



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo
Integral Regional. CIIDIR - Unidad Oaxaca

Maestría en ciencias en conservación y aprovechamiento de Recursos Naturales

Línea: Patrones y procesos Para la Biodiversidad del Neotrópico

EFFECTO DE LA PERTURBACIÓN DE BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA SOBRE 4 ESPECIES DE ANUROS NATIVOS EN LA COMUNIDAD DE LA ESPERANZA, OAXACA

Tesis que para obtener el grado de maestro en ciencias

Presenta:

Ing. Antonio León Gómez

Directora de tesis:

Dra. Edna Leticia González Bernal

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, octubre de 2018

ÍNDICE DE CONTENIDO

I. INTRODUCCIÓN	<u>56</u>
II. ANTECEDENTES	<u>67</u>
II.A. Bosque Mesófilo de Montaña	<u>68</u>
II.A.1. Ubicación geográfica y microclima	<u>78</u>
II.A.2. Factores de riesgo para el BMM	<u>89</u>
II.B. Relación de las alteraciones antropogénicas de bosques con los anfibios	<u>911</u>
II.B.1. Relación de la explotación forestal con los anfibios	<u>1011</u>
II.B.2. Relación de la agricultura con los anfibios	<u>1113</u>
II.B.3. Relación de la ganadería con los anfibios	<u>1315</u>
II.B.4. Relación de las estructuras antropogénicas con los anfibios	<u>1416</u>
II.B.5. Relación de las carreteras con los anfibios	<u>1517</u>
II.B.6. Relación del cambio de uso de suelo con la disponibilidad y calidad del hábitat	<u>1618</u>
III. HIPÓTESIS	<u>1921</u>
IV. OBJETIVOS	<u>1921</u>
V. METODOLOGÍA	<u>2022</u>
V.A. Área de estudio	<u>2022</u>
V.B. Especies de estudio	<u>2123</u>
V.B.1. <i>Charadrahyla nephila</i>	<u>2123</u>
V.B.2. <i>Duellmanohyla ignicolor</i>	<u>2224</u>
V.B.3. <i>Ptycohyla zophodes</i>	<u>2224</u>
V.B.4. <i>Sarcohyla celata</i>	<u>2325</u>
V.C. Definición de periodos de muestreo	<u>2325</u>
V.D. Muestreo en transectos	<u>2426</u>
V.D.1. Selección y características del transecto	<u>2426</u>
V.D.2. Recorrido de los transectos	<u>2628</u>
V.D.3. Técnica de recolección de datos por transecto	<u>2629</u>
V.D.4. Registro de variables ambientales por sitio	<u>2729</u>
V.E. Cálculo de índices y variables	<u>2931</u>
V.E.1. Variables asociadas a los anuros	<u>2931</u>
V.E.2. Variables relacionadas con los arroyos	<u>2932</u>
V.E.3. Variables relacionadas con el bosque aledaño	<u>3032</u>
V.E.4. Uso de hábitat por especie	<u>3133</u>
V.E.5. Relación entre las variables ambientales	<u>3134</u>
VI. RESULTADOS	<u>3234</u>
VI.A. Caracterización de los sitios de muestreo	<u>3234</u>
VI.B. Distribución de las especies de estudio	<u>3537</u>
VI.C. Interacción de los organismos con el ambiente	<u>3739</u>
VI.C.1. Uso de hábitat por especie	<u>3739</u>

VI.C.2 Respuesta de los organismos ante distintos grados de perturbación del hábitat.....	4044
VI.C.3. Requerimientos ambientales de las especies	4346
VI.D. Interacción de las variables ambientales	4448
VII. DISCUSIÓN	4852
VII.A. Distribución de especies de estudio.....	4852
VII.B. Interacción de los organismos con el ambiente	4953
VII.B.1. Uso de hábitat por especie	4953
VII.B.2. Respuesta de los organismos por grados de perturbación.....	5054
VII.C. Interacción de variables ambientales con las especies de estudio.....	5256
VIII. CONCLUSIONES	5357
IX. LITERATURA CITADA	5559
X. ANEXOS.....	6671

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución del bosque mesófilo de montaña en México	7
Figura 2. <i>Charadrahyla nephila</i>, especie de anuro del BMM.....	2122
Figura 3. <i>Duellmanohyla ignicolor</i>, especie de anuro del BMM.....	2223
Figura 4. <i>Ptycohyla zophodes</i>, especie de anuro del BMM.....	2223
Figura 5. <i>Sarcohyla celata</i>, especie de anuro del BMM	2324
Figura 6. Distribución de los periodos de muestreo según los elementos meteorológicos.....	2425
Figura 7. Ejemplos de la estructura de la vegetación en arroyos perturbados	2527
Figura 8. Diagrama idealizado de transectos perpendiculares al arroyo para caracterización bosque .	2829
Figura 9. Detalle de un transecto perpendicular al arroyo	2830
Figura 10. Abundancias e índices de diversidad para cada sitio de muestreo	3536
Figura 11. ANOVA de grosos-percha usados por anuros en base a grado de conservación del hábitat.	3738
Figura 12. Análisis de contingencia para el tipo de percha en función del grado de conservación	3839
Figura 13. Análisis de contingencia para el tipo de percha en función de las especies	3940
Figura 14. ANOVA grosos-percha usados por <i>P. zophodes</i> según grado de conservación del hábitat.	3941
Figura 15. Análisis de contingencia para tipo de percha usado por <i>Ptycohyla zophodes</i>	4042
Figura 16. ANOVA de CC de <i>Duellmanohyla ignicolor</i> en función del grado de conservación	4243
Figura 17. ANOVA de CC de <i>Ptycohyla zophodes</i> en función del grado de conservación	4244
Figura 18. Gráfico bidimensional de CP1-Bosque y CP3-Alteraciones antropogénicas.....	4648
Figura 19. Mapa de correspondencias canónicas de la relación entre los sitios y especies de estudio.....	4749

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Resumen de ANOVA para caracterización y diferenciación de los sitios de muestreo en base a características asociadas a los arroyos, por grado de conservación	<u>3233</u>
Tabla 2. Resumen de ANOVA para caracterización y diferenciación de los sitios de muestreo en base a características asociadas al bosque aledaño, por grado de conservación.....	<u>3334</u>
Tabla 3. Caracterización de hábitats de arroyos asociados al BMM	<u>3435</u>
Tabla 4. Resumen de diversidad-dominancia de especies de anfibios por sitio de muestreo	<u>3637</u>
Tabla 5. Resumen de ANOVA para determinar las diferencias entre variables biológicas de las especies en dependencia del grado de conservación y los sitios de muestreo	<u>4142</u>
Tabla 6. Resumen de análisis de regresión lineal de las principales características ambientales y como determinan la abundancia de las especies de estudio.....	<u>4345</u>
Tabla 7. Valores propios y varianza explicada de los Componentes Principales.....	<u>4446</u>
Tabla 8. Contribución de la varianza de cada variable ambiental para cada Componente Principal....	<u>4547</u>

ANEXOS

Anexo 1. Hoja de campo para recabar información de los organismos por transecto	<u>6770</u>
Anexo 2. Hoja de campo para caracterización del cauce de los arroyos.....	<u>6871</u>
Anexo 3. Hoja de campo para recabar información para la caracterización del bosque aledaño.....	<u>6972</u>
Anexo 4. Gráficos bidimensionales: CP1-Bosque y CP2-Arroyo; y CP2 y CP3-Distancia a estructuras antropogénicas	<u>7073</u>
Anexo 5. Análisis de contingencia para el tipo de percha en función del sitio	<u>7073</u>
Anexo 6. Principales características de los sitios de muestreo.....	<u>7174</u>

I. INTRODUCCIÓN

América latina es la región con la mayor biodiversidad del planeta, alberga a 6 de los 17 países megadiversos. Posee casi la mitad de los bosques tropicales del mundo, 33% de las especies de mamíferos, 35% de las especies de reptiles, 41% de las especies aves y 50% de las especies conocidas de anfibios (Blaustein y Wake, 1995; Beebee y Griffiths, 2005). El Programa de las naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA, 2010), considera que los altos niveles de endemismo regional de especies representan una importante fuente de recursos genéticos y de bioprospección. No obstante la inmensa biodiversidad de América Latina mengua por las actividades humanas en todos los niveles y en prácticamente todo su territorio (Wake, 1998; PNUMA, 2010).

De entre los taxones superiores, los anfibios son la clase de vertebrados que mayormente se encuentra amenazada (Houlahan *et al.*, 2000), ya que de las 7,844 especies de anfibios conocidas (Wake *et al.*, 2018), el 42.5% se encuentra en alguna categoría de riesgo y por lo tanto más susceptibles a la extinción (Stuart *et al.* 2004), y de otro 24.5% de especies se dispone solo de datos deficientes (Hussain y Pandit, 2012). Estos huecos de conocimiento podrían implicar que la situación es más grave de lo que puede estimarse actualmente (Suazo, 2009; Lips, 2014). Además, si lo comparamos con los porcentajes de otros vertebrados en peligro de extinción como los mamíferos (26%) o las aves (13%) (Bishop *et al.*, 2012), se vuelve evidente el riesgo que corren los anfibios a nivel mundial. América Latina, como la región más diversa del mundo en cuanto a anfibios, requiere instrumentar mecanismos específicos que permitan protegerlos y eventualmente restaurar sus poblaciones en vida silvestre (Wake, 1998).

Aunque resulta difícil determinar porqué los cambios globales afectan en gran medida a los anfibios, se presume que todo obedece a su marcada necesidad de ambientes tanto acuáticos como terrestres (Lips *et al.*, 2003; Lips, 2014). La susceptibilidad de anfibios a las perturbaciones ambientales está relacionada con sus características biológicas, ecológicas y etológicas; como su piel semipermeable, ciclo de vida bifásico (para la mayoría de las especies), dependencia a cuerpos de agua y limitada capacidad de dispersión (Wells, 2007). La reducción en sus números impacta directamente la dinámica ecosistémica, reduciendo su productividad o bien permitiendo la proliferación de especies indeseables, sobre todo invertebrados con potencial negativo para el hombre (PNUMA, 2010).

El grupo de los anfibios ha tenido un éxito notable en términos evolutivos, ya que han persistido durante cientos de millones de años, independientemente de los drásticos cambios globales en la estructura climática y del hábitat (Delfino, 2005; Blaustein y Bancroft, 2007). No obstante, la velocidad de los actuales cambios ambientales supera su capacidad de adaptación y compromete su sobrevivencia (Wells, 2007).

La disminución de las poblaciones de anfibios se relaciona directamente con fenómenos generalizados como: el cambio climático (PNUMA, 2010), aumento en los índices de radiación ultravioleta (Blaustein *et al.*, 2000), proliferación de especies invasoras (Kiesecker, 2003), enfermedades emergentes como la quitridiomycosis (Almeralla *et al.* 2015) y destrucción del hábitat

(Beebee y Griffiths, 2005). Estos factores están correlacionados con la creciente intensidad y extensión del impacto humano en los sistemas climáticos y ecológicos (Lips y Reaser, 1999). La destrucción del hábitat por actividades humanas ocupa el primer lugar como causante de las disminuciones en las poblaciones de anfibios (PNUMA, 2010). Dentro de éstas, encontramos el crecimiento de los asentamientos humanos (Beebee y Griffiths 2005 y PNUMA 2010), la transformación de sistemas naturales en campos de cultivo (Kolozsvary y Swihart, 1999; Ray *et al.*, 2002), la tala incontrolada y la creación de caminos y carreteras (Hamer y McDonnell, 2008). Todos estos factores afectan a las poblaciones de anfibios de manera directa e indirecta al ocasionar destrucción, fragmentación o reducción de la calidad del hábitat (Mensing *et al.*, 1998; Beebee y Griffiths, 2005).

II. ANTECEDENTES

El ser humano, dentro de su dinámica poblacional, es uno de los organismos que mayormente transforma el medio natural (McDonnell y Pickett, 1993). Esto genera enormes cambios en las condiciones químicas, físicas y ecológicas de las áreas de desarrollo humano; resultando en la modificación de la cobertura terrestre y nuevos conjuntos bióticos de plantas y animales (Kinzig y Grove, 2001). A todas estas modificaciones, resultantes del proceso de crecimiento de la población humana y su impacto en las dinámicas ecosistémicas, se les conoce como alteraciones antropogénicas del hábitat (Czech *et al.*, 2000).

Prácticamente todas las alteraciones antropogénicas del hábitat implican un cambio, en menor o mayor grado, del uso de suelo (Czech *et al.*, 2000; Goldewijk y Ramankutty, 2010); entendiéndose por este cuando la cobertura natural vegetal y/o mineral, en un área específica, es removida y/o cubierta por otras; con fines: urbanísticos, agrícolas, ganaderos y/o silvícolas (Goldewijk y Ramankutty, 2010). Diversos autores coinciden en que el cambio de uso de suelo se relaciona con todos los factores responsables de la disminución global de anfibios (Lips *et al.*, 2003; Becker *et al.*, 2007; Collins y Crump, 2009; McCain, 2010). Y de entre todos los ecosistemas en México, uno de los más seriamente amenazados y sometidos a múltiples presiones antropogénicas es el bosque mesófilo de montaña (Rzedowski 1996; Almazán-Núñez *et al.*, 2018).

II.A. Bosque Mesófilo de Montaña

Las condiciones edafoclimáticas de nuestro país permiten el desarrollo de una gran variedad de comunidades vegetales como son: selvas, bosques, matorrales, pastizales, manglares, etc.; dentro de estas destaca el denominado Bosque Mesófilo de Montaña (BMM), que hace referencia a unidades de vegetación bastante complejas, con una riqueza fauno-florística sobresaliente (Gual-Díaz y Rendón-Correa 2014). Kappelle (1996) define al BMM como un conjunto heterogéneo de comunidades vegetales enclavado en las montañas de la región intertropical, caracterizado por la presencia semipermanente de niebla, lo que genera condiciones estables de humedad (Stadtmuller, 1987; Ruiz-

Jiménez *et al.*, 2012), creando ambientes favorables para el desarrollo de diversas especies de anfibios, muchas de las cuales se restringen a estas áreas en específico (Gual-Díaz y Mayer-Goyenechea, 2016).

II.A.1. Ubicación geográfica y microclima

El Bosque Mesófilo de montaña es considerado como una de las asociaciones vegetales más reducidas en superficie, ocupando cerca del 1% de la superficie del país (INEGI, 2007). Su distribución geográfica en México reside en dos franjas angostas (**Figura 1**Figura 1); la primera en la vertiente Atlántica que inicia en Xilitla (San Luis Potosí), recorriendo gran parte de las laderas de la Sierra Madre Oriental, pasando por Veracruz y llegando también a la serranía norte y noreste de Oaxaca. La segunda se encuentra en la vertiente del Pacífico, parte desde Sinaloa pasando por la Sierra Madre Occidental y llega a la Sierra Madre del sur, recorriendo el sur de Guerrero, Oaxaca y Chiapas (Rzedowski, 1996).



Figura 1. Distribución del bosque mesófilo de montaña en México (INEGI, 2007).

Una de las características sobresalientes del BMM es la diversidad de características ambientales en que se presenta (Almazán-Núñez *et al.*, 2018). Sus altitudes de ocurrencia son sumamente variadas, pudiendo presentarse desde los 280 msnm (Loma Bonita, Chiapas; Cruz-Lara, *et al.*, 2004); y llegar a los 2700 msnm (Puerto purificación, Tamaulipas; González-Medrano, 2004). Por otra parte, las precipitaciones anuales totales van de los 1000 a los 6000 mm (Gual-Díaz y Rendón-

Correa 2014); registrándose la mayor precipitación en La Esperanza (presente sitio de estudio), municipio de Santiago Comaltepec, Oaxaca (CONAGUA, 2016).

Dos factores determinantes para la existencia del Bosque Mesófilo de Montaña son la elevada humedad atmosférica y reducida luminosidad (propiciadas por las condiciones de neblina), situación que mitiga la escasez de precipitación en épocas secas (Grubb, 1977; Rzedowski, 1978; Ruiz-Jiménez *et al.*, 2012). En general el BMM prospera en relieves accidentados, con una marcada tendencia hacia las cañadas, que al tiempo que guardan humedad también protegen de la insolación a la vegetación (Gual-Díaz y Rendón-Correa 2014), dando lugar a asociaciones vegetales únicas y representativas de cada zona de ocurrencia (Almazán-Núñez *et al.*, 2018).

II.A.2. Factores de riesgo para el BMM

La distribución natural de tipo peninsular que presenta el BMM, localizado en una franja altitudinal estrecha, le hace muy vulnerable a diversas presiones de tipo antropogénico (Hamilton *et al.*, 1995; Bubb *et al.*, 2004). En general, la proximidad de asentamientos humanos, ya sean rurales o urbanos aumenta significativamente el riesgo de deforestación (Bubb *et al.*, 2004), ya sea por cambio de uso de suelo para construcción de caminos y carreteras (Pfaff, 1996) o bien para uso habitacional o de cultivos (Uusivuori *et al.*, 2002). Sin mencionar que su ubicación en laderas montañosas le hace especialmente vulnerable a fenómenos de modificación de ciclos hídricos (cambio de temporadas de precipitación o bien reducción del volumen total) a causa del cambio climático (Bubb *et al.*, 2004).

Aunque pudiera parecer que la principal amenaza que enfrentan los bosques es la explotación forestal, para el caso de la mayoría de los BMM la extracción de madera no representa el principal problema (Messerli, 2000); esto debido a su accidentada orografía (Gual-Díaz y Rendón-Correa 2014), variada composición de ensamblajes arbóreos (Kappelle y Brown, 2001) y comunidades vegetales dominados por especies no maderables como los helechos (Ramírez-Marcial *et al.*, 2001); lo que dificulta implementar un modelo comercial de extracción (Kappelle y Brown, 2001; Ramírez-Marcial *et al.*, 2001; Williams-Linera, 2002)

La ganadería de subsistencia es un importante factor que determina la reducción del área total y la calidad de los hábitats de BMM (Etter y vanWyngaarden, 1999); ya que promueve la tala indiscriminada para el establecimiento de pastizales en detrimento de las especies locales, tanto vegetales como animales (Echeverría *et al.*, 2007). En este mismo sentido la conversión del uso de suelo de bosque con fines agrícolas también suma una cuantiosa presión medioambiental, a la cual hay que agregar los efectos negativos directos (intoxicación de organismos) e indirectos (eutrofización, acidificación y mineralización) de la aplicación de fertilizantes químicos y pesticidas (Echeverría *et al.*, 2007).

Por otra parte, La construcción de carreteras puede tener un severo impacto en entornos de montaña frágiles. Por ejemplo, en el bosque nuboso de Puerto Rico, se determinó que la biomasa del

suelo en las áreas afectadas durante la construcción de una carretera asfaltada podría tardar hasta 300 años en regresar a las condiciones originales (Olander *et al.*, 1998). Además, las carreteras juegan otro papel crucial en la pérdida de diversidad en BMM, ya que facilitan el transporte de materiales extraídos de los bosques (madera, leña, tierra, roca) y la llegada de maquinaria pesada a éstos (Bubb *et al.*, 2004).

Aunque en menor cuantía, algunos otros factores reconocidos como amenazas para el bosque mesófilo pueden ser: cacería comercial (Tabarelli y Peres, 2002), incendios forestales (Bubb *et al.*, 2004), minería (Bruijnzeel y Hamilton, 2000), producción de drogas opiáceas (Cavelier y Etter, 1996) e introducción de especies invasoras de árboles (Bruijnzeel y Hamilton, 2000; Goodland y Healey, 2001)

La modificación de ambientes naturales en la gran mayoría de los casos trae consigo un efecto domino (afectación secuenciada de especies relacionadas) que muchas veces no es estudiado con el suficiente detenimiento (Hansen *et al.*, 2002). Al ser el bosque mesófilo una de las comunidades en mayor riesgo de nuestro país (Rzedowski 1996; Almazán-Núñez *et al.*, 2018), es lógico pensar que los distintos grupos taxonómicos que en él habitan se ven afectados en dependencia de sus estrategias de sobrevivencia y sus historias de vida (Hamer y McDonnell, 2008). Para el caso específico de los anfibios, diversos autores (Hamer y McDonnell, 2008; Cushman, 2006) coinciden en que la calidad del hábitat para los anfibios, está definida por diferentes factores como: la vegetación ribereña y el hábitat terrestre circundante a los cuerpos de agua (Houlahan y Findlay, 2003; Willson y Dorcas, 2003); la duración e intensidad del hidropериodo (Werner *et al.*, 2007; Isaacs y Urbina, 2011); la presencia de contaminantes disueltos o no en el agua (Snodgrass *et al.*, 2008); la presencia de depredadores y competidores (Adams, 1999); y la prevalencia de enfermedades (Crump *et al.*, 1992; Johnson y Carpenter, 2009). Por lo anterior resulta imperativo comprender como las alteraciones del hábitat natural afectan a los anfibios para poder protegerlos o bien mitigar los efectos negativos de la antropización en sus poblaciones.

II.B. Relación de las alteraciones antropogénicas de bosques con los anfibios

El mantenimiento y supervivencia de las poblaciones de anfibios, especialmente aquellos con ciclo de vida bifásico, requiere forzosamente de la disponibilidad de hábitats adecuados; tales como: cuerpos acuáticos (estanque, presa o laguna), humedales (pantanos) o cauces (ríos o arroyos); y, por supuesto, hábitats terrestres con características específicas en dependencia de cada especie (Wells, 2007; Earl y Semlitsch, 2015). Los anfibios son especialmente sensibles a las modificaciones antropogénicas de hábitat, ya sea terrestre o acuático, y presentan respuestas sumamente variadas dependiendo de su estadio de desarrollo (Vasconcelos y Calhoun, 2004; Cushman, 2006), especie (Kiesecker *et al.*, 2001) o factores ambientales (Carlson y Groot, 1997; Earl y Semlitsch, 2015). Estos organismos son afectados principalmente al reducirse drásticamente sus hábitats disponibles, tanto en cantidad como en calidad (Hamer y McDonnell, 2008), cuando se modifica el uso de suelo para dar paso a actividades antrópicas como explotación forestal (Carlson y Groot, 1997; Semlitsch *et al.*,

2009), agricultura (Dale y Polasky, 2007; Bishop *et al.*, 1999; Piha, 2006), ganadería (Cushman, 2006; Lira-Noriega, *et al.*, 2007) y urbanización (Gillespie *et al.*, 2015; Windmiller y Calhoun, 2007).

Los anfibios son componentes fundamentales de la diversidad de vertebrados de los bosques tropicales y subtropicales (Vitt y Caldwell, 2014); en condiciones idóneas pueden alcanzar densidades muy altas (Rodda *et al.*, 2001); y desempeñar roles clave en las redes alimenticias (Wells, 2007). Uno de los principales problemas para la persistencia de los anfibios en los bosques es la rápida tasa de deforestación, que para América Latina es del orden de dos millones de hectáreas por año (Casma, 2014), debido al rápido crecimiento de la población humana que demanda mayores extensiones para vivienda e industria, y que generalmente son tomadas de superficies boscosas (Sullins, *et al.*, 2002).

II.B.1. Relación de la explotación forestal con los anfibios

Cualquier forma de extracción de recursos en el bosque tiene impactos a diversas escalas sobre la fauna nativa (Carlson y Groot, 1997). Por ejemplo la tala específica (raleo) tiende a incrementar la biodiversidad específica en áreas antropizadas (Verschuyl *et al.*, 2011), mientras que otras técnicas, como la tala completa (matarrasa), tienden a mostrar efectos negativos sobre las abundancias de taxones específicos (Semlitsch *et al.*, 2009). Una de las consecuencias de esta tala es la alteración en los patrones locales de temperatura y humedad (Houlahan y Findlay, 2003); aunque, las respuestas dependen de la historia de vida de cada especie (Rothermel y Semlitsch 2002). Por ejemplo, en un estudio donde se analizaron los efectos de los claros de bosque sobre la abundancia de una especie de salamandra (*Ambystoma texanum*) y un sapo (*Anaxyrus americanus*), se determinó que las áreas de bosque desprovistas de la cobertura de dosel tenían un doble efecto negativo sobre los anfibios; ya que las altas temperaturas incrementan las tasas de transpiración de los organismos y al mismo tiempo la reducción de la humedad ambiental promueve la desecación, principalmente de las salamandras adultas y de los juveniles de los sapos (Rothermel y Semlitsch 2002).

Por otra parte los indicadores de la reducción en la calidad del hábitat como: reducción en la cobertura de dosel (incremento de tasa de radiación y evapotranspiración), disminución del volumen de hojarasca (reducción de humedad en el suelo), se han relacionado con la disminución de abundancias absolutas y diversidad de hasta 27 especies de anuros en bosques tropicales de Brasil (Vitt y Caldwell, 2001). En otros trabajos se demostró que la reducción de la cobertura forestal estaba directamente relacionada con la reducción de la diversidad de anfibios (Houlahan y Findlay, 2003); en este mismo sentido otro investigador encontró resultados similares para siete especies de anfibios que mostraron una relación positiva entre el porcentaje de cobertura de bosque y la diversidad de anuros en sitios con diferentes proporciones de modificación de uso de suelo (Porej, 2004).

Diversos estudios han demostrado que los anfibios tienen respuestas biológicas ante las alteraciones en las condiciones naturales de los microhábitats de bosque (Earl y Semlitsch, 2015). Por ejemplo existe una relación positiva entre las abundancias de anfibios y la profundidad de hojarasca, número de troncos caídos y cobertura doselar; ya que éstos promueven microclimas más húmedos y térmicamente estables, que favorecen a los anfibios al ofrecerles refugio e hidratación (Houlahan y

Findlay, 2003; de Maynadier y Hunter, 1995; Pineda y Halfpeter, 2003; Earl y Semlitsch, 2015). Para las especies *Lithobates sylvaticus*, *Lithobates sphenoccephalus* y *Anaxyrus americanus*; se demostró que: la alteración del microclima de bosque (incremento de temperatura y reducción de humedad) originado por la tala de bosque tenía como consecuencia una reducción en la tasa de crecimiento y sobrevivencia de juveniles de las tres especies, debido principalmente a muerte por desecación y al crear una barrera de dispersión; no obstante los sapos adultos podían adaptarse a estas condiciones y eran más abundantes en los sitios descubiertos, debido a que podían mantener de forma más eficiente su balance hídrico (Earl y Semlitsch, 2015).

Otro aspecto que puede diferenciar la respuesta de los organismos a las modificaciones del hábitat es la etapa de desarrollo en que se encuentran (Cushman, 2006). En general, se considera que las epatabas juveniles de los anfibios son aquellas que presentan las mayores tasas de vagilidad (Cushman 2006), mientras que, los adultos a menudo presentan una alta filopatría (Vasconcelos y Calhoun, 2004). Por ejemplo, al evaluar las condiciones microclimáticas en manchones de bosque talado, se concluyó que las ranas *Lithobates sylvaticus* juveniles al momento de seleccionar su hábitat no eran capaces de colonizar áreas sin cobertura doselar, debido a que estas zonas presentan altas tasa de insolación-desecación, influyendo negativamente en la sobrevivencia de anfibios (Patrick *et al.*, 2006).

La comunidad vegetal herbácea, asociada a los bosques y cauces, es otra estructura primordial del bosque que desempeña roles fundamentales para los anfibios; la vegetación riberena ofrece oportunidades para la dispersión, refugio y sitios de hibernación; mientras que la vegetación acuática proporciona sitios de ovoposición y refugio para larvas y adultos (de Maynadier y Hunter, 1999). La modificación del uso de suelo en los bosques, además de la pérdida de árboles, también origina la modificación de la estructura de comunidades de herbáceas (Carlson y Groot, 1997). Lo anterior puede alterar algunos aspectos en la dinámica de las poblaciones de anfibios, por ejemplo la introducción de plantas invasoras como *Fallopia japonica*, que en el sur de los Estados Unidos trajo como consecuencia la modificación de la estructura de hábitat para la rana *Lithobates clamitans* reduciendo el número de presas disponibles (artrópodos) afectando negativamente la masa (medida en deyecciones) de individuos en sitios invadidos (Maerz *et al.*, 2005). En otro estudio se determinó que sitios antropizados en donde se promovió la simplificación de la comunidad herbácea, se incrementó como consecuencia el sombreado de estanques, lo que redujo la producción de perifiton y disminuyó la sobrevivencia de renacuajos de las ranas *Lithobates sphenoccephalus* y *Lithobates sevosus* (Thurgate y Pechmann, 2007).

II.B.2. Relación de la agricultura con los anfibios.

Las prácticas agrícolas intensivas son actividades altamente modificadoras de la dinámica ecosistémica que desgastan en buena medida la productividad natural de los suelos y al mismo tiempo ejercen presiones adicionales sobre la fauna, ya sea por modificación de la cobertura vegetal, contaminación química (suelos y agua) o fragmentando el paisaje (Dale y Polasky, 2007). Por su parte los anfibios se ven seriamente amenazados debido a diversos factores como su piel semipermeable, la cual es capaz de incorporar directamente a su metabolismo pesticidas (Berrill *et al.* 1994; Knutson *et*

al., 1999; Boone, 2005) y compuestos nitrogenados procedentes de fertilizantes (Feder y Burggren, 1992; Knutson *et al.* 1999; Hamer *et al.* 2004). A lo anterior debe aunarse que la época de aplicación de agroquímicos coincide con su época reproductiva (Piha *et al.*, 2007) y que los hábitats acuáticos son el destino de la mayoría de los contaminantes químicos ya sea por lixiviación o escorrentía (Knutson *et al.*, 1999; Piha, 2006).

En un estudio se descubrió un efecto negativo severo de la acción de diversos pesticidas sobre la viabilidad de huevecillos, y sobrevivencia de embriones y renacuajos de tres especies de ranas (*Lithobates clamitans*, *Lithobates pipiens* y *Lithobates catesbeianus*); donde las bajas concentraciones (0.02-0.3 ppm de triclopyr) significaban reducciones de viabilidad e incrementos en muertes embrionarias, pero las altas concentraciones (1.2 ppm de triclopyr y 2.0 ppm de fenitrothion) implicaban siempre parálisis y muerte de todos los organismos expuestos (Berrill *et al.*, 1994). En otro estudio similar se compararon los efectos negativos de la presencia de un insecticida (carbaryl) sobre dos especies de renacuajos: de las ranas *Lithobates sphenoccephala* y los sapos *Anaxyrus woodhousii*; en este caso la exposición al compuesto afectó significativamente el desarrollo de las algas de las que se alimenta mayormente *L. sphenoccephala*, duplicando así la tasa de sobrevivencia del sapo y disminuyendo ligeramente la sobrevivencia y peso de las ranas; afectando de forma indirecta la composición de especies en el sitio (Boone, 2005).

Con los herbicidas ocurren efectos similares en detrimento de los anfibios, en un estudio se descubrió que distintos herbicidas en diferentes concentraciones, clasificados como inocuos para vida silvestre, al entrar en contacto con la piel de anfibios alcanzaban altas tasas de mortalidad (90%) en renacuajos de *Hyla versicolor*, *Anaxyrus americanus* y *Lithobates pipiens* y llegando al 86% en adultos; en ese mismo sentido parecían no afectar a otros organismos en las charcas como algas, zooplancton y artrópodos acuáticos, por lo que el efecto de cada herbicida sobre la charca dependerá de la composición de especies y de las relaciones depredador-competidor entre ellas (Relyea *et al.*, 2005).

Los fertilizantes, al igual que herbicidas e insecticidas, poseen compuestos solubles y lixiviables que fácilmente se incorporan a los flujos hídricos naturales (Bishop *et al.*, 1999; Hamer *et al.*, 2004). Se ha encontrado que las poblaciones de *Bufo* en Gran Bretaña tienen diferentes respuestas a diversas concentraciones de nitritos derivados del nitrato de amonio al solubilizarse, concluyendo que una reducida concentración del compuesto tiene efectos positivos sobre los renacuajos (por mayores tasas de crecimiento y sobrevivencia por el incremento de la biomasa de las algas), pero, conforme la dosis se incrementaba comenzaban a mostrarse patrones anormales de nado y deformidades, llegando a una reducción significativa en la sobrevivencia (Xu y Oldhan, 1997). En un estudio similar se demostró que las altas concentraciones de nitrato de calcio, fosfato de calcio y nitrato de amonio; reducían significativamente la sobrevivencia de metamórficos de *Litoria aurea* pero no tuvieron efectos sobre *Crinia signifera* y *Litoria peronii*, lo que en condiciones de campo se traduce en que la resistencia de ciertas especies a la contaminación de los cuerpos de agua puede favorecer la simplificación de comunidades de anfibios (Boyer y Grue, 1995).

No solo el uso de pesticidas y herbicidas afecta la dinámica poblacional de los anfibios, el mismo efecto restrictivo del cambio de uso de suelo representa una barrera de dispersión de las poblaciones al romper la continuidad del bosque y reducir la idoneidad ambiental (Bishop *et al.*, 1999; Piha, 2006; Piha *et al.*, 2007). Aquellos terrenos en los que la vegetación nativa fue removida para

establecer un cultivo desencadenan una serie de modificaciones a nivel de micro hábitats (que puede llegar hasta niveles de paisaje), ya que disminuyen la capacidad de los anfibios de persistir en condiciones climáticas variables (mayor insolación y aumento en rangos de temperaturas mínimas y máximas); ya que con frecuencia los organismos que persisten, ya sea en inmediaciones o dentro áreas de cultivo, deben invertir mayor energía para enfrentar el ambiente desfavorable; y generalmente, cuando un nuevo factor negativo se incorpora al sistema ya no es posible alojar poblaciones viables de anfibios (Piha, 2006). En un estudio realizado en campos agrícolas de Suecia, se descubrió que tanto *Rana temporaria* como *Rana arvalis* fueron extirpadas localmente de pozas rodeadas de terrenos agrícolas debido al ambiente modificado; ya que al repoblar artificialmente las pozas vacías, las ranas podían reproducirse a pesar de las altas concentraciones de nitratos y pesticidas, lo que descartaría que en primer lugar desaparecieron por toxicidad de los sitios, siendo más bien que el cambio de uso del suelo representaba una barrera infranqueable para la recolonización de los cuerpos de agua (Loman y Lardner, 2006).

II.B.3. Relación de la ganadería con los anfibios

El proceso de conversión de bosques en áreas de pastoreo tiene una larga historia y en las últimas décadas ha aumentado significativamente en los paisajes tropicales húmedos de nuestro país (Lira-Noriega *et al.*, 2007). Las condiciones adversas generadas por las áreas de pastoreo (parches con mayor insolación y mayores tasas de evapotranspiración) restringen a los anfibios a sitios con alta humedad cada vez más reducidos en extensión (Cushman, 2006), en general es posible afirmar que conforme la intensidad de pastoreo aumenta se disminuye la diversidad de anfibios (Jansen y Healey, 2003; Badillo-Saldaña *et al.*, 2016).

La creación de áreas de pastoreo está directamente relacionada con la alteración de la dinámica hidráulica de microcuencas, ya que la modificación de la cobertura vegetal natural, compactación de suelos por pisoteo de animales, establecimiento de senderos y remoción de vegetación en torno a las pozas o arroyos, propician que la cantidad de agua infiltrada se incremente, la evaporación aumente y los sitios para reproducción-ovoposición para anfibios disminuyan significativamente (Jansen y Healey, 2003; Pineda y Halfiter, 2003). Lo anterior modifica la composición de especies en dependencia de la resistencia de éstas a condiciones adversas. Por ejemplo, (Cáceres-Andrade y Urbina-Cardona, 2009) se descubrió que en algunos sitios dominados por potreros, el sapo *Rhinella marina*, que se adapta rápidamente a cambios en humedad e insolación de suelos, incrementa sus números; pero, ranas como *Allobates marchesianus* reducían negativamente sus abundancias en sitios modificados por la ganadería, debido a su dependencia a microclimas de bosque (humedad de hojarasca y sombreado doselar).

Un factor que define los efectos del pastoreo sobre los anfibios es la intensidad de este (número de animales por unidad de superficie), la cual afecta negativamente la diversidad y abundancia de especies (Badillo-Saldaña *et al.*, 2016). Entre más animales acceden a un humedal para beber o refrescarse, éstos disminuyen el volumen de agua disponible, remueven vegetación riberena y modifican la composición de algas en el agua al introducir al sistema hídrico abundantes nitratos por medio de su orina y heces, reduciendo la idoneidad del ambiente para anfibios y aves acuáticas

(Mensing *et al.* 1998). Existe una relación negativa entre la diversidad de anfibios y la extensión-intensidad de áreas de pastoreo en bosques tropicales; ya que sitios de bosque medianamente antropizados (inmersos en parches de bosque) albergaban ensamblajes poblacionales de anfibios con mayores índices de diversidad en comparación con otros muy extensos o en los que el bosque había desaparecido en gran medida (Badillo-Saldaña *et al.* 2016).

Otro factor a considerar son los efectos a largo plazo ocasionados por la presencia de animales en áreas de pastoreo, ya que la compactación constante del suelo también limita el desarrollo y recolonización de plantas autóctonas necesarias para el refugio (Healey, 1998) y búsqueda de alimento para anfibios (Hadden y Westbrooke, 1996). Además, un suelo demasiado compactado, sin cobertura herbácea o de hojarasca retiene poca humedad y alberga microclimas inhóspitos para anfibios (Badillo-Saldaña *et al.*, 2016). Por último la presencia de bovinos u ovino-caprinos inhibe el comportamiento natural de los anfibios al interrumpir sus vocalizaciones, alimentación o desplazamiento, por el estímulo de su acercamiento o bien al destruir sus refugios al caminar sobre ellos o consumir las plantas que les sirven como percha o refugio diurno (Robertson, 1997).

II.B.4. Relación de las estructuras antropogénicas con los anfibios

Se considera como una estructura antropogénica a toda aquella construcción permanente con un propósito específico para beneficio del ser humano, llámese: vivienda, carretera o estructuras de servicios básicos (Hovick *et al.*, 2014). Como se ha visto en apartados anteriores, las modificaciones en el uso de suelo por prácticas agrosilvopastoriles impactan de formas diversas la composición y abundancia de distintas especies de anfibios, y para el caso de las estructuras antropogénicas también se tienen una serie de respuestas diferenciadas en dependencia de cada especie (Carr y Farrig, 2001) y de las características de cada estructura por sí misma (Knutson *et al.*, 1999).

La modificación de uso del suelo originada por el establecimiento y/o crecimiento de asentamientos humanos está directamente relacionada con la reducción del volumen de micro algas en cuerpos de agua asociados al área urbana (Paul y Meyer, 2001). Debido principalmente a la reducción en la calidad del agua por adición de compuestos químicos, fertilizantes y/o detergentes; que disminuyen o alteran las comunidades de algas en detrimento de renacuajos (Paul y Meyer, 2001). Las edificaciones humanas aumentan en algunos casos el sombreado, lo que disminuye considerablemente las tasas reproductivas de algas nativas y reduce temperaturas en el agua (Werner *et al.*, 2007); por ello, el excesivo sombreado artificial, en humedales, promueve el desplazamiento de poblaciones completas de anfibios especialistas hacia áreas con mejores condiciones para su sobrevivencia (Hamer y McDonnell, 2008).

Se sabe que los anfibios nativos responden intensamente de forma negativa a las perturbaciones físicas originadas por el ser humano (Rodríguez-Prieto y Fernández-Juricic, 2005); como la luz artificial que inhibe su comportamiento coral (Baker y Richardson, 2006; Sun y Narins, 2005) y la contaminación acústica que puede modificar el comportamiento reproductivo, reduciendo las tasas de reclutamiento. (Sun y Narins, 2005; Bee y Swanson, 2007). En un trabajo de investigación

se demostró que los machos de la rana *Lithobates clamitans* producían menos vocalizaciones y se movían con más frecuencia cuando se les exponía a luz artificial en comparación con las condiciones de luz natural (Baker y Richardson, 2006).

Otro aspecto a considerar, es que los arroyos urbanos y los humedales artificiales son frecuentemente visitados por las personas; lo que inhibe considerablemente el comportamiento natural de los anfibios (Cushman, 2006). Por ejemplo, en una investigación se evaluaron los efectos de las actividades recreativas sobre la *Rana iberica* en las montañas de Guadarrama, España. Al simular diferentes niveles de visitación humana en los arroyos, determinaron una disminución de entre el 80 y el 100% en el uso de bancos de arena ribereños, al aumentar 5 y 12 veces (respectivamente) la presencia humana (Rodríguez-Prieto y Fernández-Juricic, 2005). Además, los anfibios también pueden ser recolectados por las personas como alimento, cebo de pesca o como mascotas, lo que puede reducir significativamente el tamaño de sus poblaciones en vida libre (Jensen y Camp, 2003).

II.B.5. Relación de las carreteras con los anfibios

Una de las estructuras que mayormente afecta la fauna silvestre debido a su extensión y frecuencia (intensidad de tráfico de vehículos), son las carreteras asfaltadas (Carr y Farrig, 2001; Hovick *et al.*, 2014); las cuales tienen severos efectos negativos sobre poblaciones de anfibios (Farrig y Grez 1996; Carr y Farrig, 2001; Jochimsen *et al.*, 2004). En primer lugar, desde la construcción de una obra de este tipo se presentan los efectos de fragmentación severa (interrupción de la continuidad del hábitat terrestre y lótico) y drásticas modificaciones en los procesos ecosistémicos (recarga de acuíferos, descomposición de materia orgánica) que pueden afectar a más de cien metros del área de construcción (Jochimsen *et al.*, 2004).

Los factores que determinan el efecto que una carretera tendrá sobre las poblaciones de anfibios son: la velocidad de tránsito, (Carr y Farrig, 2001), superficie total (Laurance *et al.*, 2009) y momento de los movimientos de cruce de los organismos (Smith y Dodd, 2003). Por ejemplo, en un estudio realizado en Ottawa, Canadá; se determinó que las poblaciones de dos anuros *Lithobates pipiens* y *Lithobates clamitans* se ven afectadas de forma distinta dependiendo de la vagilidad de cada especie; en este caso *Lithobates pipiens* al ser mucho más móvil resultó severamente afectada por el tráfico vehicular, reduciendo significativamente sus poblaciones en el área de estudio; mientras que *Lithobates clamitans* se vio afectada en menor medida al ser menos móvil (Carr y Farrig, 2001). Otro trabajo determinó que los picos de mortalidad vial en anfibios están directamente relacionados con otros factores como: la estacionalidad, por mayores las tasas de movimiento en temporadas reproductivas; y la etapa desarrollo, siendo los juveniles más susceptibles de ser arrollados por su elevada movilidad en comparación con los adultos (Smith y Dodd, 2003).

Por otra parte, las características de la misma carretera también influyen directamente sobre la sobrevivencia de los anfibios; en un estudio realizado en Ontario, Canadá, se determinó que el incremento en la densidad de tráfico carretero tenía un efecto directo sobre la disminución de la densidad poblacional y la diversidad de 5 especies de anuros; siendo incluso un efecto más fuerte que

la relación positiva entre la cobertura de bosque y la diversidad de esas mismas especies. Se concluyó que la presencia de carreteras modifica de forma negativa las comunidades de anfibios sin importar que la carretera se encuentre inmersa en una matriz de bosque y que el efecto negativo se acrecienta en gran medida cuando los caminos transitados se ubican muy cerca de las áreas de reproducción (Eigenbrod *et al.*, 2008). En otro estudio se determinó que el riesgo de mortalidad para anfibios se correlaciona positivamente con un aumento en la intensidad del tráfico, alcanzando hasta un 10% de mortalidad del total de la población estimada, siendo el efecto más grave en salamandras que en otros anfibios (Hels y Buchwald, 2001).

Por último, la sensibilidad de los anfibios debido a su piel semipermeable los hace especialmente vulnerables a algunos tipos de contaminación asociadas a carreteras (Blaustein *et al.* 1994). Los caminos asfaltados con frecuencia son depósito de múltiples desechos, como: fósforo, fertilizantes, pesticidas, herbicidas, sólidos suspendidos e hidrocarburos; dichas sustancias al ser asimiladas rápidamente (incluso al contacto) por los anfibios desencadenan efectos negativos que van desde la subfertilidad hasta la muerte (Paul y Meyer, 2001). Por otra parte, los metales pesados son de absorción más lenta pero su permanencia es más duradera. La exposición a estos compuestos podría alterar la reproducción y tener efectos letales a largo plazo tanto para los anfibios como para sus depredadores (Lodé, 2000). Otro factor digno de mención es que muchos anuros, en especial sapos, concurren por las noches en los caminos asfaltados debido a sus temperaturas más altas en comparación con los sustratos naturales como una estrategia de termorregulación y búsqueda de alimento, lo que impacta negativamente sus poblaciones por aplastamiento vehicular (Carrier y Beebe, 2003; Sherwood *et al.*, 2003).

II.B.6. Relación del cambio de uso de suelo con la disponibilidad y calidad del hábitat

Como pudo apreciarse en los apartados previos, el cambio en el uso de suelo con fines agrícolas, ganaderos, silvícolas y/o urbanos, presenta múltiples respuestas por parte de los anfibios. La modificación del uso de suelo natural, con cualquier propósito y extensión, siempre origina una serie de modificaciones del hábitat en detrimento de la biodiversidad que no pueden apreciarse de forma local (Adams, 1999; Pope *et al.*, 2000; Vos y Chardon, 1998). Se teoriza que múltiples descensos en poblaciones nativas de organismos se deben a la sinergia de efectos de modificación del hábitat a nivel local con afectaciones a nivel de paisaje; pudiendo ambos niveles estar o no relacionados entre sí (Cayuela *et al.*, 2006). Por ejemplo la eutrofización de cuerpos de agua distantes a las zonas de cultivo o la reducción del cauce de un arroyo debido a la deforestación de sistemas montañosos en elevaciones superiores (Pardini *et al.*, 2009).

II.B.6.1. Pérdida, fragmentación y aislamiento de hábitats

Muchas poblaciones de anfibios son naturalmente segmentadas a través del paisaje en escalas locales, que pueden incluir redes más grandes de metapoblaciones llegando hasta escalas regionales (Marsh y Trenham, 2001; Schadt *et al.*, 2002; Smith y Green, 2005). Por ello muchas especies dependen de la vinculación de hábitats complementarios a múltiples escalas espaciales, para poder satisfacer sus complejos requisitos de ciclo de vida (Pope *et al.*, 2000; Trenham y Shaffer, 2005). La fragmentación de hábitats reduce la interconectividad de estas redes de poblaciones; debido a la presencia de carreteras, infraestructura urbana, áreas de pastoreo y cultivos (Vos y Chardon, 1998).

Aunque un anfibio solo ocupa una pequeña área para sus actividades cotidianas, tal vez requiera de una gran superficie para otras etapas clave como la reproducción o la estivación; y al no poder acceder a ellas debido a la fragmentación del ambiente, su extirpación es casi inminente (Ficetola y DeBernardi, 2004). Sin importar sus capacidades de dispersión, los anfibios enfrentan una gran amenaza por la fragmentación de hábitats; ya que aquellos con grandes capacidades móviles sufren una elevada mortalidad por dispersión, lo cual parece suficiente para conducir a extinciones locales (Skelly *et al.*, 1999). Por su parte, las especies con limitadas capacidades de dispersión están igualmente amenazadas por pérdida de variabilidad genética (Ficetola y DeBernardi, 2004).

La importancia de la pérdida de hábitat y la fragmentación en el declive de las poblaciones de anfibios se ha analizado en diversas locaciones del mundo como: Canadá (Carr y Farrig, 2001), Alemania (Sinsch, 1992), Nueva Inglaterra (Gibbs, 1998), Vietnam (Hoang, *et al.* 2011), Colombia y Brasil (Laurance, *et al.* 2002); donde se coincide en una tendencia de creciente gravedad del impacto humano en la riqueza de las especies de anfibios; por la disminución de la complejidad estructural de los hábitats, derivada de la pérdida de superficies de ecosistemas cada vez más grandes (Houlahan y Findlay, 2003; Cushman, 2006).

A manera de ejemplo, en una investigación en Santa Cruz, California; se determinó que las rutas migratorias que la *Rana aurora* sigue para su migración anual a sus sitios de reproducción (casi 3 km sobre terreno cambiante), son principalmente en línea recta, concluyendo que de no ser por la conservación de áreas boscosas en una superficie extensa, muy probablemente la especie no podría persistir y sería extirpada, como ha sucedido en otras áreas donde estaba presente pero sufrieron fragmentación del hábitat (Bulger *et al.*, 2003).

II.B.6.2. Sucesión artificial de especies de anfibios

La sucesión de especies es un fenómeno que se da de forma natural en los ecosistemas, donde los organismos al adaptarse o no hacerlo a condiciones cambiantes de hábitat, modelan la diversidad de áreas específicas (Hernández-Ordoñez *et al.*, 2005). Aunque no ocurre con todas las especies en el medio natural; algunas, por sus características biológicas son capaces de adaptarse, e incluso prosperar, en paisajes antropizados (Carrier y Beebee, 2003), a esto se le conoce como sucesión

artificial. En el caso de anfibios existe evidencia de que algunas especies se benefician de la construcción de estanques y humedales, ya que éstos pueden reemplazar la función de estanques naturales destruidos durante procesos de construcción (Hamer y McDonnell, 2008). Por ejemplo, la *Rana temporaria* en Gran Bretaña persiste en las áreas urbanas y suburbanas incluso más que en las áreas rurales, lo cual es probablemente debido a la abundancia de estanques de jardín que la especie puede usar (Carrier y Beebee, 2003).

Aunque lo anterior pudiera parecer benéfico para algunas especies, lo cierto es que los cuerpos de agua, humedales y arroyos en áreas urbanas a menudo son limitados en su idoneidad para especies de anfibios con requerimientos de hábitat más específicos (Knutson *et al.*, 1999). Muchas veces están poblados con especies exóticas; tienen regímenes hidrológicos inapropiados y pueden recibir escorrentía contaminada con fertilizantes, aceites, combustibles y/o metales pesados (Rubbo y Kiesecker, 2005). También debe considerarse que estos hábitats pueden resultar contraproducentes para las poblaciones viables, convirtiéndose potencialmente en sumideros de organismos, que agotan metapoblaciones a pequeña y gran escala (McKinney, 2002; Battin, 2004).

Por otra parte, la sucesión artificial de especies propicia el establecimiento y proliferación de especies exóticas de anfibios que pueden fungir como competidores o depredadores de especies autóctonas (Goldburg y Triplett 1997). En un estudio se analizó como la rana introducida *Lithobates catesbeianus*, que ejerce una presión negativa sobre las poblaciones de una rana autóctona *Rana aurora*, puede prosperar en ese ambiente debido en gran medida a los efectos de deforestación que permitieron que el régimen hídrico disminuyera drásticamente favoreciendo a *L. catesbeianus* cuyo ciclo de vida es más acelerado y posee mayores tasas reproductivas (Adams, 1999).

La sucesión artificial en anfibios generalmente está encaminada a la simplificación de comunidades de anfibios (Goldburg y Triplett 1997; McKinney, 2006), es decir reduce la diversidad de especies (múltiples especies con relaciones inter e intraespecíficas adaptadas a condiciones específicas del medio) aumentando la dominancia de pocas especies (Goldburg y Triplett 1997; Berrill *et al.*, 1994; Verschuyt *et al.*, 2011; Earl y Semlitsch, 2015).

II.B.6.3. La eutrofización sobre los anfibios

Una de las formas más profundas de cambio ecológico en los sistemas acuáticos a nivel mundial es la eutrofización (Reid *et al.*, 2005), esta puede definirse como la adición de compuestos inorgánicos (nitrógeno y fósforo principalmente), asociados con la agricultura, la ganadería, la erosión y los desechos cloacales, que generan una sobrecarga de nutrientes en los ambientes acuáticos (Reid *et al.*, 2005). Teniendo en cuenta los aumentos previstos en la producción agrícola mundial (aplicación de fertilizantes), y la constante adición de nitratos por la ganadería, la eutrofización se convertirá en un problema cada vez más grave en el próximo siglo (Bennett *et al.*, 2001).

La eutrofización tiene diversos efectos sobre los organismos asociados a ambientes lóticos y lénticos (Johnson y Carpenter, 2009), y aunque pareciera que la sobrecarga de nutrientes podría ser

favorable para los ecosistemas, múltiples estudios han demostrado que generan un desequilibrio importante de las dinámicas naturales acuáticas (Reid, *et al.*, 2005). En un trabajo de investigación se descubrió que dicho fenómeno favoreció el parasitismo en renacuajos, ya que el caracol que sirve de hospedero al trematodo *Ribeiroia ondatrae*, incrementó sus abundancias y tasas reproductivas debido al incremento volumétrico de las algas que le sirven de alimento; la infección por el parásito promueve efectos negativos que van desde pérdida de condición corporal, ausencia de extremidades, extremidades adicionales, hasta la muerte del individuo ya sea directa o por reducción de su aptitud competitiva (Johnson *et al.*, 2007).

Otro ejemplo de un efecto negativo causado por este proceso, es la disminución de oxígeno disuelto en el agua, a causa de plantas acuáticas flotantes que incrementan su número por los nutrientes adicionados (Boyer y Grue, 1995); esta reducción resulta especialmente grave para los renacuajos que presenten metahemoglobinemia (padecimiento de los glóbulos rojos que disminuye su eficiencia de transporte de oxígeno, ocasionada por la abundancia de nitratos en el agua). El problema principal con la eutrofización es que no tiene límites geográficos de afectación; es decir, que un ecosistema puede verse afectado aunque en su sistema de cuenca no se apliquen fertilizantes; esto debido a que los elementos como el N y el P pueden fácilmente incorporarse al ciclo del agua y llegar por medio de la lluvia a sitios altos y distantes con respecto a su origen (Reid *et al.*, 2005). Un ejemplo de ello, son las poblaciones de *Lithobates aurea* en Nueva Gales del Sur, en donde a pesar de no tener grandes extensiones agrícolas los nitratos se acumulan en las cuencas bajas y han propiciado la desaparición de *L. aurea* de las Mesetas Central y Meridional (White y Pyke, 1999).

III. HIPÓTESIS

La abundancia y distribución de cuatro especies de anuros, con ciclo de vida bifásico y reproducción riparia, se ven afectadas negativamente por la disminución en la calidad del hábitat en el bosque mesófilo de montaña en dependencia de los grados de perturbación del hábitat.

IV. OBJETIVOS

Objetivo General:

Determinar cómo las poblaciones de anfibios se ven afectadas por la perturbación de hábitats en el bosque mesófilo de montaña; por medio de la cuantificación de la distribución y abundancia de 4 especies de anuros, en arroyos con diferente grado de perturbación del hábitat. Y que características del hábitat favorecen la presencia de cada especie de estudio.

Determinar como la perturbación de hábitats en el bosque mesófilo de montaña afecta a los individuos de cuatro especies de anuros nativos

Objetivos Específicos:

- Definir como las actividades humanas influyen en las características de los arroyos y la vegetación aledaña a los mismos modificando el hábitat disponible para hilidos en sitios con distinto grado de perturbación
- Evaluar las respuestas individuales que los organismos pueden presentar ante la perturbación diferencial de hábitat en bosques mesófilos de montaña
- Definir las características del hábitat que influyen en la presencia de las especies de estudio según los grados de perturbación en los arroyos.

V. METODOLOGÍA

V.A. Área de estudio

El área de estudio comprendió una zona de bosque mesófilo de montaña dentro de la adscripción geográfica de la Agencia de La Esperanza, municipio de Santiago Comaltepec, ubicado en la región de la Sierra Norte, distrito de Ixtlán de Juárez, estado de Oaxaca. La localidad de La Esperanza se encuentra localizada en las coordenadas: N 17° 37' 39.72" y W 96° 22' 6.28", a una altura de 1600 msnm, sobre el km 72 de la carretera federal 175 Oaxaca-Tuxtepec. Presenta una temperatura media anual de 9.03°C, y una precipitación de 3790 mm anuales. La temporada de lluvias va de junio a octubre, con 201 días de lluvia y 224 días de neblina en promedio al año, sin embargo, presenta lluvias ocasionales todo el año.

En la zona de Bosque Mesófilo al interior de La Esperanza se distribuyen numerosos arroyos, tanto permanentes como estacionales, la mayoría de los cuales proceden de nacimientos de agua algunas veces a menos de 50 m de la carretera federal. Dentro de los arroyos permanentes es posible encontrar diversos niveles de alteración antropogénica del hábitat, principalmente por cambio de uso de suelo a uso habitacional, ganadero y/o agrícola; así como, trazado de caminos de terracería y veredas para tránsito humano; extracción de productos maderables y no maderables para autoconsumo como flores, orquídeas, especias, agua para consumo humano; y la propia carretera federal de dos carriles.

Desde 1989 por acuerdo de los pobladores de la agencia se destinó un área extensa (se estiman alrededor de 4,000 has) de bosque mesófilo de montaña (Hernández, F. H. y Hernández, V. L., comunicación personal, 21 de octubre de 2017; ambos, guías comunitarios en La Esperanza, Comaltepec) como Área Comunitaria de Conservación Informal (ACCI), el término "Informal" se le atribuye debido a que no está registrada ante la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) (Van-Vleet *et al.*, 2016). Dicha área se localiza al sur de la población y está delimitada por la carretera federal desde el km 78 al 93 llegando hasta el río Bobo. En dicha área está estrictamente

prohibida la cacería, tala, agricultura, ganadería y construcción de viviendas; no obstante es posible para los habitantes de la agencia obtener plantas y flores para el decorado de la iglesia y fiestas patronales. En este mismo sentido, los pobladores establecieron un sendero ecoturístico de 4 km de largo y cabañas para hospedaje de turistas que administra la autoridad comunal en turno (Hernández, F. H. y Hernández, V. L., comunicación personal, 21 de octubre de 2017). Dentro del ACCI se ubicaron 5 de los 8 sitios de muestreo: 2 sitios conservados, 2 intermedios y un perturbado.

V.B. Especies de estudio

El grupo de los anuros fue el objetivo primordial en los protocolos de muestreo y caracterización de la presente investigación; específicamente se tomaron registros para cuatro especies: *Charadrahyla nephila*, *Duellmanohyla ignicolor*, *Ptycohyla zophodes* y *Sarcohyala celata*; las cuales pertenecen a la familia *Hylidae* (ranas arborícolas). A continuación se detallan brevemente sus principales características:

V.B.1. *Charadrahyla nephila*



Figura 2. *Charadrahyla nephila*, especie de anuro del BMM en la comunidad de La Esperanza, amenazada por la perturbación de hábitat.

Autoría de la especie.- (Mendelson y Campbell, 1999).

Estado de conservación.- VU-B1ab-(iii). Amenazada-Vulnerable; extensión de ocurrencia menor a 20,000 km²; hábitat severamente fragmentado con no más de 10 ubicaciones y con declive de poblaciones por déficit del área y/o calidad del hábitat (IUCN, 2017).

Rango de distribución.- Habita en tres sistemas montañosos en el norte de Oaxaca (Sierra Juárez, Sierra Mazateca y la Sierra Mixe); una población dudosa se conoce para la región de los Tuxtlas en Veracruz; a alturas desde los 680 a los 2,256 msnm (Duellman, 1970).

Tendencia de las poblaciones.- Decreciente.

Habita en la vegetación riverense, siempre muy cerca del curso de arroyos medianos; donde se reproduce, ya que posee un ciclo de vida bifásico (Santos-Barrera y Canseco-Márquez, 2004a). Las amenazas actuales a las que se enfrenta la especie son: pérdida de hábitat y, la posible incidencia de quitridiomycosis por el hallazgo de renacuajos con partes bucales desqueratinizadas en el sur de México (Santos-Barrera y Canseco-Márquez, 2004a).

V.B.2. *Duellmanohyla ignicolor*



Figura 3. *Duellmanohyla ignicolor*, especie de anuro del BMM en la comunidad de La Esperanza, amenazada por la perturbación de hábitat.

Autoría de la especie.- (Duellman, 1961).

Estado de conservación.- EN-B1ab-(iii) + 2ab-(iii). Amenazada-En Riesgo; extensión de ocurrencia menor a 5,000 km²; hábitat severamente fragmentado con no más de cinco ubicaciones con declive de poblaciones por déficit del área y/o calidad del hábitat. Además, área de ocupación menor a 500 km²; hábitat severamente fragmentado con no más de cinco ubicaciones con declive de poblaciones por déficit del área y/o calidad del hábitat (IUCN, 2017).

Rango de distribución.- Sierra Juárez en el norte de Oaxaca; a elevaciones de 680 a 1,850 msnm (Duellman 1970; Furbush *et al.*, 2017).

Tendencia de las poblaciones.- Decreciente.

Es un anfibio que requiere micro hábitats muy húmedos, siempre en cercanía de arroyos, mismos que necesita para su reproducción bifásica estricta (Santos, *et al.* 2004). La principal amenaza que enfrenta la especie es reducción en calidad y superficie de su hábitat; además, es posible que sus poblaciones estén afectadas por el hongo quítrido (Santos, *et al.* 2004).

V.B.3. *Ptycohyla zophodes*



Figura 4. *Ptycohyla zophodes*, especie de anuro del BMM en la comunidad de La Esperanza, amenazada por la perturbación de hábitat.

Autoría de la especie.- Campbell y Duellman, 2000.

Categoría de riesgo.- Se considera que existen datos insuficientes para clasificar su categoría de riesgo, y que es urgente actualizar los registros (IUCN, 2017).

Rango de distribución.- El BMM oaxaqueño a alturas de 400 a los 1500 msnm (Campbell y Duellman, 2000; Delia *et al.*, 2013). También en BMM en Veracruz a 1361 msnm (de la Torre-Loranca *et al.*, 2017). Y en bosque tropical subperennifolio en Puebla a 1332 msnm (García-Vázquez *et al.*, 2009).

Tendencia de las poblaciones.- Desconocida.

Esta especie se encuentra generalmente en la vegetación cercana a los arroyos y sus renacuajos se desarrollan en las pozas de los arroyos. Presenta un ciclo de vida bifásico estricto, por lo

que está asociada a las corrientes de agua (Santos, 2004). Las amenazas actuales a las que se enfrenta son las actividades agrícolas y la silvicultura, además, existen evidencias de la incidencia de quitridiomycosis (Santos, 2004).

V.B.4. *Sarcohyla celata*



Figura 5. *Sarcohyla celata*, especie de anuro del BMM en la comunidad de La Esperanza, amenazada por la perturbación de hábitat.

Autoría de la especie.- (Toal y Mendelson 1995).

Estado de conservación.- CR-B2ab-(iii, v), Amenazada-Peligro Crítico; área de ocupación menor a 100 km²; hábitat severamente fragmentado con declive de poblaciones por déficit del área y/o calidad del hábitat; pocos adultos encontrados (IUCN, 2017).

Rango de distribución.- Solo en la Sierra Juárez, al este de Oaxaca, a alturas de 2,640 a 2,890 msnm (Toal y Mendelson, 1995) y 2122 msnm (Caviedes-Solis *et al.*, 2015).

Tendencia de las poblaciones.- Muy decreciente y severamente fragmentada.

Esta especie se encuentra asociada estrictamente a arroyos de aguas cristalinas en el Bosque Mesófilo de Montaña, presenta un ciclo de vida bifásico (Santos-Barrera y Canseco-Márquez, 2004b). Se cree que los drásticos descensos en sus poblaciones se deben a la suma de presiones ambientales como la contaminación y desecación de cauces aptos para su reproducción, así como la presión ejercida por enfermedades emergentes como la quitridiomycosis (Santos-Barrera y Canseco-Márquez, 2004b).

V.C. Definición de periodos de muestreo

Se recabaron registros climatológicos (temperatura ambiente, precipitación, días con lluvia y días con niebla; periodo (1951-2015) de la estación climatológica de Humo chico, perteneciente a la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA, 2016). Los mayores registros de temperatura se dan en los primeros 5 meses del año, variando desde los 2 hasta los 17°C, posteriormente la temperatura se vuelve más estable (alrededor de los 8.5°C promedio) debido a la temporada de lluvias. Ésta última se presenta generalmente a partir del mes de mayo llegando hasta octubre, con una ligera canícula en el mes de agosto; siendo septiembre el mes más lluvioso y marzo el mes más seco. Con base en los datos mencionados, se decidió distribuir los muestreos en cuatro momentos del año (Véase [Figura 6](#) ~~Figura-6~~), de esta forma los muestreos de marzo y mayo representarían la temporada de secas (días con

lluvia/neblina 46.5/60.7, precipitación 392.9 mm y temperatura promedio de 10°C), por su parte julio y septiembre comprenden la temporada de lluvias (días con lluvia/neblina 141.3/147, precipitación 3195.7 mm y temperatura promedio de 8.5°C).

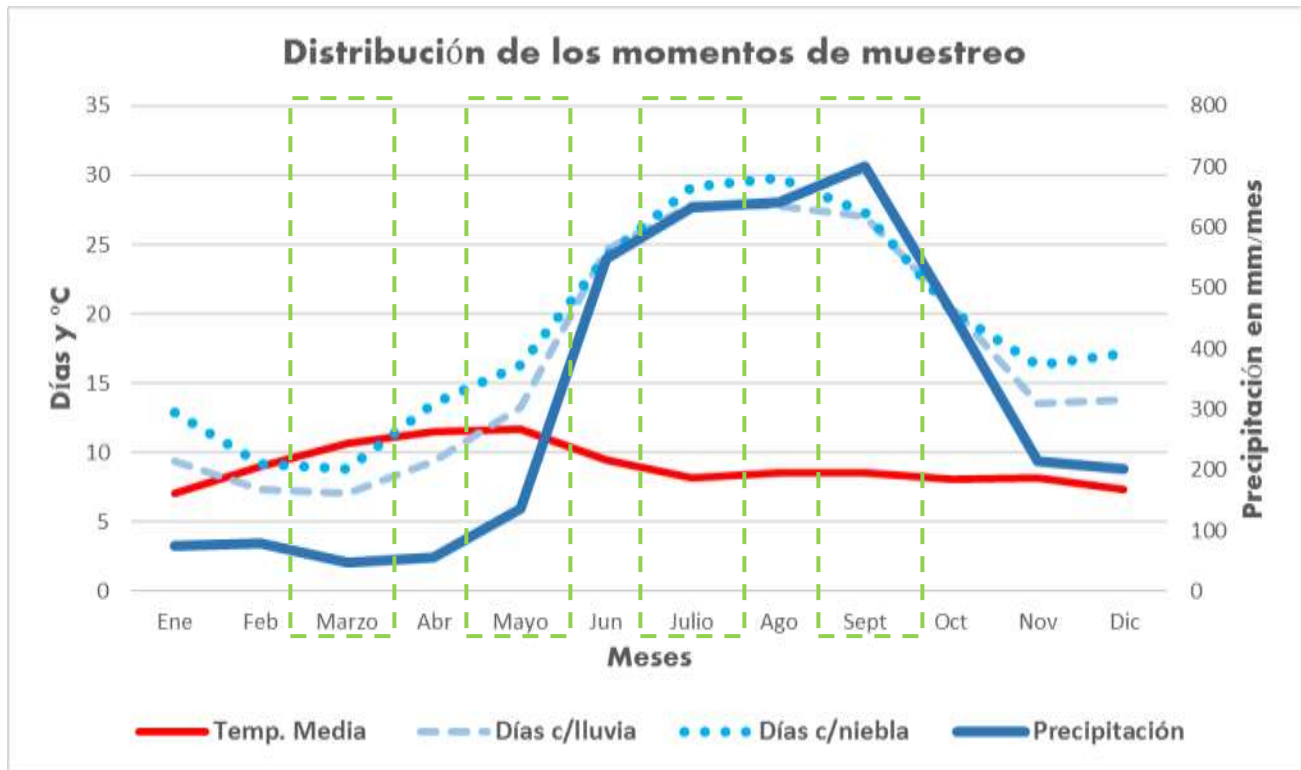


Figura 6. Distribución de los periodos de muestreo según los elementos meteorológicos reportados por CONAGUA (2016), los recuadros verdes intermitentes representan los meses de muestreo en marzo, mayo, julio y septiembre. Se considera que los cuatro muestreos incluyen las posibles variaciones ambientales a lo largo de un año distribuidas equitativamente entre las estaciones de secas y lluvias.

V.D. Muestreo en transectos

Para realizar los muestreos se utilizó como base la técnica por encuentros visuales (Heyer 1994), a través de recorridos estandarizados sobre transectos que a continuación se detallan brevemente.

V.D.1. Selección y características del transecto

Se buscaron arroyos asociados a bosque mesófilo de montaña (que actual o anteriormente hubieran estado inmersos en un área boscosa), sobre los que fuera posible realizar un recorrido

ininterrumpido sobre el cauce de al menos 50 metros lineales. En total se encontraron 8 arroyos con las condiciones necesarias para sustentar los objetivos del estudio. Dos de los cauces se determinaron como existentes en sitios *conservados*: ubicados a más de 800 metros lineales de cualquier estructura antropogénica (pero a más de 4 km a través de senderos de bosque), e inmersos en una matriz natural de bosque que desde hace 34 años ha sido considerada ADVC y con más de 25 años sin manejo humano (Hernández, F. H., comunicación personal, 29 de noviembre de 2016), tres como sitios intermedios: arroyos inmersos en áreas con vegetación natural pero alejados de 10 a 250 metros de cualquier estructura antropogénica y de fácil acceso humano al estar al borde de la carretera o de algún camino, y tres como sitios perturbado: arroyos en sitios manejados y transformados por actividades humanas como agricultura, ganadería o vivienda en los cuales los árboles colindantes al arroyo han sido eliminados y la composición vegetal simplificada; con uso y acceso humano constantes ([Figura 7](#)).

Sobre cada arroyo seleccionado se estableció un transecto de 50 m de longitud y 3 m de ancho a cada lado del cauce principal, cada transecto fue marcado en 6 puntos distintos que corresponden a los 0, 10, 20, 30, 40 y 50 m respectivamente; en cada uno de estos puntos se realizó un registro de coordenadas y alturas (con un GPS marca Garmin modelo GPSMAP64st) y un marcado físico con ayuda de cinta plástica de señalización (flagging) en colores brillantes.



Figura 7. Ejemplos de la estructura de la vegetación en arroyos perturbados; a la izquierda sitio P_1 (Cabaña) y a la derecha sitio P_2 (Potrero), en ambos casos se aprecia la marcada reducción de vegetación arbustivo-arbórea sobre el cauce de los arroyos. Al fondo se aprecian remanentes de bosque mesófilo, que podrían propiciar el reclutamiento de nuevos anuros en caso de que las condiciones ambientales en los arroyos perturbados no soportaran poblaciones estables.

Para poder visualizar la ubicación espacial de los distintos arroyos se utilizó el software ArcGIS™ 10.4. Se determinó su ubicación espacial dentro del área del mesófilo de la localidad de La Esperanza; las capas de vegetación, asentamientos humanos y precipitación, facilitaron el determinar si los sitios elegidos eran adecuados, representativos y permitirían alcanzar los objetivos planteados, ya que los transectos estaban distribuidos a través del área de bosque conservado e inmediaciones del área poblada, es decir representaban las condiciones posibles de alteración-conservación de hábitats de bosque locales.

V.D.2. Recorrido de los transectos

Los recorridos para recabar datos de los especímenes fueron exclusivamente nocturnos, en horarios que iban desde el ocaso (alrededor de las 19:00 horas) hasta la media noche. Cada transecto fue recorrido por dos personas en un tiempo aproximado de una hora (esfuerzo de muestreo de 2 horas hombre por transecto); y cada recorrido se realizó en una sola dirección, partiendo de un extremo del transecto, para evitar la recaptura de organismos. El orden de muestreo de los arroyos fue aleatorizado. En cada transecto se registraron la hora de inicio/término, fecha, porcentaje de humedad y temperatura, fase lunar e identificación del transecto (Véase Anexo 1).

Se realizaron 4 visitas de campo (véase [Figura 6](#)) a lo largo de 2017, en cada una se realizaron dos muestreos por transecto en horarios diferenciados. Es decir, cada uno de los 8 transectos fue muestreado en 8 ocasiones, lo que equivale a un esfuerzo total de muestreo de 128 horas hombre, divididas equitativamente en la temporadas de secas y lluvias.

V.D.3. Técnica de recolección de datos por transecto

Sobre cada transecto se consideró un área de búsqueda que comprendía 3 metros a cada lado del arroyo y 3 metros verticales por encima del nivel del cauce. En el área de búsqueda se escudriñaron minuciosamente todos los posibles refugios y perchas (haz y envés de las hojas, ramas, troncos, rocas, lecho del arroyo, etc.). La búsqueda de anuros fue primordialmente visual y auditiva; cada vez que un anfibio era localizado se tomaron datos de: especie, hora, coordenadas, altitud, actividad realizada, temperatura corporal, temperatura del sustrato (ambas temperaturas con un termómetro infrarrojo Marca *Fluke* modelo *62 Max*), tipo de sustrato ocupado (hoja, rama, tronco, etc.), altura de la percha (con respecto al piso), distancia al cauce (con cinta métrica convencional), grosor de percha (vernier milimétrico marca *Truper* modelo *Cal6mp*), % humedad ambiental (termo-higrómetro digital marca *OBI* modelo 292310), temperatura ambiente y tiempo climático (lluvia, neblina o despejado) y posteriormente se procedía a capturarlo para tomar datos individuales: longitud hocico-cloaca, peso de los individuos (con Pesolas® milimétricas modelos *Light-line* 10050 y 10020), sexo, edad en el menor tiempo posible y minimizando el impacto de la manipulación en todo momento. Cuando el organismo

encontrado no era una de las 4 especies de interés, solamente se registraba el encuentro y se tomaban aquellos datos que no implicaban la captura del individuo.

Se procuró alterar lo menos posible a los organismos y su hábitat; por lo que todos los anfibios fueron manipulados en el menor tiempo posible y liberados en el mismo sitio en que fueron encontrados. Así mismo, se evitó destruir o modificar cualquier microhábitat al buscar a los individuos y al liberar cada organismo se continuaba con el recorrido poniendo especial atención a no recapturar a cualquier individuo encontrado durante el mismo recorrido.

V.D.4. Registro de variables ambientales por sitio

El hábitat en los sitios de muestreo se evaluó en dos niveles, el primero a nivel del cauce y el segundo a nivel del bosque aledaño. Para el caso del cauce se realizaron dos muestreos, uno durante la temporada de secas y otro durante la temporada de lluvias; por otra parte, el muestreo del bosque se realizó una sola vez en la temporada de secas. Ambas técnicas se describen a continuación.

V.D.4.1. Caracterización de arroyos

Para definir las principales características de los cursos de agua se realizaron mediciones diurnas en cada uno de los arroyos. Las mediciones se hicieron cada 10 metros a lo largo de los 50 m del transecto; recabando los datos siguientes (véase anexo 2): coordenadas/altitud, profundidad y ancho del cauce, velocidad de la corriente (flujómetro digital *Flowatch JDC* modelo FL-03), fondo del cauce (% de roca, arena, hojarasca), cobertura de dosel (densiómetro convexo marca *Forestry Suppliers*), pendiente del cauce (inclinómetro analógico marca *Pittsburg*, modelo *Magneto*), altura del sustrato herbáceo ribereño, altura de sustrato arbóreo riveraño, proporción de sustratos disponibles en la rivera (% de roca, arena, musgo, tronco, etc.).

V.D.4.2. Caracterización de bosque

Con el propósito de definir las principales características del área boscosa aledaña a los cauces y para evaluar la condición de la vegetación entre los distintos arroyos; se realizaron mediciones diurnas basándose en el Método del Cuadrante Centrado, bajo el criterio del individuo más cercano (Cottam y Curtis, 1956). Sobre cada transecto en el cauce del arroyo se establecieron 3 transectos perpendiculares en los puntos de 5, 25 y 45 m. Sobre cada uno de estos transectos perpendiculares se establecieron cuadrantes a las distancias de 10, 30 y 50 metros ([Figura 8](#)[Figura 8](#)).

En cada uno de estos puntos (10, 30 y 50 m) se designaron cuatro cuadrantes de sub muestreo ([Figura 9](#)[Figura 9](#)), en los cuales se registró: diámetro a la altura del pecho (DAP) para el árbol chico (entre 10 y 31.4 cm de diámetro) más cercano y para el árbol grande (mayores a 31.4 cm de diámetro) más cercano, cobertura proporcional del suelo (hojarasca, herbáceas, suelo desnudo) sobre

cuadrantes de un metro cuadrado y profundidad de hojarasca en cm. En cada punto de origen se registraron también las coordenadas GPS, cobertura del dosel e inclinación perpendicular al transecto (véase anexo 3).

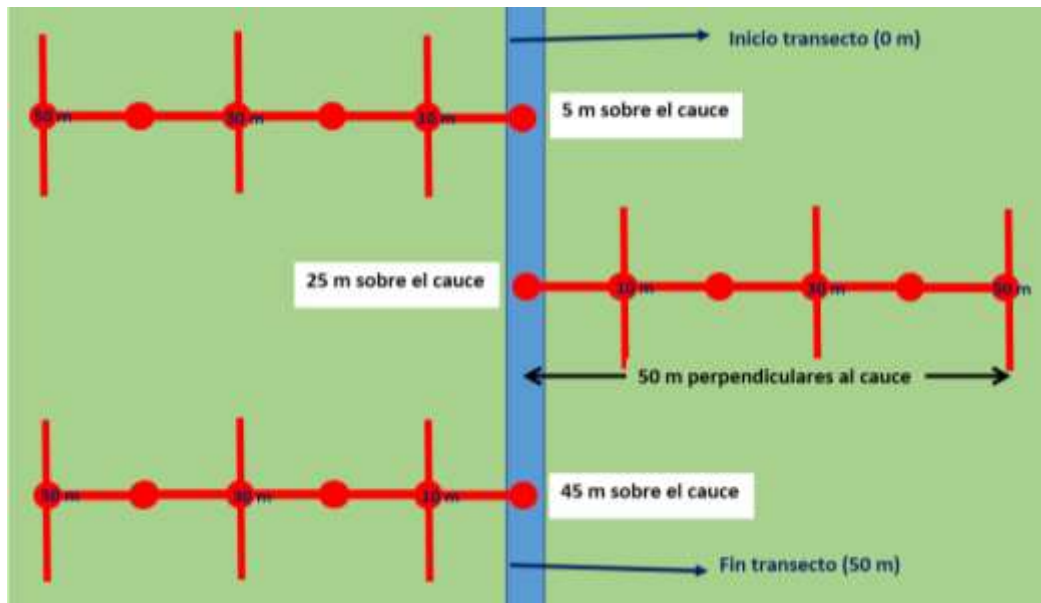


Figura 8. Diagrama idealizado de los transectos perpendiculares (líneas rojas) al arroyo (línea azul) para caracterización de bosque aledaño. Las distancias de 10, 30 y 50 metros de cada transecto perpendicular sirvieron como punto de origen de cuatro cuadrantes imaginarios sobre los que se realizarían todas las mediciones comprendidas en el Anexo 3.



Figura 9. Detalle de un transecto perpendicular (línea roja) al arroyo (marcado en azul), para ilustrar el punto de origen de toma de datos, los distintos cuadrantes y las distancias a los árboles más próximos,

grandes y chicos, representados por círculos cafés; para caracterización de bosque aledaño con base en el método de cuadrante centrado bajo el criterio de los árboles más cercanos.

V.E. Cálculo de índices y variables

V.E.1. Variables asociadas a los anuros

Los análisis más simples como matrices de correlación, gráficas de sedimentación y cálculo de índices de diversidad y dominancia, fueron realizados con Microsoft Excel 2013. Para estimar la diversidad en los distintos sitios de muestreo, se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (Shannon y Weaver, 1949), $H' = -\sum Pi * \ln Pi$. Así mismo se calculó el índice de dominancia de Simpson (1949), $D_{Si} = \frac{1}{\sum_{i=1}^S Pi^2}$, como una medida complementaria del primero. En ambos índices S es el número de especies presentes en cada sitio, N es el total de individuos encontrados por sitio y Pi es la abundancia proporcional de la *iésima* especie para cada sitio.

Para evaluar la condición corporal (CC) de los organismos se utilizaron los residuales obtenidos a partir de la regresión lineal entre longitud hocico-cloaca y el peso de cada organismo registrado, por medio del programa JMP versión 13.2.0 (Statistical Discovery™). Los residuales resultantes para cada individuo adquirieron valores que van del -1 a 1, donde los valores negativos indican pobres CC y los valores positivos mejores CC.

Se realizaron análisis de varianza para determinar las diferencias entre las variables biológicas contabilizadas de las especies de estudio (longitudes hocico-cloaca, pesos, condiciones corporales y temperaturas), según el grado de conservación de los hábitats.

V.E.2. Variables relacionadas con los arroyos

Para cada arroyo se registraron 5 valores de: pendiente, cobertura de dosel, % de materiales en el fondo del arroyo, % de materiales en la ribera, altura de herbáceas y arbustos en la ribera de los arroyos. Considerando los 10, 20, 30, 40 y 50 metros (véase [Anexo 3 Anexo-3](#)) sobre el cauce de los arroyos como puntos para toma de datos. Como se tomaron valores en dos momentos (temporada de secas y lluvias), los valores obtenidos se promediaron para obtener 5 valores anuales para cada variable. Los cinco valores de cada característica se usaron para alimentar los análisis de varianza para comparar los 8 sitios de muestreo dependiendo de las tres categorías de grados de conservación (perturbado, intermedio y conservado).

El cálculo de caudal se realizó en base a la fórmula propuesta por Singh (1993), la cual consiste en $Q = (pM * \omega) * v$; donde Q = caudal, pM = profundidad media del cauce, ω = ancho del cauce y v = velocidad de la corriente. Al igual que el punto anterior también se obtuvieron 5 valores para cada sitio.

V.E.3. Variables relacionadas con el bosque aledaño

Para cada arroyo se registraron 3 transectos que se adentraron, de forma perpendicular al arroyo, en el bosque (véase ~~Figura 8~~Figura-8). En cada transecto perpendicular se registraron 5 puntos de submuestreo (véase ~~Anexo 3~~Anexo-3) en los que se registraron datos de: cobertura de dosel, volumen de hojarasca, % de hojas en el suelo, % herbáceas, % rocas y % suelo desnudo. De los tres cuadrantes perpendiculares por cada arroyo se promediaron los puntos equivalentes; es decir, los 3 valores de los puntos 1, 2, 3, 4 y 5 en un arroyo se promediaron para obtener 5 valores ambientales relacionados con características del bosque asociadas a cada sitio de muestreo, al igual que como se hizo con las variables ambientales asociadas a los arroyos. Los cinco valores de cada característica se usaron para alimentar los análisis de varianza para comparar los 8 sitios de muestreo dependiendo de las tres categorías de grados de conservación (perturbado, intermedio y conservado).

La densidad de bosque y área basal se calcularon por medio del método propuesto por Cottam y Curtis (1956), de acuerdo a las siguientes formulas:

$$D = D_{bm} + D_{sb}$$

$$D_{bm} = *10,000; D_{sb} = *10,000$$

$$AB = AB_{bm} + AB_{st}$$

$$AB_{bm} = AM * D_{bm}; AB_{st} = Am * D_{sb}$$

Donde:

D = Densidad de árboles por hectárea

D_{bm} = Densidad de bosque maduro por hectárea

D_{sb} = Densidad de sotobosque por hectárea

dM = Distancia promedio (expresada en metros) de árboles con DAP > 31.4 cm

dm = Distancia promedio de árboles con DAP entre 10 y 31.4 cm

AB = Área basal por Hectárea

AB_{bm} = Área basal de bosque maduro por hectárea

AB_{st} = Área basal de sotobosque por hectárea

AM = Área basal promedio (expresada en metros) de árboles con DAP > 31.4 cm

Am = Área basal promedio de los árboles con DAP entre 10 y 31.4 cm

Para el caso de distancias faltantes (por ausencia de árboles en sitios antropizados), se utilizó el ponderador propuesto por Morisita (1954), en el cual para cada cuadrante se considera de forma sucesiva a Q_4 como la distancia faltante al árbol más lejano de los 4 cuadrantes y a Q_1 como el árbol más cercano de los cuatro cuadrantes. Siendo $Q_1 = 0.5$ de dM o dm (según sea el caso); $Q_2 = 0.8$ dM o dm ; $Q_3 = 1.12$ dM o dm ; $Q_4 = 1.57$ dM o dm .

Utilizando el software ArcGIS 10.3 con las capas de fotografía satelital, se crearon 8 puntos basados en los registros de coordenadas en el metro 30 de cada transecto. Estos sirvieron como: punto de referencia, para calcular la distancia recta más corta desde cada sitio a las distintas estructuras antropogénicas y como centro de un área de acción circular (definida como “buffer” por el mismo ArcGIS) de 100 metros de radio, sobre cada buffer se utilizó la herramienta de *cálculo manual de superficie con polígonos* para determinar qué área en cada circunferencia estaba ocupada por alteraciones antropogénicas. Con esto se obtuvieron los datos para cada sitio de: distancia a carreteras, casas y potrero; superficie ocupada por carreteras, casas y potrero a 100 metros de cada sitio.

V.E.4. Uso de hábitat por especie

Con base en los datos recolectados en campo, se comparó como las diferentes especies usan el hábitat en dependencia del grado de conservación. Se examinaron los grosores de percha con análisis de varianza. Por su parte el tipo de percha (herbácea o arbustivo-arbórea) y la estructura de la planta que utilizan las especies (hojas o tallos), fueron estudiados por medio de análisis de contingencia, validados por el test de Pearson y razón de verosimilitud. Dichos análisis se realizaron en el programa JMP versión 13.2.0 (Statistical Discovery™)

V.E.5. Relación entre las variables ambientales

Se construyeron modelos de análisis de varianza, para determinar si existían diferencias significativas entre las variables ambientales (pendientes, caudales, coberturas de dosel, densidad de árboles, etc.), distinguiendo entre sitios y grado de conservación (siempre que los datos así lo permitían).

Con ayuda de R-studio 1.0.143 se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) para reducir la dimensionalidad de las variables ambientales y determinar qué grupo de variables describían mejor la agrupación de los sitios; de manera previa se realizó el test de Barlett ($P < 0.0003$) para determinar si la correlación entre las variables justificaba el procedimiento. Los componentes principales se usaron para definir las variables para análisis de regresión múltiple (en JMP), para determinar si los modelos podían determinar la abundancia o diversidad de las especies de estudio.

Por medio del software XLStat 19.6 se realizó un Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC), este se realizó con base en las variables identificadas con el ACP como mayores contribuyentes de la varianza de los tres primeros componentes, bajo una prueba de permutación con 999 repeticiones.

VI. RESULTADOS

VI.A. Caracterización de los sitios de muestreo

De las variables asociadas a los arroyos (~~Tabla 1~~Tabla 1) se observó que para cobertura de dosel, porcentaje de rocas en la ribera, porcentaje de herbáceas en la ribera, porcentaje de rocas en el fondo del cauce y altura de arbustos en la ribera, los sitios conservados e intermedios no presentaron diferencias significativas entre ellos (pares de Tukey, $P > 0.05$), distinguiéndose únicamente los sitios perturbados que sí diferían de los dos primeros ($P \leq 0.05$). Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas entre grados de conservación para las variables de caudal, porcentaje de hojas en la ribera y altura de herbáceas en la ribera.

Tabla 1. Resumen de ANOVA y Tukey-test para caracterización y diferenciación de los sitios de muestreo en base a características asociadas a los arroyos, por grado de conservación. Los valores de P resaltados y con asterisco indican valores significativos ($P < 0.05$).

Variables	ANOVA (Valor de P)	Grado de Conservación	Promedio	Prueba de Tukey-Kramer	Valor de P
Pendiente	0.0074*	Conservado	14.867°	Conservado-Intermedio	0.9106
		Intermedio	14.000°	Intermedio-Perturbado	0.0086*
		Perturbado	8.933°	Perturbado-Conservado	0.0533
<u>Cobertura dosel arroyo</u>	<.0001*	Conservado	91.015%	Conservado-Intermedio	0.9683
		Intermedio	89.739%	Intermedio-Perturbado	<.0001*
		Perturbado	54.253%	Perturbado -Conservado	<.0001*
Caudal del arroyo	0.0613	Conservado	3.395 m ³ /seg	Conservado-Intermedio	0.9997
		Intermedio	3.372 m ³ /seg	Intermedio-Perturbado	0.0858
		Perturbado	1.320 m ³ /seg	Perturbado-Conservado	0.1299
<u>% Roca ribera</u>	<.0001*	Conservado	45.75 %	Conservado-Intermedio	0.2408
		Intermedio	52.40 %	Intermedio-Perturbado	<.0001*
		Perturbado	15.35 %	Perturbado -Conservado	<.0001*
% Arena ribera	0.0325*	Conservado	14.00 %	Conservado-Intermedio	0.9965
		Intermedio	6.77 %	Intermedio-Perturbado	0.0528
		Perturbado	6.50 %	Perturbado-Conservado	0.0773
<u>% Hierba ribera</u>	<.0001*	Conservado	17.25 %	Conservado-Intermedio	0.9891
		Intermedio	16.33 %	Intermedio-Perturbado	<.0001*
		Perturbado	46.83 %	Perturbado -Conservado	0.0002*

% Hojas ribera	0.1043	Conservado	14.50 %	Conservado-Intermedio	0.5726
		Intermedio	12.00 %	Intermedio-Perturbado	0.0857
		Perturbado	9.67 %	Perturbado-Conservado	0.6146
<u>% Rocas fondo cauce</u>	0.0004*	Conservado	72.75 %	Conservado-Intermedio	0.9323
		Intermedio	70.00 %	Intermedio-Perturbado	0.0019*
		Perturbado	44.17 %	Perturbado -Conservado	0.0017*
% Arena fondo cauce	0.0027*	Conservado	7.50 %	Conservado-Intermedio	0.2966
		Intermedio	17.77 %	Intermedio-Perturbado	0.0583
		Perturbado	32.17 %	Perturbado-Conservado	0.0024*
% Hojas fondo cauce	0.8734	Conservado	12.25 %	Conservado-Intermedio	0.8617
		Intermedio	11.17 %	Intermedio-Perturbado	0.9653
		Perturbado	10.33 %	Perturbado -Conservado	0.9534
% Otros fondo cauce	0.0188*	Conservado	7.50 %	Conservado-Intermedio	0.3478
		Intermedio	1.90 %	Intermedio-Perturbado	0.0138*
		Perturbado	12.50 %	Perturbado-Conservado	0.4286
Altura Herbáceas en la ribera	0.0768	Conservado	22.00 m	Conservado-Intermedio	0.6308
		Intermedio	32.17 m	Intermedio-Perturbado	0.0714
		Perturbado	47.17 m	Perturbado -Conservado	0.2939
<u>Altura Arbustos en la ribera</u>	<.0001*	Conservado	228.25 m	Conservado-Intermedio	0.4447
		Intermedio	267.50 m	Intermedio-Perturbado	<.0001*
		Perturbado	70.50 m	Perturbado-Conservado	<.0001*

A nivel de variables asociadas con el bosque aledaño (Tabla 2), se observó que las variables respondieron de forma más homogénea, ya que en todas ellas existieron diferencias significativas ($P \leq 0.05$). Con excepción del porcentaje de cobertura de hojas en el suelo del bosque, todas las pruebas de pares de Tukey mostraron que los sitios conservados e intermedios no diferían significativamente entre sí ($P > 0.05$) y que solo los sitios perturbados eran distintos de los dos primeros.

Tabla 2. Resumen de ANOVA y Tukey-test para caracterización y diferenciación de los sitios de muestreo con base en características asociadas al bosque aledaño, por grado de conservación. Los valores de P resaltados y con asterisco indican valores significativos ($P < 0.05$).

Variables	ANOVA (valor de P)	Grado de Conservación	Promedio	Prueba de Tukey-Kramer	Valor de P
<u>Cobertura doselar bosque</u>	<.0001*	Conservado	90.73 %	Conservado-Intermedio	0.9888
		Intermedio	89.83 %	Intermedio-Perturbado	<.0001*
		Perturbado	57.72 %	Perturbado-Conservado	<.0001*
<u>Densidad de bosque</u>	<.00001*	Conservado	5023 arb/ha	Conservado-Intermedio	0.7064
		Intermedio	5600 arb/ha	Intermedio-Perturbado	<.0001*
		Perturbado	1590 arb/ha	Perturbado -Conservado	<.0001*
<u>Área Basal</u>	0.0004*	Conservado	304.55 m ² /ha	Conservado-Intermedio	0.4878
		Intermedio	406.41 m ² /ha	Intermedio-Perturbado	0.0003*
		Perturbado	75.44 m ² /ha	Perturbado-Conservado	0.0369*

<u>Volumen de hojarasca</u>	0.0006*	Conservado	244.50 m ³ /ha	Conservado-Intermedio	0.8588
		Intermedio	264.46 m ³ /ha	Intermedio-Perturbado	0.0008*
		Perturbado	127.77 m ³ /ha	Perturbado -Conservado	0.0106*
% Hojas suelo	0.0001*	Conservado	9.14 %	Conservado-Intermedio	0.1375
		Intermedio	5.00 %	Intermedio-Perturbado	<0.0001*
		Perturbado	1.47 %	Perturbado-Conservado	0.0690
<u>% Hierba suelo</u>	<0.0001*	Conservado	40.83 %	Conservado-Intermedio	0.2329
		Intermedio	35.69 %	Intermedio-Perturbado	<0.0001*
		Perturbado	65.79 %	Perturbado -Conservado	<0.0001*
<u>% Rocas suelo</u>	<0.0001*	Conservado	43.25 %	Conservado-Intermedio	0.9993
		Intermedio	43.36 %	Intermedio-Perturbado	<0.0001*
		Perturbado	27.76 %	Perturbado-Conservado	<0.0001*
<u>% Suelo desnudo</u>	0.0062*	Conservado	10.92 %	Conservado-Intermedio	0.9263
		Intermedio	11.81 %	Intermedio-Perturbado	0.0076*
		Perturbado	4.97 %	Perturbado -Conservado	0.0443*

Al analizar las distintas características ambientales de forma individual se observa que no existen diferencias significativas entre los sitios intermedios y conservados; aunque al analizar uno por uno los sitios se aprecian diferencias a simple vista, por ello se analizaron también las variables ambientales en su conjunto por medio de un ACP, que será abordado más adelante.

De las características anteriores surge el Anexo 6, que incluye las variables ambientales que frecuentemente se toman en cuenta al caracterizar un micro hábitat de arroyo (Bunn *et al.*, 2001; Whiles *et al.*, 2006;) y el bosque aledaño (Carlson y Groot 1997; Lambin, 1999; Earl y Semlitsch, 2015; Almazán-Nuñez *et al.*, 2018). En este sentido se ofrece un concentrado de características de los hábitats de arroyos asociados a bosque mesófilo (Tabla 3), para la localidad de La Esperanza. Dicha tabla contiene aquellas características ambientales que variaron lo suficiente para poder medirlas en campo y clasificar de forma rápida un sitio determinado.

Tabla 3. Caracterización de hábitats de arroyos asociados al BMM, para la localidad de la esperanza, Santiago Comaltepec.

Grado de conservación	Cobertura del dosel	Proporción hojarasca en suelo de bosque	Proporción herbáceas en suelo de bosque	Proporción arena en cauce	Densidad de bosque (árboles/ha)	Dist. lineal a estructuras antropogénicas
Conservado	Mayor a 90%	Mayor a 8 %	Entre 35 y 50 %	Menor a 15 %	Más de 5000	Más de 800 metros
Intermedio	Entre 70 y 89%	Entre 2 y 8 %	Menor a 35 %	Entre 15 y 25%	Más de 5000	De 400 a 800 metros
Perturbado	Menor a 70%	Menor al 2 %	Mayor a 50 %	Más de 25 %	Hasta 3500	De 0 a 400 metros

VI.B. Distribución de las especies de estudio

Se obtuvieron un total de 259 registros de anuros encontrados a lo largo de todos los muestreos; también se obtuvieron datos de 32 variables ambientales (14 asociadas al arroyo, 12 asociadas al bosque y 6 asociadas a perturbaciones antropogénicas). Con los datos de los anuros se construyeron gráficas de barras para visualizar cómo las especies se repartían en los distintos sitios; del total de registros, 23 (7.74%) correspondieron a especies que no estaban contempladas originalmente en el diseño de muestreo (*Craugastor polymniae*, *Craugastor spatulatus* y *Exerodonta abdivita*), que si bien no fueron incluidas en posteriores análisis, sí fueron necesarias para determinar las diversidad de especies de anfibios por sitio (Figura 10) y calcular los índices de diversidad (Tabla 4). Es conveniente aclarar que para el caso de una especie: *Charadrahyla sp.* en un principio se creyó que se trataba de individuos de *Charadrahyla nephila*, posteriormente se determinó que eran especies diferentes y que la primera se encuentra en proceso de descripción (Canseco-Márquez, com. pers.); por lo tanto, se disponen de datos biométricos de *Charadrahyla sp.* que serán analizados junto con las otras especies de estudio.

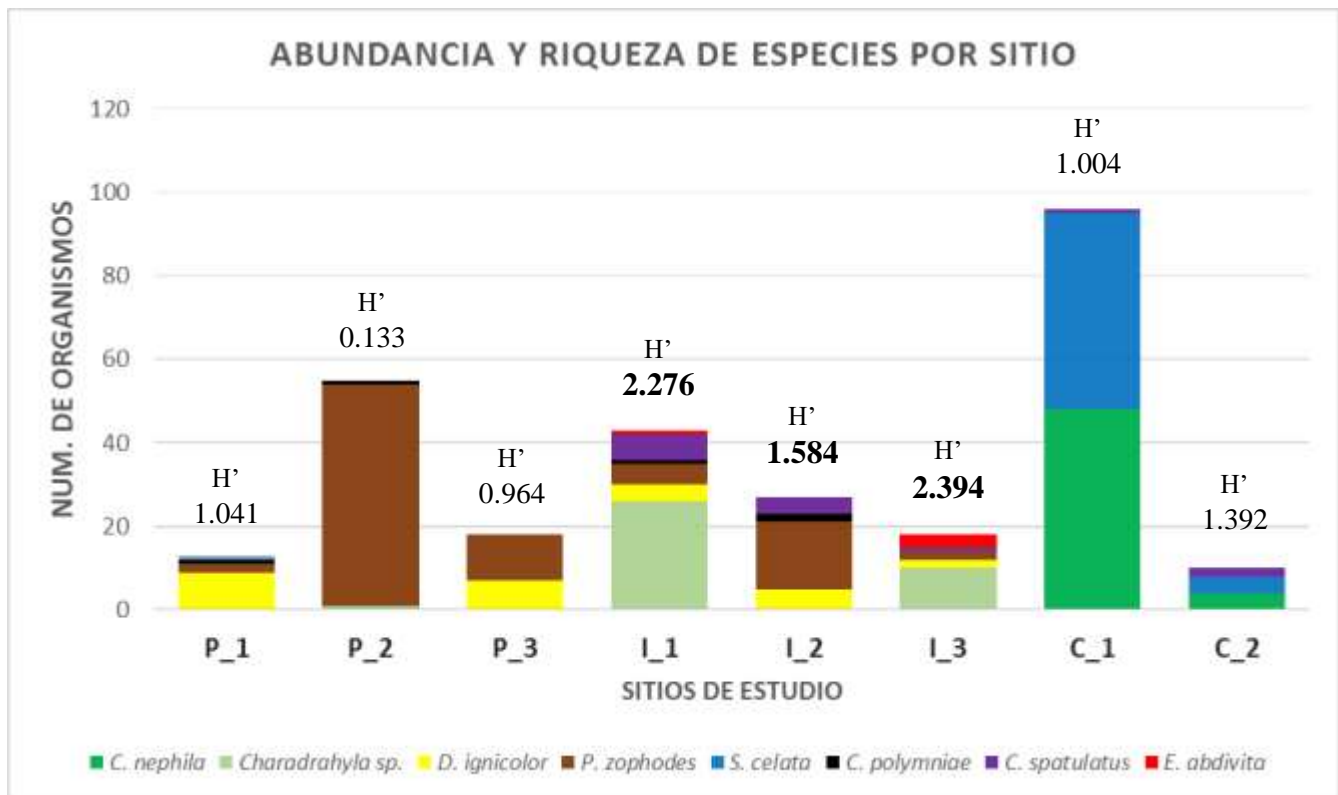


Figura 10. Abundancias e índices de diversidad (H' ; Shannon-Weiner) por sitio, donde la P representa a los sitios perturbados, I a los sitios intermedios y C a los sitios conservados. Los sitios intermedios (I_1, I_2 é I_3) presentan los mayores índices de diversidad (en negritas). Por su parte el sitio conservado C_1

presenta el mayor registro de abundancias (96 organismos) con registros prácticamente equitativos de *C. nephila* y *S. celata*; y el sitio perturbado P_2 presenta el menor índice de diversidad de todo el estudio, ya que en éste la especie *P. zophodes* ocupó 53 de los 54 registros de especies encontradas.

Se observó que las especies *C. nephila* y *S. celata* solo se encuentran en sitios conservados; que la especie *P. zophodes* fue la más ampliamente distribuida (6 de 8 sitios), seguido de *D. ignicolor* presente en 5 y *Charadrahyla sp.* encontrada en 3 sitios. También es observable que la especie *P. zophodes* fue altamente dominante en el sitio perturbado Potrero y que la especie *D. ignicolor* fue la más escasa (23 registros que equivalen al 8.8% del total) de las especies de estudio.

Tabla 4. Resumen de diversidad-dominancia de especies de anfibios por sitio de muestreo

Sitios	Especies encontradas (†)	% de especies	Abundancia absoluta	Índice de Diversidad Shannon-Wiener	Índice de Dominancia Simpson
P_1 (Cabaña)	Pz, Di, Cp	37.5	12	1.041	0.597
P_2 (Potrero)	Pz, Cx, Cp	37.5	55	0.133	0.964
P_3 (Alejo)	Pz, Di	25.0	18	0.964	0.525
I_1 (3 manantiales)	Pz, Di, Cx, Cp, Cs, Ea	75.0	43	2.276**	0.264
I_2 (Lolita)	Pz, Di, Cp, Cs	37.5	27	1.584**	0.413
I_3 (Misterio)	Pz, Di, Cx, Cs, Ea	62.5	18	2.394**	0.210
C_1 (Paraíso)	Cn, Sc, Cs	37.5	96	1.004	0.490
C_2 (Seco)	Cn, Sc, Cs	37.5	10	1.392	0.407

** Índices agrupados por grado de conservación que presentan diferencias significativas al compararlos por ajuste logístico ($P = 0.0334$). (†) Las especies corresponden con las iniciales del género y la especie (por ejemplo, Pz y Di corresponden a *P. zophodes* y *D. ignicolor* respectivamente), excepto *Charadrahyla sp.*, que está representada como Cx. Los sitios con perturbación intermedia presentan el mayor número de especies y los mayores índices de diversidad, mientras que la mayor dominancia se presenta en un sitio perturbado y la mayor abundancia absoluta en un sitio conservado.

Con base en los índices de diversidad y dominancia ([Figura 10](#) ~~Figura 10~~ y [Tabla 4](#) ~~Tabla 4~~), se observó que el sitio más diverso es el intermedio Misterio con 5 especies (62.5% del total) y el menos diverso es el perturbado Alejo con solo 2 especies (25%). Por medio de regresión logística se compararon los índices según el grado de conservación y se determinó que los sitios intermedios eran significativamente mayores ($P \leq 0.05$) en comparación con los conservados y perturbados. También se determinó que el sitio perturbado Potrero presentó la más elevada dominancia (Simpson 0.964) debido a que la especie *P. zophodes* fue la más abundante de las tres especies encontradas en el sitio en concordancia con lo expuesto en la [Figura 10](#) ~~Figura 10~~.

VI.C. Interacción de los organismos con el ambiente

VI.C.1. Uso de hábitat por especie

En primer lugar al analizar el grosor de las perchas en función del grado de conservación y de las especies de estudio ([Figura 11](#)~~Figura 11~~), se encontró que existen diferencias significativas ($F=128$; $P = 0.0144$), ya que las perchas usadas en los sitios perturbados eran significativamente más gruesas en comparación con los sitios intermedios y conservados.

Al realizar un análisis de contingencia con los tipos de percha usados por los organismos durante los muestreos ([Figura 12](#)~~Figura 13~~), se descubrió que en los sitios conservados e intermedios el 68.4% y 62.7% de los organismos utilizan como perchas ramas, raíces y tallos de arbustos y árboles; mientras que en los sitios perturbados el 70.5% usó estructuras de herbáceas como perchas.

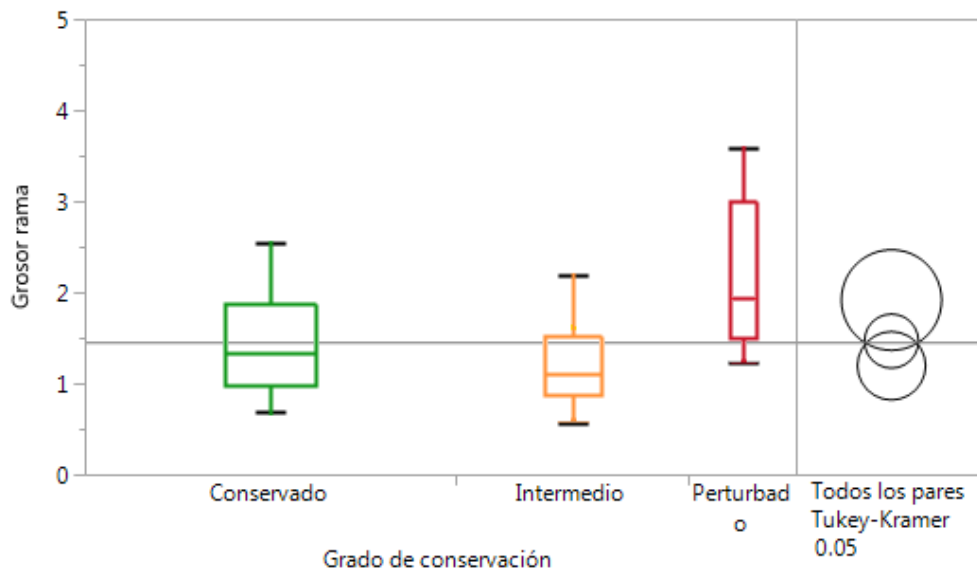
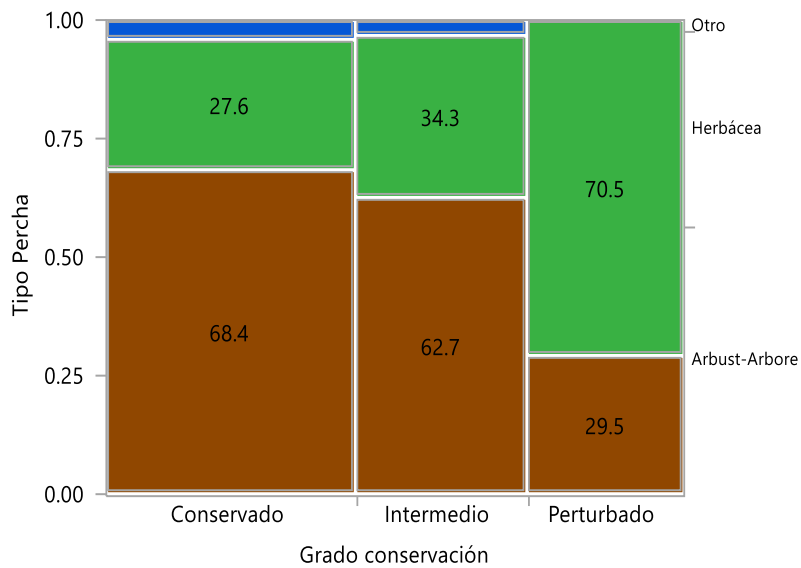


Figura 11. ANOVA de los grosores de percha (expresados en cm) usados por los anuros en base al grado de conservación del hábitat. La línea gris representa la media de todos los valores observados, los bigotes representan las desviaciones estándar de cada tratamiento (grado de conservación).

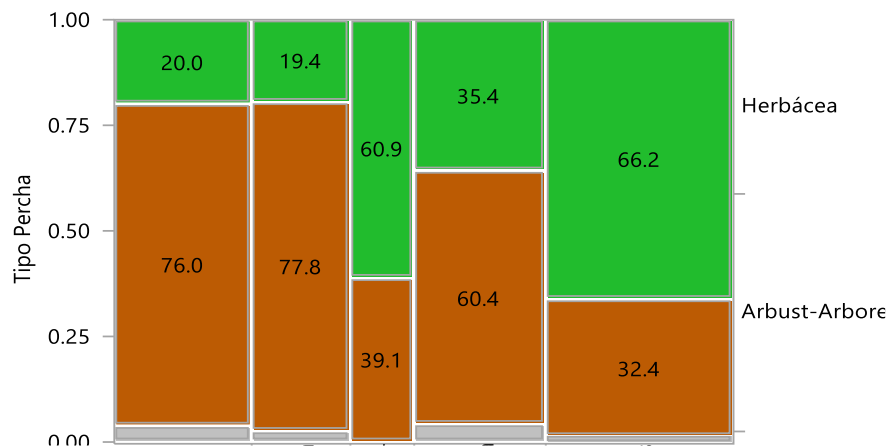


Test	χ^2	Prob> χ^2
Razón verosimilitud	32.465	<.0001*
Pearson	31.140	<.0001*

Figura 1213. Análisis de contingencia (gráfica de mosaico) para el tipo de percha usada por las especies de estudio en función del grado de conservación; café representa arbustivo-arbóreo, verde herbáceas y azul otros (Roca, musgo o suelo desnudo). En los sitios conservados e intermedios los organismos tienden a usar mayormente ramas de arbustos o árboles, en contraposición con lo ocurrido en los sitios perturbados en donde utilizan mayormente estructuras de herbáceas.

Al realizar el análisis de contingencia con los tipos de percha en base a las especies (Figura 13Figura 14), se descubrió que las especies relativamente más pesadas: *C. nephila* (15.87g en promedio) y *Charadrahyla sp.* (16.62g) utilizan mayormente (76 y 78% respectivamente) perchas de arbustos o árboles, mientras que especies más ligeras como *D. ignicolor* (1.52 g) y *P. zophodes* (2.77 g) utilizan en mayor proporción herbáceas (61% y 66% respectivamente).

Con t



Test	χ^2	Prob> χ^2
Razón verosimilitud	40.582	<.0001*
Pearson	38.827	<.0001*

C. nephila
Charadrahyla sp.
D. ignicolor
S. celata
P. zophodes

Figura 1314. Análisis de contingencia (gráfica de mosaico) para el tipo de perchas usadas por las especies de estudio; café representa arbustivo-arbóreo, verde herbáceas y gris otros materiales (roca, musgo o suelo desnudo). Las especies más pesadas, *Charadrahyla spp.*, tienden a usar mayormente estructuras arbustivo arbóreas, mientras que especies más ligeras, como *P. zophodes* y *D. ignicolor*, usan mayormente a las herbáceas como perchas, mostrando diferencias significativas según el test de Pearson ($F= 12$; $\text{Prob}>\chi^2<0.0001$).

Muy relacionados a los anteriores análisis, están los grosores de las perchas usadas por los organismos en función de los sitios ([¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.](#) Figura 12), donde existieron diferencias significativas ($F= 118$, $P = 0.0106$); y al realizar la prueba de pares de Tukey se descubrió que el sitio perturbado Potrero era significativamente distinto ($P \leq 0.05$) de todos los otros sitios al tener los mayores grosores promedio de percha (2.30 cm en contraste con los grosores promedio de los otros sitios que fueron inferiores a 1.0 cm).

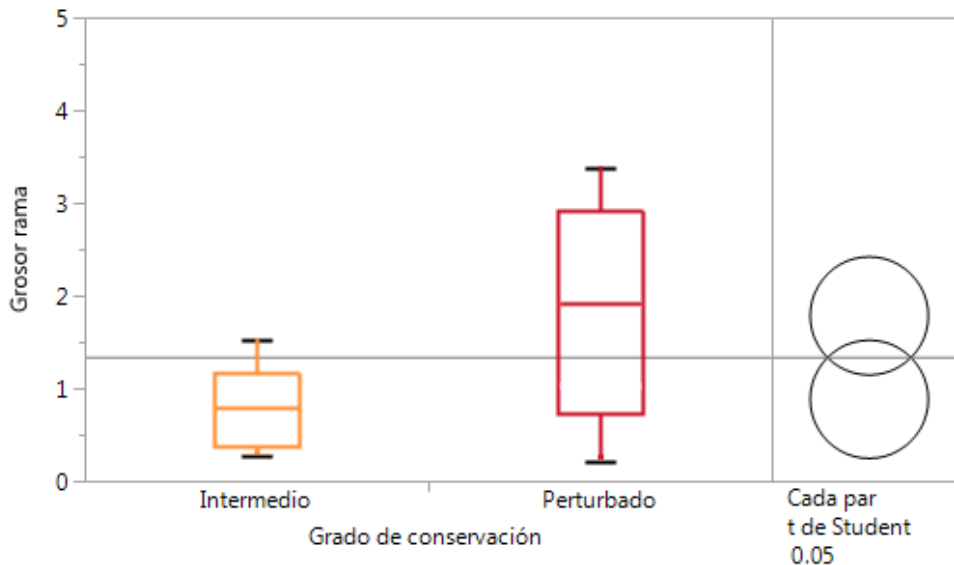


Figura 1415. ANOVA de grosores de percha usados por *P. zophodes* según el grado de conservación del hábitat. Al estar presente la especie solo en sitios intermedios y perturbados, se ilustra una clara tendencia a usar perchas más gruesas en los sitios perturbados en comparación con los sitios intermedios; los diámetros de percha en sitios perturbados oscilan alrededor de los 2.3 cm, mientras que en los sitios intermedios son inferiores a 1 cm; mostrando diferencias significativas en entre ambos tratamientos ($F = 34$, $P = 0.0067$).

También se realizaron análisis de contingencia por especie, en función del tipo de percha y el grado de conservación. Solo se usaron *D. ignicolor* y *P. zophodes*, ya que éstas se encontraron en arroyos correspondientes a dos grados distintos de conservación (perturbado e intermedio). Primero se determinó que la especie *D. ignicolor* reparte equitativamente su presencia entre herbáceas y arbustos en sitios intermedios; y en los sitios perturbados el 77.8% de las ocasiones fue encontrada sobre una herbácea, aunque no hubieron diferencias significativas ($P = 0.1828$) al comparar el uso de sustrato entre sitios intermedios y perturbados. Para el caso de *P. zophodes* (Figura 15Figura 16) se descubrió que en los sitios intermedios la especie tiende a ocupar perchas de arbustos o árboles y en menor medida (40.9%) percha en herbáceas; no obstante, en los sitios perturbados el 78.3% de los encuentros ocurrieron en perchas de herbáceas, reduciendo significativamente el porcentaje de ocupación de arbustivo-arbóreas (21.7%).

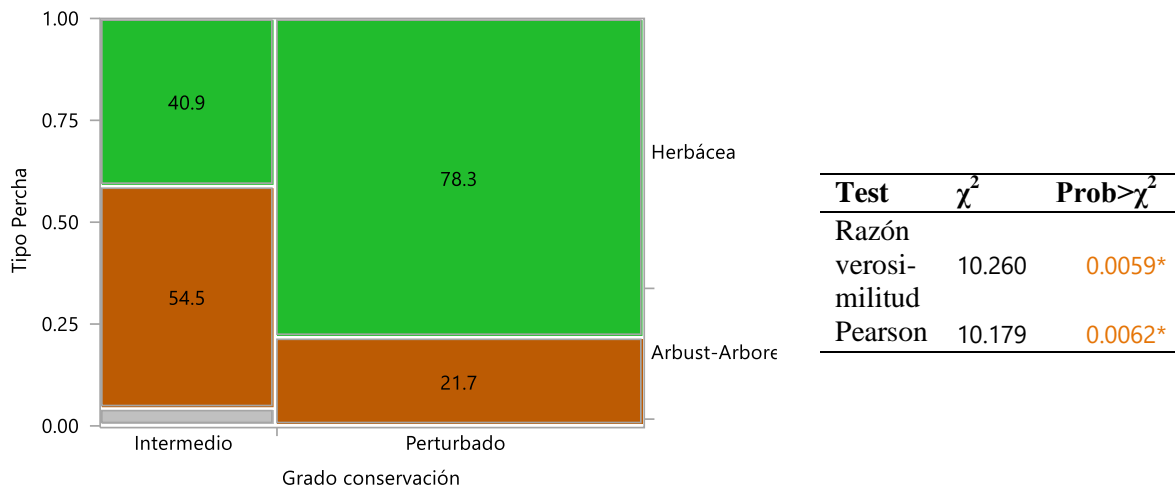


Figura 1516. Análisis de contingencia (gráfica de mosaico) para el tipo de percha en función del grado de conservación para la especie *P. zophodes*; el café representa arbustivo-arbóreo, verde herbáceas y gris otros sustratos (rocas o suelo desnudo). Se encontraron diferencias significativas entre ambos tratamientos al realizar el test de Pearson ($F=67$; $\text{Prob}>\chi^2 = 0.0062$)

VI.C.2 Respuesta de los organismos ante distintos grados de perturbación del hábitat

Las únicas especies con las que fue posible realizar el análisis por grado de conservación fueron *P. zophodes* y *D. ignicolor*; ya que estaban presentes tanto en sitios intermedios como perturbados. Por el contrario *C. nephila* y *S. celata* solo fueron encontradas en sitios conservados; y aunque *Charadrahyla sp.* sí tuvo presencia en sitios intermedios y un perturbado (Potrero), se trató de un registro único que imposibilitaba realizar el ANOVA.

Tabla 5. Resumen de los análisis de varianza efectuados para determinar las diferencias entre variables biológicas de las especies en dependencia del grado de conservación y los sitios de muestreo. Las diferencias significativas están expresadas en base al análisis de varianza realizado ($P \leq 0.05$).

Especie	Dif significativas* en Condiciones Corp.		Dif significativas* en Pesos corp.		Dif significativas* en Longitudes H-C		Dif significativas* en Temperaturas corp.	
	G. conservación	Sitios	G. conservación	Sitios	G. conservación	Sitios	G. conservación	Sitios
<i>D. ignicolor</i>	<0.0001*	0.0013*	0.019*	0.0003*	0.1226	0.4155	0.1261	0.0599
<i>P. zophodes</i>	0.0309*	0.2763	0.2433	0.3692	0.9622	0.1239	0.0608	0.2505
<i>Charadrahyla sp.</i>	--	0.4848	--	0.941	--	0.193	--	0.6392
<i>C. nephila</i>	--	0.0658	--	0.3808	--	0.8452	--	0.7093
<i>S. celata</i>	--	0.5521	--	0.4733	--	0.3115	--	0.9826

De los análisis realizados solo se encontraron diferencias significativas para el caso de *D. ignicolor* para las variables de condición corporal; por su parte para *P. zophodes* solo se encontraron diferencias significativas para las condiciones corporales según el grado de conservación (Tabla 5). Para el resto de pruebas con las mismas variables y diferentes especies no se encontraron diferencias significativas a los niveles de grado de conservación o sitios de muestreo. *D. ignicolor* mostró que las condiciones corporales de sus individuos fueron significativamente mejores ($F = 22$; $P = 0.0001$) en los sitios perturbados en comparación con los intermedios (Figura 16). En este mismo sentido *P. zophodes* mostró un comportamiento similar ya que los individuos encontrados en sitios perturbados mostraron CC significativamente más altas ($F = 60$; $P = 0.0309$) en comparación con los sitios intermedios (Figura 17).

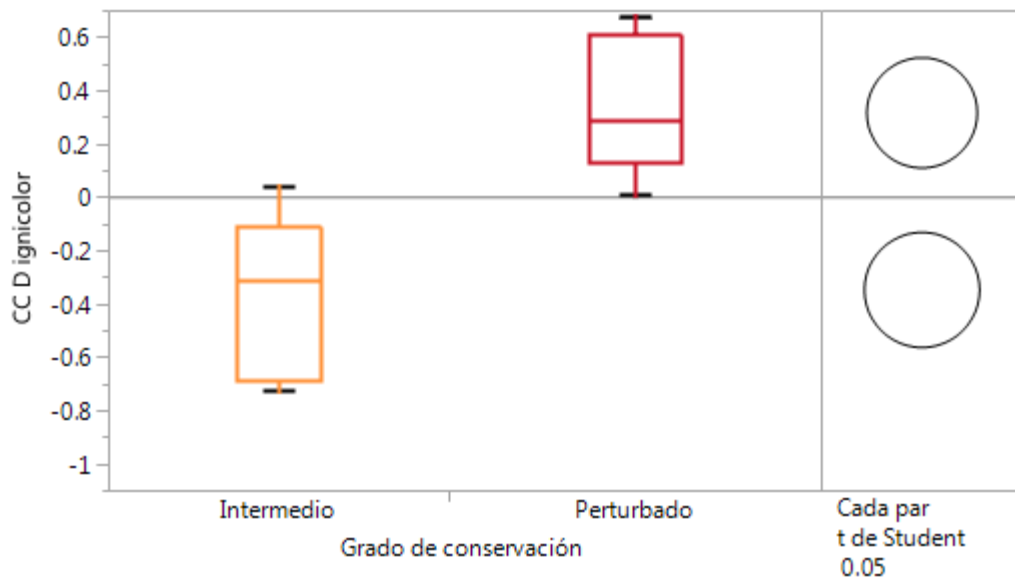


Figura 1647. ANOVA de Condiciones corporales (CC) de *D. ignicolor* en función del grado de conservación. Se observa que los organismos presentan mayores CC en sitios perturbados en comparación con los registrados en sitios intermedios, presentando diferencias significativas entre ambos tratamientos según la prueba de Student ($F = 22$; $P = 0.0001$).

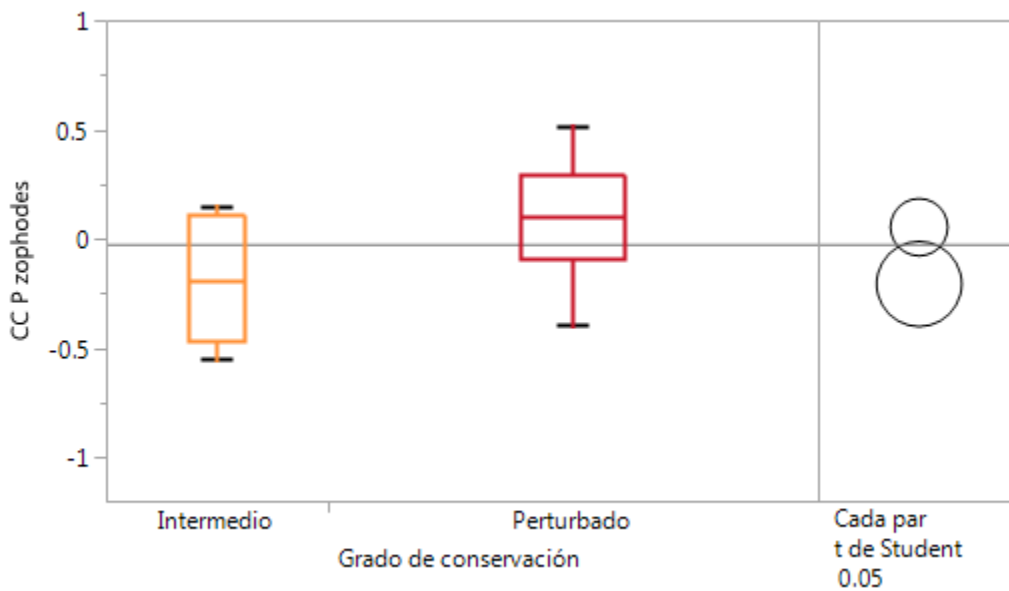


Figura 1748. ANOVA de Condiciones corporales (CC) de *P. zophodes* en función del grado de conservación. Los organismos registrados en los sitios perturbados muestran mayores CC en comparación con los capturados en los sitios intermedios. ($F = 60$; $P = 0.0309$).

VI.C.3. Requerimientos ambientales de las especies

Se realizaron regresiones lineales para determinar cómo las condiciones ambientales se relacionaban con las abundancias de las especies para cada uno de los sitios. Como todas las especies de estudio estaban presentes en al menos dos sitios de muestreo se realizaron los cálculos para las 4 especies contempladas originalmente y para *Charadrahyla sp.* (Tabla 6). Se encontró que las variables que más influyeron fueron las asociadas al bosque aledaño (densidad, área basal, volumen de hojarasca). La densidad de bosque mostró un efecto positivo sobre *Charadrahyla sp.* y negativo sobre las demás especies. El área basal de los árboles se relacionó negativamente con *D. ignicolor* y *P. zophodes*, pero positivo con la demás, fue posible inferir que especies como *C. nephila* y *S. celata* responden positivamente cuando el bosque aledaño a los arroyos posee árboles más gruesos (mayor área basal, asociada a bosques no manejados) aunque esto implique tener una menor densidad de árboles. Por su parte *Charadrahyla sp.*, se halló en un punto medio, ya que responde favorablemente tanto a bosques más viejos (mayor área basal) como a mayores densidades. Por otra parte las distancias a casas y potreros mostraron solo estar relacionadas positivamente con el incremento en número de individuo de las dos especies que solo fueron encontradas en sitios conservados (*C. nephila* y *S. celata*).

Tabla 6. Resumen de resultados de análisis de regresión lineal de las principales características ambientales y como determinan la abundancia de las especies de estudio.

Especies	Densidad de bosque		Área Basal		Cobertura de dosel	
	R ²	Valor P	R ²	Valor P	R ²	Valor P
<i>D. ignicolor</i>	0.2120	0.0842	0.0087	0.7415	0.0153	0.7705
<i>P. zophodes</i>	0.2426	0.0080*	0.2136	0.0535	0.5773	0.0287*
<i>Charadrahyla sp.</i>	0.4946	0.0346*	0.7014	0.0048*	0.0909	0.4681
<i>C. nephila</i>	0.6718	0.0459*	0.6718	0.0459*	0.1010	0.4431
<i>S. celata</i>	0.5892	0.0747	0.5892	0.0747	0.1012	0.4425
	Caudal		Altura Herbáceas ribera		Altura arbustos ribera	
	R ²	Valor P	R ²	Valor P	R ²	Valor P
<i>D. ignicolor</i>	0.2775	0.1798	0.0823	0.4909	0.0921	0.4650
<i>P. zophodes</i>	0.0237	0.7156	0.2638	0.1930	0.2937	0.1653
<i>Charadrahyla sp.</i>	0.1304	0.3794	0.0464	0.6085	0.4821	0.0560
<i>C. nephila</i>	0.2930	0.1659	0.0825	0.4904	0.0615	0.5539
<i>S. celata</i>	0.2924	0.1664	0.0828	0.4895	0.0616	0.5535
	Sup. carreteras 100m		Sup. casas 100m		Sup. Potrero 100m	
	R ²	Valor P	R ²	Valor P	R ²	Valor P

<i>D. ignicolor</i>	0.3823	0.1023	0.4838	0.0554	0.1552	0.3342
<i>P. zophodes</i>	0.0249	0.7088	0.0131	0.7872	0.0024	0.0003*
<i>Charadrahyla sp.</i>	0.1392	0.3626	0.0903	0.4696	0.0248	0.7096
<i>C. nephila</i>	0.1023	0.4400	0.0545	0.5779	0.0244	0.7121
<i>S. celata</i>	0.1026	0.4392	0.0547	0.5772	0.0244	0.7116
	Dist. carretera		Dist. casas		Dist. potrero	
	R ²	Valor <i>P</i>	R ²	Valor <i>P</i>	R ²	Valor <i>P</i>
<i>D. ignicolor</i>	0.4213	0.0816	0.3915	0.0970	0.3273	0.1384
<i>P. zophodes</i>	0.1148	0.4116	0.1485	0.3458	0.1819	0.2919
<i>Charadrahyla sp.</i>	0.1084	0.4258	0.0767	0.5065	0.0753	0.5108
<i>C. nephila</i>	0.3334	0.1339	0.5030	0.0488*	0.5032	0.0488*
<i>S. celata</i>	0.3347	0.1330	0.5048	0.0482*	0.5050	0.0482*

Los valores de $P < 0.05$ (significativos) se resaltan en rojo y los valores de P cercanos a 0.05 se resaltan en anaranjado.

VI.D. Interacción de las variables ambientales

Continuando con la caracterización de los hábitats, se utilizaron todas las variables ambientales y de modificaciones antropogénicas del hábitat para realizar un Análisis de Componentes Principales. En primer lugar, se elaboró una matriz de coeficientes de correlación y se eliminaron las variables de: dosel de bosque, pendiente del cauce, % de hojarasca en el suelo, profundidad de hojarasca, altura de herbáceas, densidad de bosque maduro y densidad de sotobosque; por mostrar coeficientes de correlación superiores al 80%, quedando únicamente las variables enlistadas en la **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia. Tabla 8**. Se determinó que existen 3 componentes principales que resumen el 75% de la varianza (**Tabla 7**Tabla 7), y por ello, estos fueron considerados para futuros análisis e interpretaciones.

Tabla 7. Valores propios y varianza explicada de los Componentes Principales

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
Valores propios	<u>10.3409</u>	<u>4.6996</u>	<u>3.7276</u>	3.1452	1.5620	1.0432	0.4815
Proporción varianza explicada	<u>41.364</u>	<u>18.798</u>	<u>14.911</u>	12.581	6.248	4.173	1.926
Varianza acumulada explicada	<u>41.364</u>	<u>60.162</u>	<u>75.073</u>	87.653	93.901	98.074	100.00

El criterio de selección que definió que variables correlacionadas permanecían y cuales serían descartadas fue de dos tipos; en el primero se eliminaban aquellas variables que se usaron para

calcular una variable resultante (el porcentaje de hojarasca en el suelo y profundidad de hojarasca se utilizaron para calcular el vol. de hojarasca, al estar los tres altamente correlacionados, se eliminaron las dos primeras) el segundo criterio consistió en seleccionar variables por razones prácticas; por ejemplo dosel de bosque y dosel del cauce mostraron alta correlación entre sí, y como los muestreos se realizaron sobre el cauce de los arroyos se optó por eliminar el dosel del bosque y conservar el del cauce.

Con los nuevos componentes principales, asociados a características específicas del hábitat, se construyeron gráficas bidimensionales para analizar las características de agrupación de los diferentes arroyos. Las agrupaciones concernientes a CP1 (Bosque) con CP2 (Arroyos) y CP2 con CP3 (distancia a estructuras antropogénicas), no mostraron claras agrupaciones de los sitios en base a su grado de conservación (véase [Anexo 4](#)).

Tabla 8. Contribución de la varianza de cada variable ambiental para cada componente principal (tabla de vectores propios). Las celdas resaltadas en color verde comprenden a las variables ambientales con valores de vector más altos que mayormente contribuyen con el PC1, que asocia características relacionadas con el bosque; el azul identifica al PC2, que asocia a variables ambientales relacionadas con el arroyo; el anaranjado al PC3, que asocia variables ambientales relacionadas con alteraciones antropogénicas.

VARIABLES AMBIENTALES	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
Dosel cauce	0.30351	-0.06648	-0.04879	-0.02459	-0.09544	0.03663	-0.02307
Caudal	0.12822	0.34790	-0.14113	-0.10480	-0.14325	0.32496	-0.14535
% Rocas ribera	0.26351	0.09864	-0.18912	0.16959	0.00886	-0.09417	-0.07969
% Arena ribera	-0.17415	0.34102	-0.12828	0.09713	0.12358	0.08989	0.18546
% Hierba ribera	-0.24287	-0.14298	0.07339	-0.09571	0.11919	0.41561	-0.29768
% Hojas ribera	0.13937	-0.13516	0.09123	-0.21898	0.49550	-0.36962	0.10605
% Otros materiales ribera	0.07753	-0.21729	0.26719	0.10506	-0.45029	0.06900	0.44053
% Roca fondo	0.27305	0.06709	-0.15971	0.16176	-0.06472	0.13374	-0.10487
% Arena fondo	-0.17096	-0.00716	-0.11356	-0.43589	-0.14779	0.13033	0.00344
% Hojas fondo	0.00330	-0.35806	0.19218	0.24849	0.20275	0.02364	-0.03770
% Otros materiales fondo	-0.21034	-0.09160	0.14743	0.32428	0.23771	0.01038	0.07768
Alt Herbáceas ribera	-0.18892	-0.10438	-0.23446	0.20146	0.21479	0.37892	0.22935
Alt Arbustos ribera	0.27737	0.03034	-0.10229	-0.12574	0.18864	0.13038	0.28107
Densidad bosque	0.28366	-0.09238	0.02511	-0.16008	0.12351	-0.14193	0.00512
Área basal	0.17200	-0.08236	0.18824	-0.27573	0.24764	0.42978	0.07188
Vol. hojarasca	0.25974	-0.18334	-0.04118	-0.10729	0.08658	0.13761	-0.38242
% Herbáceas suelo	-0.29103	0.10102	0.12208	0.00636	-0.10804	0.02825	0.05450
% Rocas suelo	0.20756	0.22063	-0.26390	0.13824	0.03281	0.02659	0.08649
% Suelo desnudo	0.17640	-0.05837	-0.21989	0.38865	-0.00401	0.01591	0.11723
Sup. Carretera 100m	0.02513	-0.36491	-0.28506	0.06359	0.02317	0.19545	0.15375
Distancia carretera	0.12682	0.24989	0.37099	0.06042	-0.08684	-0.04839	-0.05519
Sup. Casas 100m	0.03111	0.35937	0.15065	-0.14637	0.29217	0.09610	0.42769
Distancia casas	0.15775	0.13190	0.35403	0.21717	0.04914	0.18542	-0.10899
Sup. Potrero 100m	-0.20059	0.21833	-0.12371	0.18258	0.30344	-0.11688	-0.28801
Distancia potrero	0.16545	0.09268	0.35354	0.22274	0.04895	0.20618	-0.11634

Por su parte, la agrupación en base a CP1-Bosque y CP3-Alteraciones antropogénicas ([Figura 18](#)[Figura 19](#)) hace notar que los sitios perturbados se encuentran en el eje negativo de las características del bosque, es decir presentan menores valores de: cobertura de dosel, densidad de bosque, altura de arbustos en la ribera; y mayores proporciones de herbáceas tanto en la ribera como en

Con t

el suelo del bosque. Contrario a lo que ocurre con los sitios intermedios y perturbados. En este mismo sentido lo que distingue a estos últimos entre sí es el eje de las alteraciones antropogénicas, ya que los sitios conservados se agrupan en su eje positivo, es decir muestran las mayores distancias a casas, carreteras y potrero; y tienen las mayores proporciones de otros sustratos en la ribera (que incluye a troncos caídos y musgo) y menores alturas de herbáceas en el cauce de los arroyos y menor proporción de suelo rocoso.

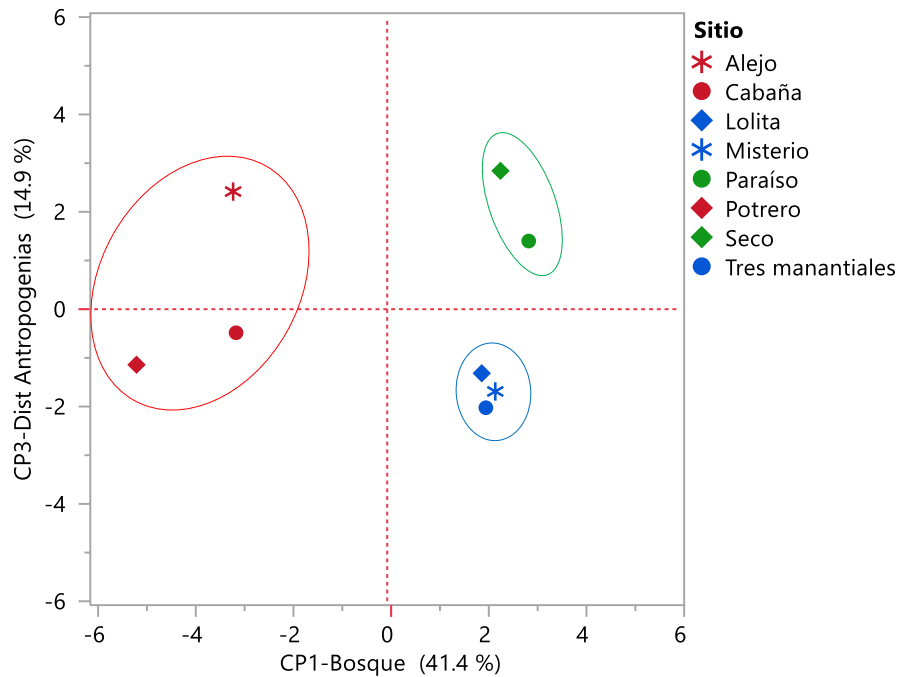


Figura 1819. Gráfico bidimensional de CP1-Bosque y CP3-Alteraciones antropogénicas, las marcas representan a los arroyos, donde el color rojo simboliza los sitios perturbados, color azul sitios intermedios y color verde sitios conservados. La presente combinación de CP muestra agrupaciones consistentes de los sitios en base a su grado de perturbación; por lo que la combinación de los factores relacionados con el bosque y las modificaciones de tipo antropogénico son las que mejor describen las diferencias entre los sitios de estudio.

En este mismo sentido, se realizó un análisis de correspondencias canónicas (ACC) para determinar si las variables ambientales estaban linealmente relacionadas con las especies y los sitios de muestreo y la relación de proximidad entre estos dos. Para esto se utilizaron las variables ambientales consideradas como mayores contribuyentes positivas de la varianza de los 3 primeros componentes principales (véase **!Error! No se encuentra el origen de la referencia.**Tabla-8), el procedimiento se realizó con 999 permutaciones y se obtuvo un $\alpha=0.05$ por lo que se acepta que los datos incluidos están linealmente relacionados, en adición se obtuvo una $P < \alpha$ (0.025) que corrobora la confiabilidad del análisis. El ACC agrupó a los sitios separando claramente a los conservados de los

intermedios y perturbados (Figura 19Figura 20), y definió que especies estaban relacionadas con las características ambientales de sitios particulares.

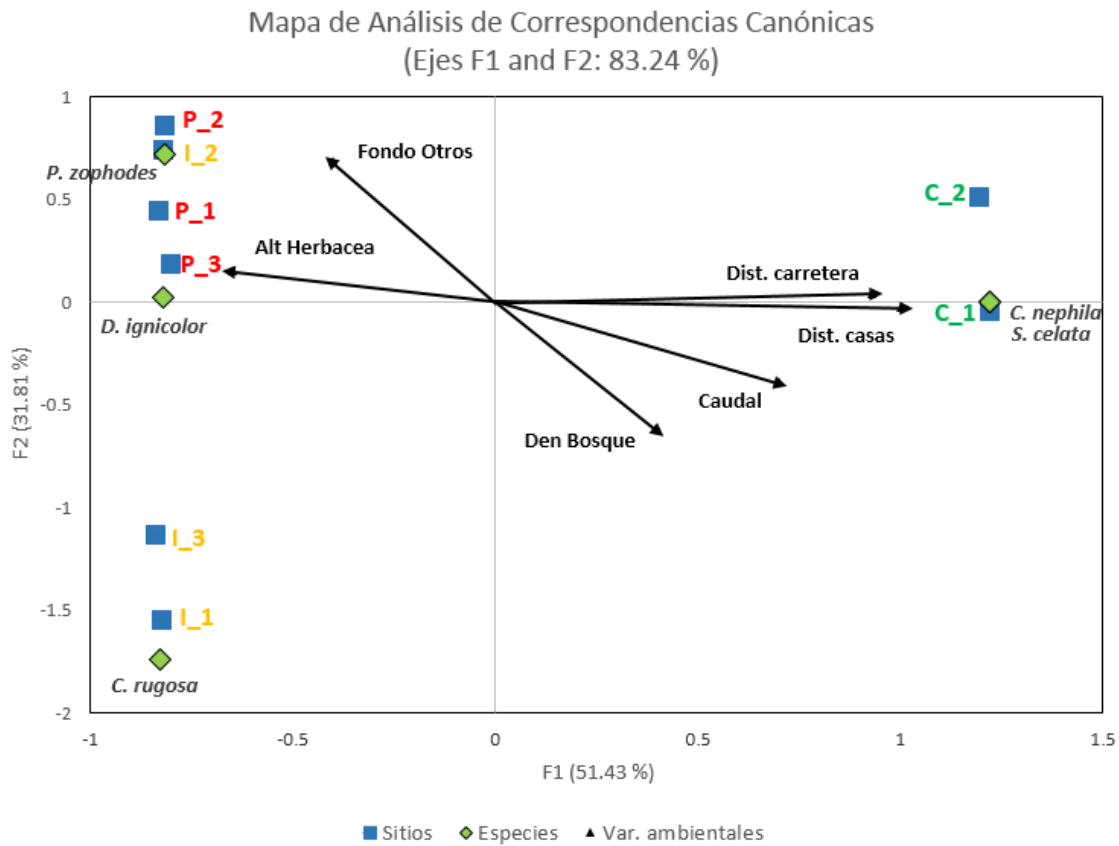


Figura 1920. Gráfico que muestra los resultados del análisis de correspondencias canónicas. Se describe la relación entre los sitios de muestreo y las especies de estudio con aquellas variables ambientales que resumen la mayoría de la inercia (83.24%) de todas las registradas durante el estudio. Los recuadros azules representan a los sitios y los rombos verdes a las especies. Las letras I, P y C representan a los sitios intermedios, perturbados y conservados respectivamente.

Los sitios conservados se ubicaron en un sector definido fuertemente por los vectores de distancia a casas y carreteras, y en menor grado por el caudal y la densidad de bosques; así mismo, las dos especies de sitios conservados (*C. nephila* y *S. celata*) estuvieron estrechamente ligadas a las características ambientales de los sitios conservados. Los sitios perturbados se agruparon en un sector definido por la altura de las herbáceas en la ribera del arroyo y otros materiales en el fondo de los cauces (cemento y/o basura, principalmente) y estrechamente relacionados con estos las especies *D. ignicolor* y *P. zophodes*. Por último, los sitios intermedios se agruparon en un sector que no está influenciado por características ambientales específicas, considerando que según los análisis de varianza de las variables ambientales (Tabla 1Tabla 1 y Tabla 2Tabla 2) sitios intermedios y conservados no muestran diferencias significativas entre sí con excepción de la cercanía a estructuras

antropogénicas, la ubicación de los sitios en la ¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.Figura 20 muestra que los sitios intermedios son ambientalmente muy similares a los conservados con excepción de su cercanía a las modificaciones antropogénicas, al igual que la especie asociada a ellos *Charadrahyla sp.*

VII. DISCUSIÓN

VII.A. Distribución de especies de estudio

Las áreas de bosque mesófilo de montaña en México son ecosistemas que se encuentran seriamente amenazados (Uusivuori *et al.*, 2002; Ruiz-Jiménez *et al.*, 2012; Gual-Díaz y Rendón-Correa 2014;), principalmente por actividades humanas (Hamilton *et al.*, 1995; Bubb *et al.*, 2004; Almazán-Núñez *et al.*, 2018). Los resultados del presente estudio indican que las actividades humanas tienen diversos efectos sobre la estructura de los arroyos, y del bosque circundante a éstos, que se relacionan con la distribución y abundancia de los anfibios.

Con base en los resultados se determinó que las mayores abundancias de organismos se dieron en los sitios conservados y las menores en sitios perturbados; esto debido a que los sitios conservados representan la estructura de un bosque primario, sin severas alteraciones antropogénicas, que permite el desarrollo de las especies residentes por una adecuada disponibilidad de hábitat y calidad de recursos como alimento, perchas y agua disponible (Pardini *et al.*, 2009); que podría estar promoviendo la permanencia y equitatividad. Por el contrario los bosques en sitios perturbados debido al detrimento en la calidad del hábitat, presentan menores abundancias y altas dominancias de ciertas especies (como *Ptychohyla zophodes*) o grupos taxonómicos (Bengtsson *et al.*, 2000). En un estudio similar se descubrió que la distribución y abundancia de especies como *Pelophylax esculentus* e *Hyla intermedia* en sitios con distinto grado de afectación humana, estaba influenciada por la movilidad de estos organismos, ya que otras especies como *Triturus carnifex* y *Bufo viridis*, que demostraron ser menos móviles, eran muy escasas en sitios perturbados ya que eran arroyadas por autos (Ficetola y DeBernardi, 2004). Por su parte los sitios intermedios muestran abundancias intermedias (más grandes que sitios perturbados pero no tan numerosas como en sitios conservados), no obstante presentan los mayores índices de diversidad del estudio; lo anterior acorde a la hipótesis de la perturbación intermedia la cual señala que en condiciones de perturbación moderadas permiten la inclusión de especies que normalmente serían escasas (Connel, 1978), por ejemplo si especies como *Charadrahyla nephila* que anteriormente pudo habitar en sitios intermedios fueron relegadas a sitios conservados, otras especies que normalmente no podían competir con ésta ahora pueden ocupar los micro hábitats vacantes. En este sentido, en el trabajo realizado por Trombulak y Frissell (2001) se le atribuyen efectos negativos a múltiples escalas (terrestre y acuática) a la ocurrencia de carreteras; pudiendo éstas modificar la presencia y abundancia de especies asociadas al bosque o a los cauces, al inhibir-modificar el comportamiento reproductivo (Baker y Richardson, 2006; Sun y Narins, 2005) o bien alterando la microflora acuática (Boone, 2005; Relyea *et al.*, 2005) o las propiedades químicas del agua (Knutson *et al.*, 1999; Piha *et al.*, 2007; Reid *et al.*, 2005). Estos cambios son los que presumiblemente estarían

limitando de la presencia de *C. nephila* y *Sarcohylla celata* en los sitios intermedios, ya que las características de bosque y arroyo no mostraron diferencias significativas y solo se distinguen entre sí por la cercanía a carreteras y viviendas. Aunque haría falta complementar futuros estudios con análisis de comparación de calidad agua, presencia de contaminantes y mortalidad de individuos en la carretera.

Considerando que más del 98% de los encuentros con organismos durante los muestreos sucedieron en alguna estructura asociada a la vegetación en la ribera de los arroyos, cabe resaltar la importancia de dicha vegetación para la sobrevivencia de anfibios en los arroyos de BMM. Las perchas son estructuras del hábitat fundamentales para los organismos con hábitos arborícolas, una adecuada cantidad-calidad de ellas aseguran que los organismos puedan alimentarse, vocalizar, aparearse y escapar de sus depredadores (Miranda y Andrade, 2003). Las diferencias significativas en la altura de arbustos y árboles en la ribera entre los sitios perturbados con respecto a los intermedios y conservados (~~Tabla 1~~~~Tabla 1~~) en conjunto con la elección de tipo de percha por especie (~~Figura 13~~~~Figura 14~~) muestra que especies más grandes como *Charadrahyla sp.* utilizan más a los arbustos y árboles como percha, mientras que especies más ligeras como *Ptycohyla zophodes* emplean mayormente herbáceas; esto permite inferir que esta característica es la que posiblemente limite la presencia de especies como *C. nephila* y *Charadrahyla sp.* en sitios perturbados. Y al mismo tiempo favorece la dominancia y condiciones corporales de *P. zophodes* en sitios perturbados que al no tener competidores prospera en dichas condiciones. De igual manera, en otro trabajo realizado en Colombia (Cáceres-Andrade y Urbina-Cardona 2009) se determinó que especies como *Rhinella marina* incrementa sus abundancias en sitios con mayor apertura de dosel por causas antropogénicas, ya que es de los pocos organismos que se adaptan y prosperan en dichas condiciones; mientras que *Allobates marchesianus* disminuye sus números debido a sus específicos requerimientos de microhábitat, que incluyen hojarasca en áreas circundantes a los estanques.

VII.B. Interacción de los organismos con el ambiente

VII.B.1. Uso de hábitat por especie

La especie *Ptycohyla zophodes* al mostrar diferencias significativas en cuanto al grosor de perchas en que era encontrada, demostró ser la especie con la mayor plasticidad para el uso de perchas de todo el estudio. En sitios intermedios, los grosores resultaron similares a los reportados para otras especies, no obstante mostró diferencias significativas para los sitios perturbados, en los que usa perchas más gruesas (mayores a los 4 cm de diámetro). Si se considera que el sitio que mayormente influenció la tendencia (Potrero) es aquel donde se tienen las menores densidades de árboles y altura de arbustos en la ribera, junto con las mayores alturas de herbáceas en la ribera principalmente plantas de la familia aráceas, es posible que la capacidad de *P. zophodes* de usar las perchas disponibles, aunque éstas sean más gruesas de lo que normalmente utilizarían las especies del estudio, sea una de las características que le han permitido ser altamente dominante; y al mismo tiempo es la única característica que permite que en un sitio tan depauperado en densidad de árboles-dosel y disponibilidad de perchas, aun existan hílidos como *P. zophodes* y en mucha menor cuantía *Charadrahyla sp.*

Al mismo tiempo las características ambientales de sitios perturbados son las que estarían limitando la presencia de las otras especies de estudio, ya que estas no tienen la capacidad de adaptarse a estas modificaciones del hábitat. En este mismo sentido es muy probable que otras características que no fueron analizadas en el presente estudio, como resistencia de renacuajos a las mayores temperaturas en el agua (Álvarez y Nicieza, 2002; Broomhall, 2002) y resistencia de larvas y adultos a fertilizantes y pesticidas (Hamer *et al.* 2004; Boone *et al.*, 2007; Echeverría *et al.*, 2007) aplicados en el sitio, también contribuyan a la dominancia de *Ptycohyla zophodes* y a la prácticamente nula presencia de las otras especies.

Con base en los análisis realizados que involucran la relación de respuestas biológicas y de comportamiento de las especies, es posible inferir que las especies analizadas poseen requerimientos de microhábitat específicos que pueden coincidir entre sí. Por ejemplo las características de hábitat para las especies *Charadrahyla nephila* y *Sarcohyla celata*, incluyen: arroyos, preferentemente perenes, con caudales de alrededor de 3m³/seg donde las rocas en los márgenes del arroyo (proporción mayor que 45% del total del suelo) y fondo del arroyo (mayor que 70%) dominen la cobertura del cauce; densidades de bosque superiores a los 1000 árboles por hectárea, áreas basales por encima de los 300 m²/ha y coberturas de dosel de al menos un 90%; con arbustos lo más cercanos posible a las corrientes, de al menos 2 metros de altura, que sirvan como percha con ramas de al menos 1.4 cm de diámetro. Lo antes descrito incluye también las necesidades de microhábitat para *Charadrahyla sp.*, y parcialmente para *Duellmanohyla ignicolor* y *Ptycohyla zophodes*, solo que éstas requieren que en el margen de los arroyos existan también herbáceas, ya que ambas especies requieren perchas de alrededor de 1 cm de diámetro, y para el caso de *D. ignicolor* necesita de herbáceas de al menos 80 cm de altura, sobre las que es común se pose en las hojas. Además estas últimas dos especies toleran rangos de perturbación de hasta 58% de cobertura de dosel (45% para *zophodes*), 1600 árboles/ha con áreas basales de hasta 75m²/ha; y márgenes de río donde se ha reducido en gran medida la altura de arbustos (hasta 70cm) o incluso han sido retirados totalmente y reemplazados por herbáceas.

VII.B.2. Respuesta de los organismos por grados de perturbación

El que no existan diferencias significativas entre los sitios intermedios y conservados en varias características del arroyo (dosel, proporción de rocas, herbáceas y altura de arbustos en la ribera), implica que la ausencia de *Charadrahyla nephila* y *Sarcohyla celata* en sitios intermedios, podría obedecer a circunstancias distintas a características ambientales relacionadas con el arroyo, como la cercanía a sitios de perturbación humana como carreteras o viviendas. La extirpación de dichas especies en los sitios intermedios puede obedecer a distintos fenómenos, por ejemplo, que al ser especies más móviles en alguna etapa de desarrollo (juveniles o reproductivas) sufren altas tasas de mortalidad al cruzar las carreteras cercanas (Smith y Dodd, 2003; Eigenbrod *et al.*, 2008); o que estas especies sean más sensibles a la adición de compuestos químicos procedentes de carreteras (combustibles, metales pesados, aceites minerales). Como el caso de *Lithobates pipiens*, que presenta distintos grados de mortalidad por hidrocarburos y cuyo efecto negativo se maximiza cuando las charcas están expuestas a la luz del sol (Kagan *et al.*, 1985). Además es sabido que la presencia humana, de animales domésticos, ruido y/o iluminación artificial, limitan o inhiben totalmente el comportamiento reproductivo de la *Rana iberica* (Rodríguez-Prieto y Fernández-Juricic, 2005), *Microhyla butleri*, *Rana nigrovittata* y *Kaloula pulchra* (Sun y Narins, 2005). Cualquiera de estos

efectos podría estar jugando en contra de la distribución de las especies *C. nephila* y *S. celata*, por lo que se requiere realizar estudios adicionales para develar que aspectos ambientales son los que limitan la distribución de estas dos especies en sitios intermedios y perturbados.

Por su parte, la marcada diferencia de la estructura de bosque entre los sitios perturbados con respecto a los intermedios-conservados, podría explicar porqué especies del género *Charadrahyla* son sumamente escasas en los sitios perturbados. Estas, por su mayor peso, requieren de perchas de arbustos, oquedades de árboles para refugiarse (no pueden ocultarse tan fácilmente en una herbácea) y en general tienen requerimientos asociados a un bosque maduro (mayores coberturas doselares y volumen de hojarasca), que son provistas por bosques más viejos (con una mayor área basal). En este mismo sentido, lo que podría explicar la presencia de especies como *P. zophodes* y *D. ignicolor* en sitios perturbados en los que se tienen menores densidades de árboles, sería que por su menor tamaño requieren comparativamente de un menor volumen de alimento. Algunos estudios han demostrado que los claros de bosque se relacionan de forma positiva con el crecimiento acelerado de las poblaciones de artrópodos, ya sean organismos saproxílicos, polinizadores y consumidores de retoños (Bouget y Duelli, 2004). Además, otros trabajos determinaron que el incremento de intensidad en la ganadería estaba altamente correlacionado con el incremento de las densidades poblacionales de arácnidos, dípteros y coleópteros en zonas de bosque transformadas en pastizales (Dennis *et al.*, 2008). Esto podría explicar el porque los individuos de *D. ignicolor* que presentan menores LHC en sitios conservados al tener disponible una mayor concentración de posibles presas ganan mas peso, pero por sus menores dimensiones representan mayores valores de condicion corporal.

En este sentido, es importante analizar el caso de *Duellmanohyla ignicolor* y *Ptycohyla zophodes*, que presentan una reacción poco común a la perturbación del hábitat. Diversos estudios han concluido que los anfibios presentan diferentes respuestas a la modificación antropogénica de sus hábitats naturales, pero éstas casi siempre están asociadas con el detrimento de características como: la talla de los organismos (Steinicke *et al.*, 2015), los pesos y condiciones corporales (Semlitsch *et al.*, 1988; Pyastolova y Vershinin, 1999; Sumner *et al.*, 1999; Neckel-Olivera y Gascon, 2006; Steinicke *et al.*, 2015) y la abundancia de individuos (Willson y Dorcas, 2003; Cushman, 2006). Sin embargo, dichas especies muestran que en los sitios perturbados sus condiciones corporales (y pesos para el caso de *D. ignicolor*) son significativamente mayores en comparación con los sitios intermedios; debido a que sus longitudes hocico-cloaca son menores en los sitios perturbados en comparación con los sitios intermedios; es decir los sitios perturbados albergan a organismos más pesados y con mayores reservas que en los sitios intermedios. Aunque es poco común, otros estudios han encontrado respuestas similares (Boone, 2005; Lind, 2008; Delgado-Acevedo y Restrepo, 2008), en estos se determinó que los renacuajos de distintas especies, al ser expuestos a factores estresantes en el agua (aumento de temperatura, adición de químicos, reducción del volumen de agua) son capaces de acelerar su ciclo de vida y tener una metamorfosis anticipada como mecanismo de escape del factor estresante. Lo anterior podría explicar el caso de *D. ignicolor*, donde los sobrevivientes tienen la oportunidad de desarrollarse en un hábitat con pocos competidores lo que da como resultado menos organismos pero con mayores pesos individuales. Esto debería ser tomado con reserva, ya que en los estudios solamente se evaluó la respuesta de aceleración del ciclo metamórfico y las consecuencias en poblaciones adultas solo fueron suposiciones; en este sentido es necesario realizar experimentos enfocados a determinar que sucede con los organismos que aceleran su metamorfosis luego de que salen del agua, para poder esclarecer si

efectivamente es la razón de los mayores pesos y condiciones corporales de algunos organismos en condiciones de perturbación del hábitat.

Otra problemática a la que se enfrentan *Duellmanohyla ignicolor* y *Ptychohyla zophodes*, son sus límites altitudinales conocidos que serían de 1850 msnm (Furbush *et al.*, 2017) y 1500 msnm (Campbell y Duellman, 2000; Delia *et al.*, 2013) respectivamente, lo que quiere decir que dichas especies no pueden acceder a sitios conservados, ya que estos se encuentran a más de 2000 metros de altitud, lo que les coloca en una difícil situación, ya que los sitios a los que tiene acceso están (en menor o mayor medida), perturbados. Considerando que dichas especies se encuentran distribuidas en sitios tanto perturbados como intermedios, se esperaría que de existir sitios conservados en rangos altitudinales menores a 1850 msnm se encontraría en ellos a *P. zophodes* y *D. Ignicolor*. Siendo el problema más serio para las poblaciones de *Duellmanohyla ignicolor* cuyos escasos registros durante este estudio podrían significar que se encuentra al límite de su tolerancia a la perturbación del hábitat.

VII.C. Interacción de variables ambientales con las especies de estudio

La relación de ACP1 (bosque) y ACP3 (alteraciones antropogénicas) es la que mejor explica la agrupación de los sitios y es coincidente con las ANOVAS de las características ambientales de los sitios de estudio según el grado de conservación; es decir lo que define a sitios intermedios y conservados son las características del hábitat asociado a bosques y lo que los diferencia es la distancia a estructuras humanas (carreteras y viviendas). La presencia-ausencia de las especies asociadas a sitios conservados (*Charadrahyla nephila* y *Sarcohyla celata*) esta positivamente relacionada con la cobertura de dosel, densidad de bosque, altura de arbustos en la ribera y la distancia a carreteras y casas; estudios similares han descrito la relación positiva de la abundancia de anfibios con la cobertura doselar y densidad de bosque (Collins y Storfer, 2003; Houlahan y Findlay 2003; Dinehart, 2005). En este mismo sentido, la presencia de *Charadrahyla sp.* en sitios intermedios y sus escasez en sitios perturbados, indica que esta posee necesidades de hábitat muy parecidas a las anteriores, pero al parecer, soporta mejor las presiones adicionales que implican la cercanía con estructuras antropogénicas (contaminación química, lumínica, sonora, mortalidad por carreteras, interferencia humana).

El Análisis de Componentes Principales muestra información valiosa sobre los sitios perturbados, ya que estos se agrupan en función de dos vectores que representan características de sitios antropizados como son: fondo del cauce dominado por materiales como cemento y/o basura, y la altura de herbáceas en la ribera del arroyo, esta última considerada como un indicador confiable de estados sucesionales de postperturbación (Dupuy y Chazdon, 2008). Por último, dos sitios reconocidos como de perturbación intermedia se ubican precisamente en un punto intermedio que no es claramente influenciado ni por las características de sitios conservados ni perturbados, y al mismo tiempo *Charadrahyla sp.* se ubica muy próxima a dichos sitios. Considerando que en base al análisis de varianza entre características ambientales se determinó que los sitios perturbados tienen significativamente un mayor porcentaje de hierba en la ribera y que las ranas pesadas como (*Charadrahyla sp.* y *C. nephila*) demostraron tener una marcada tendencia a utilizar arbustos como perchas (véase [Figura 13](#)~~Figura 14~~), esto podría explicar la distribución limitada de *Charadrahyla sp.*

en ambientes perturbados, está a diferencia de *C. nephila* tolera mejor la cercanía a estructuras antropogénicas y por ello está presente en sitios con perturbación intermedia.

Por su parte, el análisis de correspondencias canónicas muestra que los sitios conservados y las especies que en ellos habitan, están fuertemente influenciadas por la distancia a las estructuras antropogénicas, incluso más que con la densidad de bosque o el caudal; la distancia a estructuras antropogénicas podría considerarse como una medida inversa de la visitación de personas y animales domésticos (Cushman, 2006; Rodríguez y Fernández, 2005) o bien la presión ejercida por contaminación lumínica (Baker y Richardson, 2006) o sonora (Sun y Narins, 2005; Bee y Swanson, 2007) que perturban los ciclos reproductivos de los anfibios. Lo anterior explicaría el por qué las especies de sitios conservados no se encuentran en los sitios perturbados e intermedios, a pesar de que estos últimos no muestran diferencias significativas en cuanto a las variables ambientales relacionadas con arroyos y bosque aledaño (~~Tabla 1~~~~Tabla 1~~ y ~~Tabla 2~~~~Tabla 2~~). En un estudio similar, se determinó que ciertas especies como *Ambystoma jeffersonianum* respondían mejor a características relacionadas con la densidad del área boscosa circundante, mientras que otras como *Rana pipiens* respondían a características negativas como elevados pH y concentración de nitratos en el agua. Siendo los vectores contrarios entre sí; es decir que las características de altas densidades de bosque equivalen a reducidos pH y concentraciones de nitratos en el agua y favorecen la abundancia de la salamandra *A. jeffersonianum* (Dinehart, 2005). Para el presente estudio las características opuestas serían la densidad de bosque y la altura de herbáceas en la rivera que favorecen la abundancia de las especies asociadas a sitios conservados.

VIII. CONCLUSIONES

Todas las especies estudiadas durante la presente investigación demostraron tener diferentes respuestas a la perturbación antropogénica del bosque mesófilo de montaña. Especies como *Charadrahyla nephila* y *Sarcohyala celata* demostraron estar muy asociadas a condiciones de arroyos inmersos en BMM con la menor perturbación antropogénica, limitando su distribución principalmente en los sitios más alejados de las estructuras antropogénicas por lo que pueden ser consideradas como especies indicadoras de la calidad de hábitat en arroyos inmersos en el bosque. La estrategia actual de las Áreas Destinadas Voluntariamente a la Conservación ha contribuido en buena medida a que áreas extensas de bosque permanezcan con las menores alteraciones humanas posibles, favoreciendo no solo a los anfibios sino a toda la fauna que habita el lugar. Esto tendría el doble beneficio de dar continuidad a la conservación del bosque mesófilo en la localidad de La Esperanza y al mismo tiempo permitiría que comunidades vecinas se incorporaran al esquema de la conservación remunerada en aras de alcanzar mayores áreas de conservación interconectadas entre sí. El hecho de que *C. nephila* y *S. celata* hayan mostrado poblaciones saludables en áreas conservadas, lejos de ser considerado como objetivo cumplido de conservación, debería ser interpretado como un primer paso en favor de la protección de la biodiversidad; ya que múltiples factores como el calentamiento global, enfermedades emergentes y la eutrofización pasiva ponen en riesgo incluso a poblaciones de anfibios en áreas conservadas.

Por otra parte *Charadrahyla sp.* demostró ser una especie tolerante a los efectos negativos de la proximidad de estructuras antropogénicas y la cercanía con el hombre. Las características físicas de los sitios intermedios en que fue encontrada son el resultado de estrategia de conservación local, que permite que áreas de bosque cercanas a asentamientos humanos no sean deforestadas pero si están expuestas a los efectos de las carreteras y viviendas cercanas; y si bien, aún falta por determinar que característica(s) específica(s) son las que limitan la distribución de *Charadrahyla nephila* y *Sarcohyala celata* en sitios intermedios, también es necesario reconocer que otras especies no estudiadas a detalle como *Craugastor polymniae*, *Craugastor spatulatus*, *Exerodonta abdivita* e *Incilius spiculatus*, también se benefician de las características de los sitios intermedios y que el estudio posterior de éstas permitirá conocer mejor como gestionar las áreas naturales cercanas a asentamientos humanos y carreteras.

Por último, la situación de *Ptychohyala zophodes* y *Duellmanohyla ignicolor* y su asociación a los sitios perturbados es una situación preocupante, ya que si bien demostraron tener mejores condiciones corporales en sitios perturbados, esto solo es el resultado de su plasticidad y por lo tanto no debemos olvidar que la constante presión a sus hábitats naturales ha propiciado la exclusión de otras especies de anfibios. Además, si han sobrevivido hasta el momento es porque a pesar del detrimento del hábitat, este se encuentra aún inmerso en una matriz de bosque, que por el crecimiento de la población y sus necesidades básicas, disminuye constantemente. En este sentido deben instaurarse medidas que permitan el desarrollo de la comunidad ejerciendo la menor presión posible sobre los ya perturbados hábitats. Las recomendaciones iniciales serían que en la localidad se instaurara una reglamentación que limite en la medida de lo posible la deforestación o cambio de uso de suelo, para beneficio tanto de la fauna silvestre como de los pobladores. En especial debe dársele un trato especial al manejo local de los arroyos, promoviendo su protección a nivel del cauce al conservar la vegetación nativa (en especial los árboles) al menos a 50 metros de la corriente. Cuando esto no sea posible, al menos conservar la mayor cantidad de árboles, arbustos y herbáceas en la rivera de los arroyos, nuevamente en beneficio de los anfibios nativos y del recurso natural (en este caso el agua) de los pobladores.

Si bien la localidad de La Esperanza ya tiene un largo recorrido por la senda de la conservación, y los pobladores en general reconocen la importancia de proteger sus recursos naturales. Es necesario que la comunidad científica y el sector público no escatimen esfuerzos ni recursos para brindar las herramientas tecnológicas, técnicas y económicas, que propicien la conservación y el correcto aprovechamiento de los recursos naturales para beneficio de los pobladores locales y de la sociedad en su conjunto.

IX. LITERATURA CITADA

- Adams, M. 1999. Correlated Factors in Amphibian Decline: Exotic Species and Habitat Change in Western Washington. *The Journal of Wildlife Management*, vol. 63:4, pp. 1162-1171.
- Almazán-Nuñez, R. C., Álvarez-Álvarez, E. A., Ruiz-Gutiérrez, F., Almazán-Juárez, A., Sierra-Morales, P. and Toribio-Jiménez, S. 2018. Biological survey of a cloud forest in southwestern Mexico: plants, amphibians, reptiles, birds, and mammals. *Biota Neotropica*, vol. 18:2, 10 pp.
- Almeralla, C. M., Burrowes, P., y Parra, O. P. 2015. La quitridiomycosis en los anfibios de México: una revisión. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 238-248.
- Álvarez, D. and Nicieza, A. G. 2002. Effects of temperature and food quality on anuran larval growth and metamorphosis. Vol. 16:5, pp. 640-648.
- Badillo-Saldaña, L. M., Ramírez-Bautista, A. and Wilson, L. D. 2016. Effects of establishment of grazing areas on diversity of amphibian communities in tropical evergreen forests and mountain cloud forests of the Sierra Madre Oriental. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. Vol. 87, pp. 133-139.
- Baker, B. J. and Richardson, J. M. L. 2006. The effect of artificial light on male breeding-season behavior in green frogs, *Rana clamitans melanota*. *Canadian Journal of Zoology* vol. 84, pp. 1528–1532.
- Battin, J. 2004. When good animals love bad habitats: ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology* vol. 18, pp. 1482-1491.
- Becker, C. G., Fonseca, C. R., Baptista-Haddad, C. F., Fernandes-Batista, R. & Prado, P. I. 2007. Habitat split and the global decline of amphibians. *Science* vol. 318, pp. 1775-1777.
- Bee, M. A. and Swanson, E.nM. 2007. Auditory masking of anuran advertisement calls by road traffic noise. *Animal Behaviour* vol. 74, pp. 1765-1776.
- Beebee, T. J. y Griffiths, R. A. 2005. The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? *Biological Conservation*, Vol. 125:3, pp. 271-285.
- Bengtsson, J., Nilsson, S. G., Franc, A. and Menozzi, P. 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management*, vol. 132:1, pp. 39-50.
- Bennett, E. M., Carpenter, S. R. and Caraco, N. F. 2001. Human Impact on Erodeable Phosphorus and Eutrophication: A Global Perspective: Increasing accumulation of phosphorus in soil threatens rivers, lakes, and coastal oceans with eutrophication. *BioScience*, vol. 51, pp. 227-234.
- Berrill M., Bertram S., McGillivray L., Kolohon M. and Pauli B. 1994. Effects of low concentrations of forest-use pesticides on frog embryos and tadpoles. *Environmental Toxicology Chemistry*. Vol. 13, pp. 657- 664.
- Bishop, C. A., Mahony, N. A., Struger, P. N. and Pettit, K. E. 1999. Anuran development, density and diversity in relation to agricultural activity in the Holland River watershed, Ontario., Canada (1990-1992). *Environ. Monitoring. Assessment*. vol.57, pp. 21-43.
- Bishop, P. J., Angulo, A., Lewis, J. P., Moore, R.D., Rabb, G. B. and Garcia, M. J. 2012. The Amphibian Extinction Crisis - what will it take to put the action into the Amphibian Conservation

Action Plan? Surveys and perspectives integrating environment & society- IUCN COMMISSIONS. Vol 5:2, pp.59-66.

- Blaustein, A. R. y Wake, D. B. 1995. The puzzle of declining amphibian populations. *Scientific American* vol. 272, pp. 52-57.
- Blaustein, A. R., Bancroft, B. A., 2007. Amphibian population declines: evolutionary considerations. *BioScience*, vol. 57, pp. 437-444.
- Blaustein, A. R., Chivers, D. P., Kats, L. B. and Kiesecker, J. M., 2000. Effects of ultraviolet radiation on locomotion and orientation in roughskin newts (*Taricha granulosa*). *Ethology* vol. 106, pp. 227–234.
- Blaustein, A. R., Wake, D. B. and Sousa, W.P., 1994. Amphibian declines: judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Conservation Biology* vol. 8, pp. 60–71.
- Boone M. D. 2005. Juvenile frogs compensate for small metamorph size with terrestrial growth: overcoming the effects of larval density and insecticide exposure. *Journal of Herpetology* vol. 39, pp. 416-423.
- Boone, M. D., Semlitsch, R. D., Little, E. E. and Doyle, M. C. 2007. Multiple stressors in amphibian communities: effects of chemical contamination, bullfrogs, and fish. *Ecological Society of America*. Vol. 17:1, pp. 291-301.
- Bouget, C. and Duelli, P. 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biological Conservation*; vol.118:3, pp. 281-299.
- Boyer, R. and Grue, C. E., 1995. The need for water quality criteria for frogs. *Environmental Health Perspective*, vol. 103, pp. 352-357.
- Broomhall, S. 2002. The effects of endosulfan and variable water temperature on survivorship and subsequent vulnerability to predation in *Litoria citropa* tadpoles. *Aquatic Toxicology*, vol. 61:3-4, pp. 243-250.
- Bruijnzeel, S. and Hamilton, L. S. 2000. Decision Time for Cloud Forests. UNESCO Division of Water Sciences, Paris. IHP Humid Tropics Programme Series, No. 13, 16 pp.
- Bubb, P., May, I., Miles, L. and Sayer, J. 2004. Cloud Forest Agenda. UNEP-WCMC, Cambridge, UK. Consultado en línea en http://www.unep-wcmc.org/resources/publications/UNEP_WCMC_bio_series/20.htm, accesado el 23 de marzo de 2018. 36 pp.
- Bulger, J. B., Scott Jr., N. J. and Seymour, R. B. 2003. Terrestrial activity and conservation of adult California red-legged frogs *Rana aurora draytonii* in coastal forests and grasslands. *Biological Conservation* vol. 110, pp. 85-95.
- Bunn, S. E., Davies, P. M. and Mosisch, T. D. 2001. Ecosystem measures of river health and their response to riparian and catchment degradation. *Freshwater Biology*, vol. 41:2, pp. 333-345.
- Cáceres-Andrade, S. P. y Urbina-Cardona, J. N. 2009. Ensamblajes de anuros de sistemas productivos y bosques en el Piedemonte Llanero, departamento del Meta, Colombia. *Caldasia*, vol. 31, pp. 175-194.
- Campbell, J. A. and W. E. Duellman. 2000. New species of stream-breeding hylid frogs from the northern versant of the highlands of Oaxaca, Mexico. *Scientific Papers. Natural History Museum, University of Kansas*; vol. 16, pp. 1-28.
- Carlson, D.W. and Groot, A. 1997. Microclimate of clear-cut, forest interior, and small openings in trembling aspen forest. *Agric. For. Meteorol.* Vol. 87, pp. 313-329.
- Carr, L.W. and Fahrig, L. 2001. Effect of road traffic on two amphibian species of differing vagility. *Conservation Biology* vol. 15, pp. 1071-1078.
- Carrier, J. and Beebee, T. J. C. 2003. Recent, substantial, and unexplained declines of the common toad *Bufo* in lowland England, *Biological Conservation* vol. 111:3, pp. 395-399.
- Casma, J. C. 2014. Información extraída del artículo en línea de la FAO, Food and Agriculture Organization of the United Nations. Consultado el 19 de febrero de 2018; <http://www.fao.org/in-action/agronoticias/detail/en/c/499058/>.

- Cavelier, J. and Etter, A. 1996. Deforestation of montane forests in Colombia as a result of illegal plantations of opium (*Papaver somniferum*). In: Churchill, S.P., H.Balslev, E.Forero and J.Luteyn (eds) Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests: Proceedings of the Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium, The New York Botanical Garden, pp. 21-26.
- Caviedes-Solis, I. W., Vázquez-Vega, L. F., Solano-Zavaleta, I., Pérez-Ramos, E., Rovito, S. M., Devitt, T. J., Heimes, P., Flores-Villela, O. A., Campbell, J. A., de Oca, A. N. M. 2015. "Everything is not lost: recent records, rediscoveries, and range extensions of Mexican hylid frogs". *Mesoamerican Herpetology*. Vol. 2, pp. 230-241.
- Cayuela, L., Rey-Benayas, J. M. y Echeverría, C. 2006. Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the Highlands of Chiapas, Mexico (1975-2000). *Forest Ecology and Management* vol. 226, pp. 208-218.
- Collins, J. P. and Crump, M. L. 2009. *Extinction in Our Times: Global Amphibian Decline*. Oxford, Oxford University Press. 304 pp.
- Collins, J. P. and Storfer, A. 2003. Global amphibian declines: sorting the hypothesis. *Diversity and Distributions*, vol. 9, pp. 89-98.
- CONAGUA, 2016. Comisión Nacional del Agua, México. Página de consulta de la red de estaciones climatológicas nacionales. <http://smn.cna.gob.mx/es/informacion-climatologica-ver-estado?estado=oax;estacion-climatologica-numero-00020273>. Consultado el 24 de octubre de 2016.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* vol. 199, pp. 1302-1310.
- Cottam, G. and Curtis, J. T. 1956. The use of distance measures in phyto-sociological sampling. *Ecology*; *Ecological Society of America*. Vol. 37: 451-460.
- Crump, M. L., Hensley, F. R. y Clark, K. L. 1992. Apparent declines of the Golden toad: underground or extinct? *Copeia*, 2: 413-420.
- Cruz-Lara, L.E., Lorenzo, C., Soto-Pinto, L., Naranjo, E. y Ramírez-Marcial, N. 2004. Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* Vol. 20:1, pp. 63-81.
- Cushman, S. 2006. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus. *Biological Conservation*, vol. 128, pp. 231-240.
- Czech, B., Krausman, P. R. and Devers, P. K. 2000. Economic associations among causes of species endangerment in the United States. *BioScience* vol: 50, pp. 593-601.
- Dale, V. H. and Polasky, S. 2007. Measures of the effects of agricultural practices on ecosystem services. *Ecological Economics*. Vol. 64:2, pp. 286-296.
- de la Torre-Loranca, M., Cázares-Hernández, E. and Canseco-Márquez, L. 2017. Other Contributions - Distribution Notes. *Mesoamerican Herpetology*. Vol. 4:3, pp. 662-663.
- Delfino, M. 2005. The past and future of extant amphibians. *Science* vol. 308, pp. 49-50.
- Delgado-Acevedo, J. and Restrepo, C. 2008. The contribution of habitat loss to changes in body size, allometry, and bilateral asymmetry in two *Eleutherodactylus* frogs from Puerto Rico. *Conservation Biology*, vol. 22, pp. 773-782.
- Delia, J. R. J., Whitney, J. L. and Burkhardt, T. 2013. Rediscovery of 'lost' treefrogs from the Oaxacan highlands of Mexico. *Biodiversity and Conservation*; vol. 22:6-7, pp.1405-1414.
- de Maynadier, P. G. and Hunter Jr., M. L. 1995. The relationship between forest management and amphibian ecology: a review of the North American literature. *Environmental Reviews* vol. 3, pp. 230-261.
- de Maynadier, P. G. and Hunter Jr., M. L. 1999. Forest canopy closure and juvenile emigration by pool-breeding amphibians in Maine. *Journal of Wildlife Management* vol. 63, pp. 441-450.

- Dennis, P., Skartveit, J., McCracken, D. I., Pakeman, R. J., Beaton, K., Kunaver, A. and Evans, D.M. 2008. The effects of livestock grazing on foliar arthropods associated with bird diet in upland grasslands of Scotland. *Journal of Applied Ecology*, 45, 279-287
- Dinehart, S. K. 2005. The effects of disturbance on aquatic breeding amphibians within the Cuyahoga Valley National Park. A Thesis presented to the Graduate Faculty of the University of Akron. pp. 82.
- Duellman, W. E. 1961. Descriptions of two new species of frogs, genus *Ptychohyla*. Studies of American hylid frogs, V. University of Kansas Publications. Museum of Natural History vol. 13, pp. 349-357.
- Duellman, W. E. 1970. The Hylids Frogs of Middle America, volume II. Monograph of the Museum of Natural History, the University of Kansas. 753 pp.
- Dupuy, J. M. and Chazdon, R. L. 2008. Interacting effects of canopy gap, understory vegetation and leaf litter on tree seedling recruitment and composition in tropical secondary forests. *Forest Ecology and Management*; Vol. 255:11, pp. 3716-3725.
- Earl, J. E. and Semlitsch, R. D. 2015. Importance of forestry practices relative to microhabitat and microclimate changes for juvenile pond-breeding amphibians. *Forest Ecology and Management* vol. 357, pp. 151-160.
- Echeverría, C., Cayuela, R. H. Manson, D. A. Coomes, A. Lara, J. M. Rey-Benayas, A. C. Newton. 2007. Spatial and temporal patterns of forest loss and fragmentation in Mexico and Chile. In: Newton A.C. (ed.) *Biodiversity Loss and Conservation in Fragmented Landscapes: The Forests of Montane Mexico and Temperate South America*. CAB International.
- Eigenbrod, F., Hecnar, S. J. and Fahrig, L. 2008. The relative effects of road traffic and forest cover on anuran populations. *Biological Conservation* 141, pp. 35-46.
- Etter, A. y vanWyngaarde, W. 1999. Población y transformación de los paisajes de la región andina en Colombia. In: III Simposio Internacional de Desarrollo Sustentable de Montañas: entiendo las interfaces ecologicas para la gestión de los paisajes culturales en los Andes. pp 239-248.
- Fahrig, L. and Grez, A. 1996. Populations spatial structure, human-caused landscape changes and species survival. *Revista Chilena de Historia Natural* vol. 69, pp. 5-13.
- Feder, M. E. and Burggren, W. W. 1992. *Environmental Physiology of the Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago, U.S.A. 472 pp.
- Ficetola, G. F. and De Bernardi, D. 2004. Amphibians in a human-dominated landscape: the community structure is related to habitat features and isolation. *Biological Conservation* number 119, pp. 219-230.
- Furbush, R., Caviades-Solis, I. W., Méndez-de la Cruz, F. R. and Leaché, A. D. 2017. Missing in action for nearly 50 years: rediscovery of the Mexican treefrog *Duellmanohyla ignicolor* (Anura: Hylidae). *Mesoamerican Herpetology*; vol. 4:1, pp. 119-127.
- García-Vázquez, U. O., Canseco-Márquez, L., Aguilar-López, J. L., Solano-Zavaleta, I. and Maceda-Cruz, R. J. 2009. Noteworthy Records of Amphibians and Reptiles from Puebla, México. *Herpetological Review* Vol. 40:4, pp. 467-470.
- Gibbs, J. P., 1998. Amphibian movements in response to forest edges, roads, and streambeds in southern New England. *Journal of Wildlife Management* vol. 62, pp. 584-589.
- Gillespie, G. R., Howard, S., Stroud, T. J., Hassanah, A. U., Lardner, B., Scroggie, P. M., Kusrini, M. and Campling, M. 2015. Responses of tropical forest herpetofauna to moderate anthropogenic disturbance and effects of natural habitat variation in Sulawesi, Indonesia. *Biological Conservation* vol. 192, pp. 161–173.
- Goldberg, R. and Triplett, T. 1997. *Murky waters: environmental effects of aquaculture in the United States*, The Environmental Defense Fund, Nueva York. 199 pp.
- Goldewijk, K. K. and Ramankutty, N. 2010. Land use changes during the past 300 years. *Land use, land cover and soil sciences*. Vol 1, 19 pp.

- González-Medrano, F. 2004. Tierra de ríos y montañas. En: Robles, G.P., E. Ezcurra, E. Peters, E. Pallares y A. Ezcurra (Comps.). La Gran Provincia Natural Tamaulipeca. Gobierno del Estado de Tamaulipas. Agrupación Sierra Madre. Tamaulipas, México, pp. 41-64.
- Goodland, T. and Healey, J. L. 2001. The invasion of Jamaican montane rainforests by the Australian tree *Pittosporum undulatum*. Consultado de la página: <http://www.bangor.ac.uk/~%7Eafs101/iwpt/pittorep.doc>, accesado el 14 de mayo de 2018. 12 pp.
- Grubb, P. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* vol. 8, pp. 83-107.
- Gual-Díaz, M. y Mayer-Goyenechea, I. G. 2016. Anfibios en el bosque mesófilo de montaña en México. In *Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo* (M. Gual-Díaz & A. RendónCorrea, comps.). CONABIO, México, D.F., pp. 249–261.
- Gual-Díaz, M. y Rendón-Correa, A. 2014. *Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 352 pp.
- Hadden, S. A. and Westbrooke, M. E. 1996. Habitat relationships of the herpetofauna of remnant buloke woodlands of the Wimmera Plains, Victoria. *Wildlife Research* vol 23, pp. 363-372.
- Hamer, A. J. and McDonnell, M. J. 2008. Amphibian ecology and conservation in the urbanising world: A review. Australian Research Centre for Urban Ecology, Royal Botanic Gardens, Melbourne c/o School of Botany, University of Melbourne, Parkville, Victoria 3010, Australia. pp. 3-10.
- Hamer, A. J., Makings, J. A., Lane, S. J. and Mahony, M. J. 2004. Amphibian decline and fertilizers used on agricultural land in south-eastern Australia. *Agriculture, Ecosystems and Environment* vol. 102, pp. 299-305.
- Hamilton, L. S., Juvik J. O. y Scatena. F. N. 1995. *Tropical Montane Cloud Forests*. Ecological Studies 110. Springer Verlag. Nueva York
- Hansen, A. J., R. Rasker, B. Maxwell, J. J. Rotella, J. D. Johnson, A. W. Parmenter, U. Langner, W. B. Cohen, R. L. Lawrence, and M. P. V. Kraska. 2002. Ecological causes and consequences of demographic change in the New West. *BioScience* 52:151-162.
- Healey, M. R. 1998. The Impact of Native and Exotic Fish on the Early Life History Stages of Frogs in Wetlands. B App Sc (Hons) thesis, School of Science and Technology, Charles Sturt University, Wagga Wagga, NSW, 64 pp.
- Hels, T. and Buchwald, E. 2001. The effect of road kills on amphibian populations. *Biological Conservation*. Vol. 99, pp. 331-340.
- Hernández-Ordóñez, O., Urbina-Cardona, N. and Martínez-Ramos, M. 2005. Recovery of amphibian and reptile assemblages during old-field succession of tropical rain forests biotropical. *The scientific Journal of the ATBC*, vol. 47:3, pp. 377-388.
- Heyer, W. R., M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek, y M. S. Foster. 1994. *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC; 364 pp.
- Hoang, V. S., Baas, P., Keßler, P. K. J., Slik, J. W. F., Ter Steege, H. and Raes, N. 2011. Human and environmental influences on plant diversity and composition in Ben En National Park, Vietnam. *J. Trop. For. Sci.* Vol. 23, pp. 328-337.
- Houlahan, J. E. and Findlay, C. S. 2003. The effects of adjacent land use on wetland amphibian species richness and community composition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* vol. 60, pp. 1078-1094.
- Houlahan, J. E., Findlay, C. S., Schmidt, B. R., Meyer, A. H. and Kuzmin, S. L. 2000. Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* vol. 404, pp. 752– 755.

- Hovick, T. J., Elmore, R. D., Dahlgren, D. K., Fuhlendorf, S. D. and Engle, D. M. 2014. Evidence of negative effects of anthropogenic structures on wildlife: a review of grouse survival and behaviour. *Journal of Applied Ecology*, vol. 51, 1680-1689.
- Hussain, Q. A. and Pandit, A. K. 2012. Global amphibian declines: a review *International Journal of Biodiversity and Conservation* vol. 4, pp. 348-357.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía) 2007. Carta de uso de suelo y vegetación. Serie IV, escala 1: 250 000. México. Consultado en línea desde: <http://www.beta.inegi.org.mx/app/mapas/?tg=3456/usosuelo/vegetacion/BMM>, accesado el 24 de octubre de 2017.
- Isaacs, P. and Urbina, J. N. 2011. Anthropogenic disturbance and edge effects on anuran ensembles inhabiting Cloud Forest fragments in Colombia. *Natureza e Conservação: Brazilian Journal of Nature Conservation* vol. 9, pp. 39-46.
- IUCN, 2017. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. The IUCN Red List of Threatened Species; version 2017-3. <http://www.iucnredlist.org/>. Accesado el 6 de marzo de 2017.
- Jansen, A. and Healey, M. 2003. Frog communities and wetland condition: relationships with grazing by domestic livestock along an Australian floodplain river. *Biological Conservation*, vol. 109, pp. 207-219.
- Jensen, J. B. and Camp, C. D. 2003. Human exploitation of amphibians: direct and indirect impacts. In: Semlitsch, R.D. (Ed.), *Amphibian Conservation*. Smithsonian Institution, Washington, DC, pp. 199–213.
- Jochimsen, D. M., Peterson, C. R., Andrews, K. M. and Gibbons, J. W. 2004. A literature review of the effects of roads on amphibians and reptiles and the measures used to minimize those effects. Idaho Fish and Game Department USDA Forest Service; First edition; 79 pp.
- Johnson, P. T. J. and Carpenter, S. R. 2009. Infectious Disease Ecology: Effects of Ecosystems on Disease and of Disease on Ecosystems, *Journal of Archaeological Science*, vol. 36, pp. 2882-2883.
- Johnson, P. T., Chase, J. M., Dosch, K. L., Hartson, R. B., Gross, J. A., Larson, D. J., Sutherland, D. R. and Carpenter, S. R. 2007. Aquatic eutrophication promotes pathogenic infection in amphibians. *The National Academy of Sciences of the USA*. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0707763104. Vol. 104:40, 6 pp.
- Kagan, J., Kagan, E. D., Kagan, I. A., Kagan, P. A. and Quigley, S. 1985. The phototoxicity of non-carcinogenic polycyclic aromatic hydrocarbons in aquatic organisms. *Chemosphere*, vol. 14:11–12, pp. 1829-1834.
- Kappelle, M. 1996. Los bosques de roble (*Quercus*) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Biodiversidad, Ecología, Conservación y Desarrollo*. Instituto de biodiversidad y Universidad de Amsterdam. Wageningen.
- Kappelle, M. and Brown, A. D. (eds). 2001. *Bosques nublados del neotrópico*. Instituto Nacional de la Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 704 pp.
- Kiesecker, J. M. 2003. Invasive species as a global problem: toward understanding the worldwide decline of amphibians. In: Semlitsch, R.D. (Ed.), *Amphibian Conservation*. Smithsonian Institution, Washington, DC, pp. 113–126.
- Kiesecker, J. M., Blaustein, A. R., Belden, L. K. 2001. Complex causes of amphibian population declines. *Nature* vol. 410, pp. 681–684.
- Kinzig, A. P. and Grove, J. M., 2001. Urban–suburban ecology. In: Levin, S.A. (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego, pp. 733–745.
- Knutson, M. G., Sauer, J. R., Olsen, D. A., Mossman, M. J., Hemesath, L. M. and Lannoo, M. J. 1999. Effects of landscape composition and wetland fragmentation on frog and toad abundance and species richness in Iowa and Wisconsin. *USA Conservation Biology* vol. 13, pp. 1437–1446.
- Kolozsvary, M.B. and Swihart, R.K. 1999. Habitat fragmentation and the distribution of amphibians: patch and landscape correlates in farmland. *Canadian Journal of Zoology* vol. 77, pp. 1288-1299.

- Lambin, E. F. 1999. Monitoring forest degradation in tropical regions by remote sensing: some methodological issues. *Global Ecology and Biogeography*, vol. 8:3-4, pp. 191-198.
- Laurance, W. F., Goosem, M. and Laurance, S. G. W. 2009. Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends Ecol. Evol.* Vol. 24, pp. 659–669.
- Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C., Gascon, C., Bierregaard, R. O., Laurance, S. G. and Sampaio, E. 2002. Ecosystem Decay of amazonian Forest Fragments: a 22-Year investigation. *Conservation Biology* vol. 16:3, pp. 605- 618.
- Lind, M. I., Persbo F. and Johansson F. 2008. Pool desiccation and developmental thresholds in the common frog, *Rana temporaria*. *P Roy Soc B* 275: 1073–1080.
- Lips K. R. y Reaser J. K. 1999. El Monitoreo de anfibios en América Latina Un manual para coordinar esfuerzos. Descargado de: <http://amphibiaweb.org/resources/Anfibios.pdf>, accesado el 18 de mayo de 2017, edición única, 42 pp.
- Lips, K. R. 2014. A tale of two lineages: unexpected, long-term persistence of the amphibian-killing fungus in Brazil. *Journal of Molecular Ecology*. Vol. 23, 747-749.
- Lips, K. R., Mendelson, J. R., Muños, A.A., Canseco, L.M., Mulcahy, D.G., 2003. Amphibian Population Declines in Montane Southern Mexico: Resurveys of Historical Localities. Department of Zoology, Southern Illinois University, Carbondale, IL 62901-6501, USA. pp 1-10.
- Lira-Noriega, A., Guevara, S., Laborde, J., and Sánchez-Ríos, G. 2007. Composición florística en potreros de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Acta Botanica Mexicana*, vol. 80, pp. 59-87.
- Lodé, T. 2000. Effect of a motorway on mortality and isolation of wildlife populations. *Ambio*. Vol 29, pp. 163-166.
- Loman, J. and Lardner, B. 2006. Does pond quality limit frogs *Rana arvalis* and *Rana temporaria* in agricultural landscapes? A field experiment. *Journal of Applied Ecology*. Vol. 43, pp. 690-700.
- Maerz, J. C., Blossey, B. and Nuzzo, V. 2005. Green frogs show reduced foraging success in habitats invaded by Japanese knotweed. *Biodiversity and Conservation* vol. 14, pp. 2901–2911.
- Marsh, D. M. and Trenham, P. C. 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology* vol. 15, pp. 40-49.
- McCain, C. M., 2010. Global analysis of reptile elevational diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* Vol. 19, pp. 541-553.
- McDonnell, M. J. and Pickett, S. T. A. 1993. *Humans as Components of Ecosystems: Subtle Human Effects and the Ecology of Populated Areas*. Springer-Verlag, New York. 364 pp.
- McKinney, M. L. 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience* vol. 52, pp. 883–890.
- McKinney, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* vol. 127, pp. 247–260.
- Mendelson, J. R. and Campbell, J. A. 1999. The taxonomic status of populations referred to *Hyla chaneque* in southern Mexico, with the description of a new treefrog from Oaxaca. *Journal of Herpetology* vol. 33, pp. 80-86.
- Mensing, D. M., Galatowitsch, S. M. and Tester, J. R. 1998. Anthropogenic effects on the biodiversity of riparian wetlands of a northern temperate landscape. *Journal of Environmental Management* vol. 53, pp. 349-377.
- Messerli, P. 2000. Tropical Mountain Forests – myths and realities of conservation and development. In: *Mountain Forests and Sustainable Development*. Mountain Agenda, CDE, University of Berne, Switzerland. pp 31-32.
- Miranda, J. P. and Andrade, G. V. 2003. Seasonality in Diet, Perch Use, and Reproduction of the Gecko *Gonatodes humeralis* from Eastern Brazilian Amazon. *Journal of Herpetology*, vol. 37:2, pp. 433-438.
- Morisita, M. 1954. Estimation of population density by spacing method. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E.* vol. 1, pp. 187-197.

- Neckel-Oliveira, S. and Gascon, C. 2006. Abundance, body size and movement patterns of a tropical treefrog in continuous and fragmented forests in the Brazilian Amazon. *Biological Conservation*, vol. 128, pp. 308-315.
- Olander, L.P., Scatena, F. N. and Silver, W. L. 1998. Impacts of disturbance initiated by road construction in a subtropical cloud forest in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* Vol. 109:1-3, pp. 33-49.
- Pagdee, A., K., and Daugherty, P. J. 2007. What Makes Community Forest Management Successful: A Meta-Study From Community Forests Throughout the World. *Society & Natural Resources*, vol. 19:1, pp. 33-52.
- Pardini, R., Faria, D., Accacioa, G. M., Laps, R. R., Mariano-Neto, E., Paciencia, M. L. B., Dixoc, M., Baumgarten, J. 2009. The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: A multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. *Biological Conservation*. Vol. 142:6, pp. 1178-1190.
- Patrick, D. A., Hunter Jr., M. L., Calhoun, A. J. K. 2006. Effects of experimental forestry treatments on a Maine amphibian community. *Forest Ecology and Management*; vol. 234:1-3 pp. 323-332.
- Paul, M. J. and Meyer, J. L. 2001. Streams in the urban landscape. *Annual Review of Ecology and Systematics* vol. 32, pp. 333-365.
- Pfaff, A. S. P. 1996. GAT drives deforestation in the Brazilian Amazon? Evidence from Satellite and Socioeconomic data. Columbia University, department of Economics, New York. Discussion Paper Series no. 9596-27.
- Piha, H. 2006. Impacts of Agriculture on Amphibians at Multiple Scales. Academic dissertation. Department of Biological and Environmental Sciences Faculty of Biosciences University of Helsinki Finland. 39 pp.
- Piha, H., Luoto, M., Piha, M. and Merilä, J. 2007. Anuran abundance and persistence in agricultural landscapes during a climatic extreme. *Global Change Biology*. Vol. 13, pp. 300-311.
- Pineda, E., and Halffter, G. 2003. Species diversity and habitat fragmentation: Frogs in a tropical montane landscape in México. *Biological Conservation*, Vol. 117, pp. 499-508.
- PNUMA, 2010. Programa de las naciones unidas para el medio ambiente. Perspectivas del medio ambiente de América Latina y el Caribe. <http://www.pnuma.org/biodiversidad/Documentos/Latin%20America%20in%20Spanish.pdf>, accesado el 25 de marzo de 2017.
- Pope, S. E., Fahrig, L. and Merriam, H. G., 2000. Landscape complementation and metapopulation effects on leopard frog populations. *Ecology* vol. 81, pp. 2498-2508.
- Porej, D., Micacchion, M. and Hetherington, T. E. 2004. Core terrestrial habitat for conservation of local populations of salamanders and wood frogs in agricultural landscapes. *Biological Conservation* vol.120 pp. 399-409.
- Pyastolova, O. A. and Vershinin, V. L. 1999. Some cytological features of *Rana arvalis* Nilss. Frogs on the territory of the Eastern Ural radioactive trace. *Russian Journal of Ecology*, vol. 30, pp. 30-35.
- Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa y G. Williams-Linera. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in Montane Rain Forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* num. 154, pp. 311-326.
- Ray, N., Lehmann, A. and Joly, R., 2002. Modelling spatial distribution of amphibian populations: a GIS approach based on habitat matrix permeability. *Biodiversity and Conservation* vol. 11, pp. 2143-2165.
- Reid, W. V., Mooney, H. A., Cropper, A., Capistrano, D., Carpenter, S. R., Chopra, K., Dasgupta, P., Dietz, T., Duraiappah, A. K., Hassan, R., Kaspersen, R., Leemans, R., May, R. M., McMichael, T. A. J., Pingali, P., Samper, C., Scholes, R., Watson, R. T., Zakri, A.H., Shidong, Z., Ash, N. J., Bennett, E., Kumar, P., Lee, M. J., Raudsepp-Hearne, C., Simons, H., Thonell, J., and Zurek, M. B. 2005. Millennium Ecosystem Reports, second edition. Island Press, Washington, DC. Available at

www.millenniumassessment.org/documents/ document.356.aspx.pdf, accesado el 23 de abril de 2018, 155 pp.

- Relyea, R. A., Schoeppner, N. M. and Hoverman, J. T. 2005. Pesticides and amphibians: the importance of community context. *Ecological Applications*, Ecological Society of America. Vol. 15, pp.1125-1134.
- Robertson, A. I., Healey, M. R. and King, A. J. 1997. Experimental manipulations of the biomass of introduced carp (*Cyprinus carpio*) in billabongs. II. Impacts on benthic properties and processes. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* vol 48, pp. 445-454.
- Rodda, G. H., Perry, G., Rondeau, R. J. and Lazell, J. 2001. The densest terrestrial vertebrate. *Journal of Tropical Ecology* vol. 17, pp. 331-338.
- Rodríguez-Prieto, I. and Fernandez-Juricic, E. 2005. Effects of direct human disturbance on the endemic Iberian frog *Rana iberica* at individual and population levels. *Biological Conservation* vol. 123, pp. 1-9.
- Rothermel, B. B. and Semlitsch, R. D. 2002. An experimental investigation of landscape resistance of forest versus old-field habitats to emigrating juvenile amphibians. *Conservation Biology* vol. 16, pp. 1324–1332.
- Rubbo, M. J. and Kiesecker, J. M. 2005. Amphibian breeding distribution in an urbanized landscape. *Conservation Biology* vol. 19, pp. 504-511.
- Ruiz-Jiménez, C.A., Téllez-Valdés O. y Luna, V. I. 2012. Clasificación de los bosques mesófilos de montaña de México: afinidades de la flora. *Revista Mex. Biodivers.* Vol. 83, pp.1110-1144.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México. 432 p.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* vol. 35, pp. 25-44.
- Santos, G. B. 2004. *Ptycohyla zophodes* The IUCN Red List of Threatened Species 2004, accesado el 12 de septiembre de 2017: e.T55919A11392007. <http://www.iucnredlist.org/details/55919/0>.
- Santos, G. B., Muñoz, A. A. y Canseco, L. M. 2004. *Duellmanohyla ignicolor*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004: .T55308A11287783. <http://www.iucnredlist.org /details/55308/0>, accesado el 12 de septiembre de 2017.
- Santos-Barrera, G. y Canseco-Márquez, L. 2004(a). *Charadrahyla nephila*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T55577A11321043. <http://www.iucnredlist.org /details/55577/0>, accesado el 12 de septiembre de 2017.
- Santos-Barrera, G. y Canseco-Márquez, L. 2004(b). *Plectrohyla celata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T55438A11311593. <http://www.iucnredlist.org /details/55438/0>, accesado el 12 de septiembre de 2017.
- Schadt, S., Knauer, F., Kaczensky, P., Revilla, E., Wiegand, T. and Trepl, L. 2002. Rule-based assessment of suitable habitat and patch connectivity for the Eurasian Linx. *Ecological Applications* vol. 12, pp. 1469-1483.
- Semlitsch, R. D., Scott, D. E. and Pechmann, J. H. K. 1988. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. *Ecology* 69: 184–192.
- Semlitsch, R. D., Todd, B. D., Blomquist, S. M., Calhoun, A. J. K., Gibbons, J. W., Gibbs, J. P., Graeter, G. J., Harper, E. B., Hocking, D. J., Hunter Jr., M. L., Patrick, D. A., Rittenhouse, T. A. G. and Rothermel, B. B. 2009. Effects of timber harvest on amphibian populations: understanding mechanisms from forest experiments. *Bioscience* Vol. 59, pp. 853-862.
- Shannon, C. E. and Weaver, W. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University Illinois Press, Urbana, IL.
- Sherwood, B., Cutler, D. F. and Burton, J.A. 2003. *Wildlife and roads: the ecological impact*. Imperial College Press, 299 pp.
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of Diversity. *Nature* vol. 163, pp. 688.

- Singh, V. P. 1993. Handbook of Hydrology. New York: McGraw-Hill, vol. 1, second edition; 1440 pp.
- Sinsch, U. 1992. Structure and dynamics of a natterjack toad metapopulation (*Bufo calamita*). – Oecologia vol. 90, pp. 498-499.
- Skelly, D. K., Werner, E. E. and Cortwright, S. A. 1999. Long-term distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage. Ecology 80, pp. 2326–2337.
- Smith, L. and Dodd Jr. C. K. 2003. Wildlife mortality on U.S. highway 441 across Paynes Prairie, Alachua County, Florida. Florida Scientist vol. 66, pp. 128-140.
- Smith, M. A. and Green, D. M., 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? Ecography vol. 28, pp. 110-128.
- Snodgrass, J. W., Casey, R. E., Joseph, D. and Simon, J. A. 2008. Microcosm investigations of stormwater pond sediment toxicity to embryonic and larval amphibians: variation in sensitivity among species. Environmental Pollution vol. 154, pp. 291-297.
- Stadtmuller, T. 1987. Cloud Forests in the Humid Tropics. A bibliographic review. United Nations University, Tokyo and CATIE, Turrialba, Costa Rica. 16 pp.
- Steinicke, H., Gruber, B., Grimm, A., Grosse, W. and Henle, K. 2005. Morphological shifts in populations of generalist and specialist amphibians in response to fragmentation of the Brazilian Atlantic forest. Nature Conservation, vol. 13, pp. 47-59.
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S. L., Fischman, D. L. and Waller, R. W. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. Science vol. 306, pp. 1783-1786.
- Suazo, O. I. 2009. Efectos de la conversión del bosque tropical caducifolio a mosaicos agrícolas sobre ensamblajes herpetofaunísticos. Universidad Nacional Autónoma de México. Posgrado en ciencias biomédicas. 123 pp.
- Sullins, M. J., Theobald, D. T., Jones, J. R. and Burgess, L. M. 2002. Lay of the land: ranch land and ranching. R. L. Knight, W. C. Gilgert, and E. Marston, editors. Ranching west of the 100th meridian. Island Press, Washington, D.C. Pp. 25-31.
- Sumner, J., Moritz, C. and Shine, R. 1999. Shrinking forest shrinks skink: morphological change in response to rainforest fragmentation in the prickly forest skink (*Gnypetoscincus queenslandiae*). Biological Conservation, vol. 91, pp. 159-167.
- Sun, J. W. C. and Narins, P. A. 2005. Anthropogenic sounds differentially affect amphibian call rate. Biological Conservation vol. 121, pp. 419-427.
- Tabarelli, M. and Peres, C. A. 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. Biological Conservation; vol. 106:2, pp. 165-176.
- Thurgate, N. Y. and Pechmann, J. H. K. 2007. Canopy closure, competition, and the endangered dusky gopher frog. Journal of Wildlife Management vol. 71, pp. 1845-1852.
- Toal, K. R. and Mendelson, J. R. 1995. A new species of Hyla (Anura: Hylidae) from cloud forest in Oaxaca, Mexico, with comments on the status of the Hyla bistincta group. Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas vol. 174, pp. 1-20.
- Trenham, P. C. and Shaffer, H. B. 2005. Amphibian upland habitat use and its consequences for population viability. Ecological Applications 15, pp. 1158–1168.
- Trombulak, S. C. and Frissell, C. A. 2001. Review of Ecological Effects of Roads on Terrestrial and Aquatic Communities. Conservation Biology, vol. 14:1, pp.18-30.
- Uusivuori, J., Lehto, E. and Palo, M. 2002. Population, income and ecological conditions as determinants of forest area variation in the tropics. Global Environmental Change vol. 12, pp. 313-323.
- Van-Vleet, E., Barton-Bray, D and Dúran, E. 2016. Knowing but not knowing: Systematic conservation planning and community conservation in the Sierra Norte of Oaxaca, México. Land Use Policy, vol. 59, pp. 504-515.

- Vasconcelos, D. and Calhoun, A. J. K. 2004. Movement patterns of adult and juvenile *Rana sylvatica* (LeConte) and *Ambystoma maculatum* (Shaw) in three restored seasonal pools in Maine. *Journal of Herpetology*. Vol. 38, pp. 551-561.
- Verschuyf, J., Riffell, S., Miller, D. and Wigley, T. B., 2011. Biodiversity response to intensive biomass production from forest thinning in North American forests a meta-analysis. *Forestry Ecology Management* vol. 261, pp. 221-232.
- Vitt, L. J. and Caldwell, J. P. 2001. The effects of logging on reptiles and amphibians of tropical forests. *The Cutting Edge: Conserving Wildlife in Logged Tropical Forests*. Pp. 239-259.
- Vitt, L. J. and Caldwell, J. P. 2014. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Ed Elsevier fourth edition, 749 pp.
- Vos, C. C. and Chardon, J. P. 1998. Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis*. *Journal of Applied Ecology* vol. 35, pp. 44-56.
- Wake, D. B. 1998. Action on amphibians. *Trends in Ecology and Evolution* vol. 13 pp.379-380.
- Wake, D. B., Koo, M. S., Vredenburg, V., Blackburn, D. C., Cannatella, D., Chang, A. T., Catenazzi, A., Gross, J., Halliday, T., Spencer, C. L. and Summers, K. 2018. Obtenido de la página web: < <https://amphibiaweb.org/about/index.html> > Universidad de California, Berkeley, CA, EE. Accesado el 28 de mayo de 2018.
- Wells, K. D., 2007. *The ecology and behaviour of amphibians*. University of Chicago Press, USA. First edition, 1400 pp.
- Werner, E. E., Skelly, D. K., Relyea, R. A. and Yurewicz, K. L. 2007. Amphibian species richness across environmental gradients. *Oikos* vol. 116, pp. 1697–1712.
- Whiles, M. R., Lips, K. R., Pringle, C. M., Kilham, S. S., Bixby, R. J., Brenes, R., Connelly, S., Colon-Gaud, J. C., Hunte-Brown, M., Huryn, A., D., Montgomery, C. and Peterson, S. 2006. The effects of amphibian population declines on the structure and function of Neotropical stream ecosystem. *Frontiers in Ecology and the Environment* vol. 1, pp. 27-34.
- White, A. W. and Pyke, G. H. 1999. Past distribution of *Litoria aurea* and *Litoria castanea* in the Bathurst-Orange area of New South Wales. *Herpetofauna* vol. 29, pp. 2-9.
- Williams-Linera, G. 2002. Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiv. Cons.* 11:1825-1843.
- Willson, J. D. and Dorcas, M. E., 2003. Effects of habitat disturbance on stream salamanders: implications for buffer zones and watershed management. *Conservation Biology* vol. 17:3, 763–771.
- Windmiller, B. and Calhoun, A. J. K. 2007. Conserving vernal pool wildlife in urbanizing landscapes. In: Calhoun, A.J.K., de Maynadier, P.G. (Eds.), *Science and Conservation of Vernal Pools in Northeastern North America*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 233–251.
- Xu, Q. and Oldham, R. S. 1997. Lethal and sublethal effects of nitrogen fertilizer ammonium nitrate on common toad (*Bufo bufo*) tadpoles. *Environmental Contamination Toxicology*, vol. 32, pp. 298-303.

X. ANEXOS

Anexo 1. Hoja de campo para recabar información de los organismos por transecto

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL / CIDIIR Oaxaca
HOJA DE CAMPO para MEDICIONES POR TRANSECTO
 Municipio de Santiago Comaltepec, localidad de La Esperanza C.

Hora de inicio: ____ : ____ : ____ Hora de término: ____ : ____ : ____ Fecha: ____ / ____ / 2017
 Inicio: ____ % / ____ °C Término: ____ % / ____ °C Fase lunar ____ de ____
 Sitio muestreo: ____ Hoja ____ de ____

Specie	Hora	Coordenadas	Marca/ Altitud	Actividad	Temperaturas		Long. H-C	Pesos Ind./bolsa	M S	Edad	Sustrato hallazgo	Altura/ distancia	Grosor Rama	% Hum.	Temp. Amb	Tiempo/ nubosidad	
					T B	T S											
0	Cm, Dl, Pz, Pc, ls	24 hrs.		GPS/ máx/mín	Observación pendiente, ocultando, separándose	°C	°C	cm	E/S	M	Ad. Sa, Ju, Miet	forma, masa, hoja, etc. Tribolium, mujeta, etc.	cm	cm	%	°C	disparidad, Biotina, etc. %
1																	
2																	
3																	
4																	
5																	
6																	
7																	
8																	
9																	

Observaciones: _____

Punto	Coordenadas	Marca / Altitud	Profundidad cauce (cm)			Ancho cauce (cm)	Caracterización del fondo del cauce (%)		Flujómetro		Densímetro Cober () Ausc ()	Límites arroyo	Proporción de sustratos disponibles en el cauce		
			Lateral	Central	Lateral		Val.	Temp	Grava	Hierba			Muzgo	Tronco	
0	N						Roca	Hojas	Km/h	°C		Roca	Arena	Hojas	Tronco
	W						Arena	Otro				Grava	Hierba	Muzgo	Otros
10	N						Roca	Hojas	Km/h	°C		Roca	Arena	Hojas	Tronco
	W						Arena	Otro				Grava	Hierba	Muzgo	Otros
20	N						Roca	Hojas	Km/h	°C		Roca	Arena	Hojas	Tronco
	W						Arena	Otro				Grava	Hierba	Muzgo	Otros
30	N						Roca	Hojas	Km/h	°C		Roca	Arena	Hojas	Tronco
	W						Arena	Otro				Grava	Hierba	Muzgo	Otros
40	N						Roca	Hojas	Km/h	°C		Roca	Arena	Hojas	Tronco
	W						Arena	Otro				Grava	Hierba	Muzgo	Otros
50	N						Roca	Hojas	Km/h	°C		Roca	Arena	Hojas	Tronco
	W						Arena	Otro				Grava	Hierba	Muzgo	Otros

Observaciones: _____

Anexo 3. Hoja de campo para recabar información para la caracterización del bosque aledaño.

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL / CIIDIR Oaxaca

Hora: ____:____ Fecha: ____/____/2017

HOJA DE CAMPO para CARACTERIZACIÓN DE BOSQUE

Periodo _____ Repetición: ____ de 3

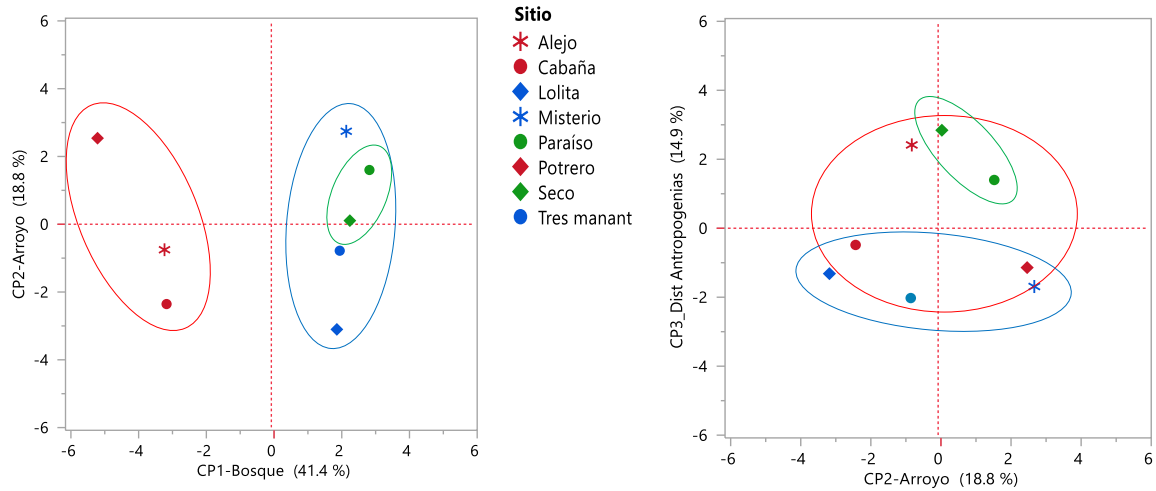
Municipio de Santiago Comaltepec, localidad de La Esperanza C.

Sitio muestreo: _____

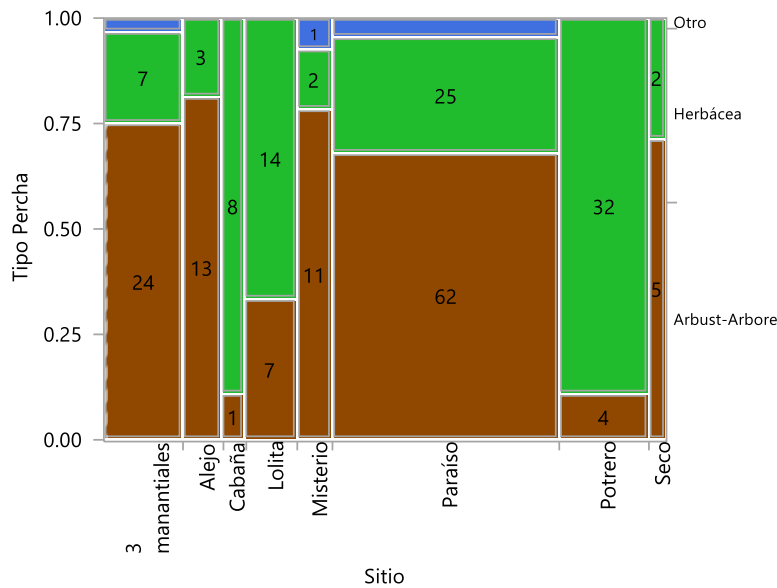
4

Punto	Coordenadas	Inclinómetro	Variables	Caracterización del bosque aledaño a los arroyos											
				Cuadrante 1			Cuadrante 2			Cuadrante 3			Cuadrante 4		
				Dist	DAP	Ait	Dist	DAP	Ait	Dist	DAP	Ait	Dist	DAP	Ait
0	N		A. chico												
	W														
	msnm														
	Dosel	Dosel	Cobertura suelo (%)	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca		
				Hojas	Nada	Hojas	Nada	Hojas	Nada	Hojas	Nada				
Dosel	Dosel	Profundidad vértices (cm)	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2			
			3	4	3	4	3	4	3	4					
1	N		A. chico												
	W														
	msnm														
	Dosel	Dosel	Cobertura suelo (%)	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca		
				Hojas	Nada	Hojas	Nada	Hojas	Nada	Hojas	Nada				
Dosel	Dosel	Profundidad vértices (cm)	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2			
			3	4	3	4	3	4	3	4					
2	N		A. chico												
	W														
	msnm														
	Dosel	Dosel	Cobertura suelo (%)	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca		
				Hojas	Nada	Hojas	Nada	Hojas	Nada	Hojas	Nada				
Dosel	Dosel	Profundidad vértices (cm)	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2			
			3	4	3	4	3	4	3	4					
3	N		A. chico												
	W														
	msnm														
	Dosel	Dosel	Cobertura suelo (%)	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca		
				Hojas	Nada	Hojas	Nada	Hojas	Nada	Hojas	Nada				
Dosel	Dosel	Profundidad vértices (cm)	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2			
			3	4	3	4	3	4	3	4					
4	N		A. chico												
	W														
	msnm														
	Dosel	Dosel	Cobertura suelo (%)	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca		
				Hojas	Nada	Hojas	Nada	Hojas	Nada	Hojas	Nada				
Dosel	Dosel	Profundidad vértices (cm)	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2			
			3	4	3	4	3	4	3	4					
5	N		A. chico												
	W														
	msnm														
	Dosel	Dosel	Cobertura suelo (%)	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca	Herba	Roca		
		Hojas		Nada	Hojas	Nada	Hojas	Nada	Hojas	Nada					

Anexo 4. Gráficos bidimensionales de CP1-Bosque y CP2-Arroyo; y CP2-Arroyos y CP3-Distancia a estructuras antropogénicas, que no agruparon a los sitios en base a el grado de conservación



Anexo 5. Análisis de contingencia (gráfica de mosaico) para el tipo de percha en función del sitio; café representa arbustivo-arbóreo, verde herbáceas y azul otros.



Test	Ji^2	Prob> Ji^2
Razón verosimilitud	75.584	<.0001*
Pearson	70.311	<.0001*

Anexo 6. Principales características de los sitios de muestreo

Sitios	Dist. lineal a estructuras antropogénicas	Dosel (%)	Volumen hojarasca (m ³ /ha)	Pendiente arroyo	Caudal (m ³ /seg)	Uso de suelo	Den de Bosque (árbol/ha)	Área basal (m ² /ha)
P_1 (Cabaña)	A 0 m* de Vivienda	74.28	146.26	11.2°	0.567	Renta de cabañas	632	1801.857
P_2 (Potrero)	A 0 m* de Potrero	41.72	60.72	6.2°	2.638	Pastoreo bovinos	24	848.561
P_3 (Alejo)	A 382 m* de Carretera	52.00	176.31	9.4°	0.631	Cultivo de palma	624	4560.035
I_1 (3 manantiales)	A 20 m* de Carretera	88.47	279.51	16.4°	3.415	ACCI	1608	4991.477
I_2 (Lolita)	A 31 m* de Carretera	90.94	331.04	14.2°	0.210	ACCI	1800	3066.311
I_3 (Misterio)	A 499 m* de carretera	89.95	182.82	14.0°	6.492	Vereda poco transitada	1147	2353.698
C_1 (Paraíso)	A 792 m* de Carretera	91.49	260.44	16.3°	6.170	ACCI	1149	4974.786
C_2 (Seco)	A 855 m* de Carretera	90.25	228.56	16.5°	0.620	ACCI	1004	3346.966

* Calculado con SIG, por lo que la distancia es lineal y sin ajuste por orografía o desniveles del terreno.