibia	<i>Ceratophrys ornata</i>	0.017241379	13.24602286	1.2	NT	1	19.6	1.2	1.43	0.024828
reptilia	<i>Cercosaura olivaceae</i>	0.012658228	6.801981959	1.1	LC	1	2.7	1	1.09	0.013924
reptilia	<i>Cercosaura schreibersii</i>	0.012658228	6.801981959	1.1	LC	1	8.5	1.1	1.15	0.015316
reptilia	<i>Chironius bicarinatus</i>	0.012658228	5.113901575	1	LC	1	11	1.1	1.14	0.013924
reptilia	<i>Chironius brazili</i>	0.012658228	4.870081151	1	LC	1	4.4	1	1.07	0.012658
amphibia	<i>Chthonerpeton indistinctum</i>	0.017241379	34.39541481	1.6	LC	1	19.6	1.2	1.94	0.033103
reptilia	<i>Contomastix lacertoides</i>	0.012658228	13.30798592	1.2	LC	1	32.5	1.3	1.59	0.019747
reptilia	<i>Crotalus durissus</i>	0.012658228	6.651849441	1.1	LC	1	3.5	1	1.1	0.013924
amphibia	<i>Dendropsophus minutus</i>	0.017241379	22.05131798	1.4	LC	1	17.2	1.2	1.61	0.028966
amphibia	<i>Dendropsophus nanus</i>	0.017241379	10.33064063	1.1	LC	1	11.4	1.1	1.26	0.020862
amphibia	<i>Dendropsophus sanborni</i>	0.017241379	10.8424559	1.2	LC	1	17.8	1.2	1.35	0.024828
reptilia	<i>Ditaxodon taeniatus</i>	0.012658228	5.662769993	1	VU	1.25	4.8	1	1.36	0.015823
reptilia	<i>Echinanthera cyanopleura</i>	0.012658228	5.899051648	1.1	LC	1	13.2	1.1	1.18	0.015316
amphibia	<i>Elachistocleis bicolor</i>	0.017241379	12.69484547	1.2	LC	1	15.8	1.2	1.37	0.024828
reptilia	<i>Epictia munoai</i>	0.012658228	12.76538801	1.2	LC	1	18	1.2	1.4	0.018228
reptilia	<i>Erythrolamprus almadensis</i>	0.012658228	3.670439927	1	LC	1	4.9	1	1.05	0.012658
reptilia	<i>Erythrolamprus jaegeri</i>	0.012658228	3.915415207	1	LC	1	11	1.1	1.12	0.013924
reptilia	<i>Erythrolamprus miliaris</i>	0.012658228	4.026133668	1	LC	1	2.7	1	1.03	0.012658
reptilia	<i>Erythrolamprus poecilogyrus</i>	0.012658228	3.341020838	1	LC	1	4.7	1	1.04	0.012658
reptilia	<i>Eunectes notaeus</i>	0.012658228	9.846952115	1.1	LC	1	3.2	1	1.16	0.013924
reptilia	<i>Gomesophis brasiliensis</i>	0.012658228	7.35654466	1.1	LC	1	2.1	1	1.09	0.013924
reptilia	<i>Helicops infrataeniatus</i>	0.012658228	5.802927523	1.1	LC	1	12	1.1	1.17	0.015316
reptilia	<i>Homonota uruguayensis</i>	0.012658228	18.3344414	1.3	VU	1.25	20.3	1.2	1.95	0.024684
reptilia	<i>Hydrodynastes gigas</i>	0.012658228	6.806939845	1.1	LC	1	1.1	1	1.07	0.013924
reptilia	<i>Hydromedusa tectifera</i>	0.012658228	45.20689918	1.8	LC	1	21.3	1.2	2.23	0.027342

amphibia	<i>Julianus uruguayus</i>	0.017241379	27.54691872	1.5	LC	1	26.4	1.3	1.87	0.033621
amphibia	<i>Leptodactylus chaquensis</i>	0.017241379	18.68390589	1.3	LC	1	10.1	1.1	1.43	0.024655
amphibia	<i>Leptodactylus furnarius</i>	0.017241379	18.20097317	1.3	LC	1	4.7	1	1.35	0.022414
amphibia	<i>Leptodactylus fuscus</i>	0.017241379	15.06233881	1.2	LC	1	10.8	1.1	1.36	0.022759
amphibia	<i>Leptodactylus gracilis</i>	0.017241379	14.06841932	1.2	LC	1	17.3	1.2	1.42	0.024828
amphibia	<i>Leptodactylus latinasus</i>	0.017241379	18.20097317	1.3	LC	1	15.9	1.2	1.5	0.026897
amphibia	<i>Leptodactylus latrans</i>	0.017241379	18.73417271	1.3	LC	1	14.9	1.1	1.5	0.024655
amphibia	<i>Leptodactylus mystacinus</i>	0.017241379	19.17455481	1.3	LC	1	8.6	1.1	1.42	0.024655
amphibia	<i>Leptodactylus podicipinus</i>	0.017241379	17.18897116	1.3	LC	1	1.2	1	1.28	0.022414
amphibia	<i>Limnomedusa macroglossa</i>	0.017241379	28.34662153	1.5	LC	1	29.5	1.3	1.94	0.033621
reptilia	<i>Liolaemus arambarensis</i>	0.012658228	3.85576122	1	EN	1.5	38.2	1.4	2.09	0.026582
reptilia	<i>Liolaemus occipitalis</i>	0.012658228	5.58152055	1	VU	1.25	55	1.6	2.02	0.025316
reptilia	<i>Liotyphlops ternetzi</i>	0.012658228	26.09315288	1.5	LC	1	4.1	1	1.51	0.018987
reptilia	<i>Lygophis anomalus</i>	0.012658228	6.103469509	1.1	LC	1	22.3	1.2	1.29	0.016709
reptilia	<i>Lygophis flavifrenatus</i>	0.012658228	6.704893789	1.1	LC	1	23.2	1.2	1.31	0.016709
reptilia	<i>Mastigodryas bifossatus</i>	0.012658228	4.675261014	1	LC	1	5.7	1.1	1.08	0.013924
amphibia	<i>Melanophryniscus atroluteus</i>	0.017241379	12.97812754	1.2	LC	1	19.8	1.2	1.42	0.024828
amphibia	<i>Melanophryniscus devincenzii</i>	0.017241379	12.84348267	1.2	LC	1	26.3	1.3	1.5	0.026897
amphibia	<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	0.017241379	12.97812754	1.2	VU	1.25	53.3	1.5	2.29	0.038793
amphibia	<i>Melanophryniscus montevidensis</i>	0.017241379	12.97812754	1.2	NT	1	33.2	1.3	1.59	0.026897
amphibia	<i>Melanophryniscus pachyrhynchus</i>	0.017241379	21.36839071	1.4	LC	1	49.4	1.5	2.03	0.036207
amphibia	<i>Melanophryniscus sanmartini</i>	0.017241379	12.97812754	1.2	LC	1	36.4	1.4	1.62	0.028966
reptilia	<i>Micrurus altirostris</i>	0.012658228	6.083359776	1.1	LC	1	18.7	1.2	1.25	0.016709
reptilia	<i>Micrurus silviae</i>	0.012658228	5.358733051	1	LC	1	41.8	1.4	1.47	0.017722
reptilia	<i>Notomabuya frenata</i>	0.012658228	10.78893403	1.2	LC	1	3.6	1	1.18	0.01519
amphibia	<i>Odontophrynus americanus</i>	0.017241379	10.49510656	1.1	LC	1	8.4	1.1	1.23	0.020862
amphibia	<i>Odontophrynus maisuma</i>	0.017241379	10.30684699	1.1	LC	1	49	1.5	1.7	0.028448
amphibia	<i>Oloolygon aromothyella</i>	0.017241379	17.23112901	1.3	LC	1	17.9	1.2	1.5	0.026897
amphibia	<i>Oloolygon berthae</i>	0.017241379	23.42628003	1.4	LC	1	11.8	1.1	1.56	0.026552
reptilia	<i>Ophiodes aff. striatus</i>	0.012658228	12.06788767	1.2	LC	1	26.5	1.3	1.48	0.019747
reptilia	<i>Ophiodes enso</i>	0.012658228	11.72027275	1.2	NA	1.25	100	2	2.93	0.037975
reptilia	<i>Ophiodes fragilis</i>	0.012658228	12.17064498	1.2	LC	1	10.4	1.1	1.29	0.016709
reptilia	<i>Oxyrhopus rhombifer</i>	0.012658228	4.848679286	1	LC	1	5.6	1.1	1.08	0.013924
reptilia	<i>Paraphimophis rusticus</i>	0.012658228	5.840791505	1.1	LC	1	11.6	1.1	1.16	0.015316
reptilia	<i>Phalotris lemniscatus</i>	0.012658228	3.86250873	1	LC	1	24	1.2	1.25	0.01519
reptilia	<i>Philodryas aestiva</i>	0.012658228	6.321070214	1.1	LC	1	11.4	1.1	1.17	0.015316
reptilia	<i>Philodryas agassizii</i>	0.012658228	7.184993535	1.1	LC	1	7.3	1.1	1.15	0.015316
reptilia	<i>Philodryas olfersii</i>	0.012658228	7.435807086	1.1	LC	1	5.3	1.1	1.13	0.015316
reptilia	<i>Philodryas patagoniensis</i>	0.012658228	6.933216329	1.1	LC	1	8.3	1.1	1.15	0.015316

reptilia	<i>Phimophis aff. guerini</i>	0.012658228	4.637991238	1	LC	1	17.1	1.2	1.19	0.01519
reptilia	<i>Phrynops hilarii</i>	0.012658228	52.63478129	2	DD	1.25	13.1	1.1	2.8	0.03481
reptilia	<i>Phrynops williamsi</i>	0.012658228	52.63478129	2	DD	1.25	17.8	1.2	2.92	0.037975
amphibia	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0.017241379	9.848337037	1.1	LC	1	39.1	1.4	1.57	0.026552
amphibia	<i>Physalaemus biligonigerus</i>	0.017241379	17.11016008	1.3	LC	1	12.9	1.1	1.43	0.024655
amphibia	<i>Physalaemus cuvieri</i>	0.017241379	12.39543844	1.2	LC	1	18.7	1.2	1.4	0.024828
amphibia	<i>Physalaemus fernandezae</i>	0.017241379	16.65770532	1.3	LC	1	1.9	1	1.28	0.022414
amphibia	<i>Physalaemus gracilis</i>	0.017241379	14.47103841	1.2	LC	1	25	1.3	1.52	0.026897
amphibia	<i>Physalaemus henselii</i>	0.017241379	16.65770532	1.3	LC	1	32.7	1.3	1.68	0.029138
amphibia	<i>Physalaemus lisei</i>	0.017241379	16.65770532	1.3	LC	1	44.9	1.4	1.84	0.031379
amphibia	<i>Physalaemus riograndensis</i>	0.017241379	16.15144621	1.3	LC	1	26.3	1.3	1.58	0.029138
amphibia	<i>Pleurodema bibroni</i>	0.017241379	14.65671441	1.2	LC	1	27.4	1.3	1.56	0.026897
amphibia	<i>Pseudis minuta</i>	0.017241379	19.19494941	1.3	LC	1	33.4	1.3	1.76	0.029138
amphibia	<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	0.017241379	27.36106218	1.5	LC	1	14.5	1.1	1.69	0.028448
reptilia	<i>Psomophis obtusus</i>	0.012658228	8.734442782	1.1	LC	1	21.6	1.2	1.34	0.016709
reptilia	<i>Ptychophis flavovirgatus</i>	0.012658228	5.88743163	1.1	LC	1	14.5	1.1	1.2	0.015316
amphibia	<i>Rhinella abei</i>	0.017241379	9.220120484	1.1	LC	1	10	1.1	1.22	0.020862
amphibia	<i>Rhinella achavali</i>	0.017241379	6.661678666	1.1	LC	1	30.9	1.3	1.39	0.024655
amphibia	<i>Rhinella arenarum</i>	0.017241379	5.823977321	1.1	LC	1	23.7	1.2	1.29	0.022759
amphibia	<i>Rhinella azarai</i>	0.017241379	9.220120484	1.1	LC	1	29.7	1.3	1.45	0.024655
amphibia	<i>Rhinella dorbignyi</i>	0.017241379	9.220120484	1.1	LC	1	35.3	1.4	1.51	0.026552
amphibia	<i>Rhinella fernandezae</i>	0.017241379	9.220120484	1.1	LC	1	17	1.2	1.3	0.022759
amphibia	<i>Rhinella henseli</i>	0.017241379	9.220120484	1.1	LC	1	26.1	1.3	1.4	0.024655
amphibia	<i>Rhinella icterica</i>	0.017241379	5.837467045	1.1	LC	1	25.9	1.3	1.32	0.024655
amphibia	<i>Rhinella schneideri</i>	0.017241379	6.262169997	1.1	LC	1	6	1.1	1.11	0.020862
reptilia	<i>Salvator merianae</i>	0.012658228	17.0949097	1.3	LC	1	10.1	1.1	1.4	0.018101
amphibia	<i>Scinax fuscovarius</i>	0.017241379	15.54580897	1.2	LC	1	13.3	1.1	1.4	0.022759
amphibia	<i>Scinax granulatus</i>	0.017241379	17.23112901	1.3	LC	1	29.9	1.3	1.66	0.029138
amphibia	<i>Scinax nasicus</i>	0.017241379	13.81561982	1.2	LC	1	11.3	1.1	1.34	0.022759
amphibia	<i>Scinax squalirostris</i>	0.017241379	21.4019138	1.4	LC	1	11.6	1.1	1.51	0.026552
amphibia	<i>Scinax tymbamirim</i>	0.017241379	17.23112901	1.3	LC	1	28.4	1.3	1.64	0.029138
reptilia	<i>Sibynomorphus aff. neuwiedi</i>	0.012658228	5.383654504	1	LC	1	40.7	1.4	1.46	0.017722
reptilia	<i>Sibynomorphus ventrimaculatus</i>	0.012658228	5.222149456	1	LC	1	14.9	1.1	1.19	0.013924
amphibia	<i>Siphonops paulensis</i>	0.017241379	34.4274552	1.6	LC	1	3.8	1	1.68	0.027586
reptilia	<i>Spilotes pullatus</i>	0.012658228	10.57422501	1.1	LC	1	3.2	1	1.17	0.013924
reptilia	<i>Stenocercus azureus</i>	0.012658228	11.82767866	1.2	EN	1.5	20.6	1.2	2.11	0.027342
reptilia	<i>Taeniophallus occipitalis</i>	0.012658228	5.642082071	1	LC	1	3.8	1	1.08	0.012658
reptilia	<i>Taeniophallus poecilopogon</i>	0.012658228	5.64785151	1	LC	1	21.7	1.2	1.27	0.01519
reptilia	<i>Teius oculatus</i>	0.012658228	17.47654406	1.3	LC	1	10.7	1.1	1.41	0.018101
reptilia	<i>Thamnodynastes hypoconia</i>	0.012658228	4.193194536	1	LC	1	8.2	1.1	1.09	0.013924
reptilia	<i>Thamnodynastes strigatus</i>	0.012658228	4.473225137	1	LC	1	13.7	1.1	1.16	0.013924

reptilia	<i>Tomodon dorsatus</i>	0.012658228	3.543268656	1	LC	1	12.7	1.1	1.12	0.013924
reptilia	<i>Tomodon ocellatus</i>	0.012658228	3.454964279	1	LC	1	18.4	1.2	1.18	0.01519
reptilia	<i>Trachemys dorbignyi</i> <i>Trachycephalus</i>	0.012658228	7.854604612	1.1	NT	1	28.9	1.3	1.4	0.018101
amphibia	<i>mesophaeus</i> <i>Tropidurus</i>	0.017241379	11.17098047	1.2	LC	1	11.4	1.1	1.28	0.022759
reptilia	<i>catalanensis</i>	0.012658228	7.247304354	1.1	LC	1	13.3	1.1	1.21	0.015316
reptilia	<i>Xenodon dorbignyi</i>	0.012658228	4.16371247	1	LC	1	14.1	1.1	1.15	0.013924
reptilia	<i>Xenodon histricus</i>	0.012658228	3.674703557	1	DD	1.25	11.5	1.1	1.39	0.017405
reptilia	<i>Xenodon merremii</i>	0.012658228	4.173793424	1	LC	1	2.6	1	1.03	0.012658
reptilia	<i>Xenodon neuwiedii</i>	0.012658228	6.009466786	1.1	LC	1	5.4	1.1	1.1	0.015316

Apêndice II

Tabela 1.: Sistemas ecológicos com ocorrência no bioma Pampa e quantificação das área de remanescentes pertencentes, da média dos esquemas de priorização e da área protegida por unidades de conservação de uso sustentável (US) e de proteção integral (PI).

Sistema Ecológico	Remanescente florestal	Áreas úmidas não florestais	Remanescentes campestres	Afloramento rochoso	Dunas	Area total sistema	Área total remanescentes	remanescentes (%)	Priorização répteis	Priorização anfíbios	Area protegida US	proteção US (%)	Area protegida PI	proteção PI (%)
Campo com espinilho	719	145	6450	0	0	13923	7314	52.5	0.690	0.696	0	0.00	60	0.43
Campo arbustivo	6188	86	21122	11	1	30195	27407	90.8	0.301	0.451	2	0.01	36	0.12
Campo com barba de bode	2889	872	10531	0	0	20930	14292	68.3	0.457	0.712	0	0.00	0	0.00
Campos do cristalino oriental	83	19	848	0	0	1162	950	81.7	0.627	0.218	0	0.00	0	0.00
Campo gramíneo	465	10	7813	4	4	11530	8296	72.0	0.254	0.063	0	0.00	2	0.01
Campo de solos rasos	568	18	11506	0	0	13729	12092	88.1	0.721	0.333	2433	17.72	0	0.00
Campo misto de andropogoneas e compostas	4380	1553	18226	1273	1272	31038	26704	86.0	0.473	0.351	1791	5.77	171	0.55
Campo com áreas	376	23	2476	0	0	4651	2876	61.8	0.719	0.614	0	0.00	0	0.00
Floresta estacional	3131	49	3672	1	0	8773	6854	78.1	0.264	0.555	0	0.00	0	0.00
Campo litorâneo	1711	2198	5828	21	592	22835	10350	45.3	0.746	0.756	14	0.06	858	3.76
Outras	1589	923	2418	819	827	6949	6577	94.6	0.541	0.466	1	0.02	10	0.14

Tabela 2. Unidades de conservação e médias dos valores de priorização nos esquemas de anfíbios e répteis.

Ucs Uso sustentável **répteis média** **anfíbios média**

	zonation	zonation
Reserva Particular do patrimônio natural estadual barba negra	0.98449183	0.6389602
Area de proteção ambiental da lagoa verde	0.8762691	0.8214883
Area de proteção ambiental estadual delta do jacuí	0.96887201	0.6643981
Area de proteção ambiental ibirapuitã	0.71974061	0.3004809
Reserva Particular do patrimônio natural boa vista	0.09812563	0.7433895
Reserva Particular do patrimônio natural farroupilha	0.45397747	0.603481
Area de proteção do banhado grande	0.523368	0.6970078
Reserva Particular do patrimônio natural rincão das flores	0.54858863	0.9966529
Ucs Proteção integral		
Reserva Biológica São Donato	0.7443192	0.52110528
Estação Ecológica do Taim	0.9128696	0.83614861
Refúgio da vida silvestre banhado dos pacheco	0.4737253	0.5202499
Parque estadual do podocarpus	0.4253598	0.82405445
parque estadual de itapeva	0.8897133	0.99364051
Reserva Biológica bioma pampa	0.3321432	0.15485886
Parque estadual da lagoa do peixe	0.9707836	0.95401094
Reserva biologica do Ibirapuitã	0.7358771	0.24753617
Refúgio da vida silvestre banhado do maçarico	0.8167355	0.69755661
Parque estadual de itapuã	0.8853062	0.62707797
Parque estadual delta do jacuí	0.8704197	0.71788783
Reserva biológica do mato grande	0.681617	0.53557217
Parque natural municipal banhado da imperatriz	0.6111235	0.7366953
parque natural municipal do pampa	0.1954703	0.07307821
parque natural municipal Saint Hilaire	0.6417494	0.85663283
Parque estadual do espinilho	0.9551489	0.67901373
parque estadual do camaquã	0.7215696	0.7329338
monumento natural municipal capão da amizade	0.5143367	0.59310496