



TITULO DE LA TESIS

“Anfibios y remanentes ribereños: Análisis de la diversidad funcional y de especies en un paisaje tropical de montaña en México”.

TESIS QUE PRESENTA **LIGIA CECILIA TOBAR SUÁREZ**


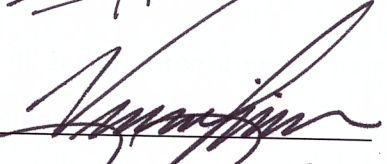
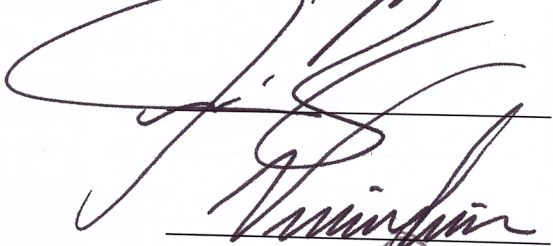
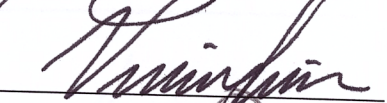
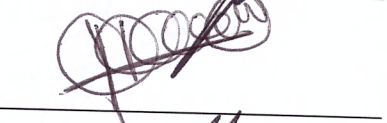
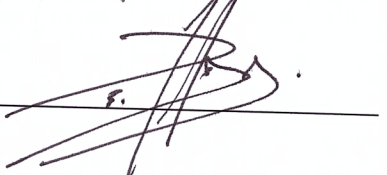
PARA OBTENER EL GRADO DE **MAESTRA EN CIENCIAS**

Xalapa, Veracruz, México 2012



Aprobación final del documento de tesis de grado:

Anfibios y remanentes riparios: Análisis de la diversidad funcional y de especies en un paisaje tropical de montaña en México.

	Nombre	Firma
Director	Dr. Eduardo O. Pineda Arredondo	
Comité Tutorial	Dr. Vinicio Sosa Fernández	
	Dra. Ileri Suazo Ortuño	
Jurado	Dr. Vinicio Sosa Fernández	
	Dra. Claudia Moreno Ortega	
	Dr. Eduardo O. Pineda Arredondo	

RECONOCIMIENTOS

Quiero reconocer de manera particular al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por otorgarme la beca (Nº) para mis estudios de maestría sin la cual no habría sido posible realizar ésta investigación. Es importante recalcar que el presente estudio es parte del Proyecto: “Biodiversidad y función de ecosistemas riparios en un paisaje fragmentado” financiado por el fondo SEP-CONACyT (clave CB-2008-01 No. 101542).

A Eduardo Pineda quien dirigió mi trabajo de tesis. Eduardo compartió conmigo sus conocimientos desde los temas más complejos hasta las más pequeñas sugerencias. Además tuvo la mejor disposición para aclarar mis dudas y la paciencia para revisar y corregir mi trabajo. Siempre estuvo dispuesto a brindarme su apoyo y soporte, no solo en lo académico, a lo largo de estos dos años. Muchas gracias Lalo!

A mis asesores Vinicio Sosa e Ileri Suazo por sus comentarios y sugerencias a lo largo de toda la investigación. A Vinicio muchas gracias por su ayuda en la parte estadística, pero sobre todo gracias por siempre cuestionar de manera positiva mi trabajo, el segundo capítulo fue un reto muy interesante gracias a Vinicio.

A Claudia Moreno y Federico Escobar, quienes revisaron mi trabajo y realizaron valiosos aportes con sus comentarios y sugerencias.

Un agradecimiento muy especial Don Antonio Blanco y Jaime Pelayo por su ayuda en la fase de campo. Gracias a ellos mis muestreos fueron una experiencia llena de aventuras. A los dos mi gratitud por todo su trabajo y paciencia en las largas jornadas nocturnas.

A José Luis por su ayuda en campo, por enseñarme a identificar los bonitos anfibios mexicanos, y por sus comentarios y porras permanentes. A todos los amigos que generosa y desinteresadamente colaboraron en mis muestreos: Christian Rodríguez, Adriana Sandoval Compte, María Juárez, Ángeles Arenas, Mauricio Ortega, José Luis II, Víctor Piñeros. Muchas gracias por su ayuda y por compartir caminatas, búsquedas, caídas y demás en campo.

A todas las personas del INECOL: Rocío, Mónica, Emma, Berthita y Enrique, por siempre estar dispuestos a ayudar con todos los trámites y necesidades. Son un gran equipo que hace mucho más fácil nuestra vida como estudiantes.

Y a todos mis amigos que más que amigos se volvieron una familia. A Mauricio, por el empujón para llegar a México y por traer en cada viaje un pedacito de Ecuador. A Mónica por la terapia constante, por compartir risas, llantos, estrés, viajes, y tanto cariño. A Ángeles, Heidi, Pame, las mejores compañeras de departamento. A Paola, Fredy, Grillo, Pierre, Nelsy, Ariadna, Mati, Sam, Adri, Matías, Adolfo, a cada uno de ellos muchas gracias porque fueron mi familia, mi psicólogo, mis amigos y mi hogar durante dos maravillosos años en tierras mexicanas.

A mi familia y amigos en Ecuador por creer en mí y porque a pesar de la distancia, me apoyaron constantemente.

A todos mil gracias!!

DEDICATORIA

A mis padres por todo...

A mi hermano por el empujón...gracias...

RECONOCIMIENTOS

DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD

DECLARACIÓN DE ORIGINALIDAD

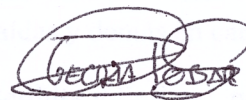
DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD

DECLARACIÓN


Excepto cuando es explícitamente indicado en el texto, el trabajo de investigación contenido en esta tesis fue efectuado por LIGIA CECILIA TOBAR SUÁREZ como estudiante de la carrera de Maestra en Ciencias entre Agosto del 2010 y Septiembre del 2012, bajo la supervisión del Dr. Eduardo Pineda Arredondo.

Las investigaciones reportadas en esta tesis no han sido utilizadas anteriormente para obtener otros grados académicos, ni serán utilizadas para tales fines en el futuro.

Candidato: Ligia Cecilia Tobar Suárez



Director de tesis: Dr. Eduardo Pineda Arredondo



ÍNDICE

CAPITULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL.....	10
LITERATURA CITADA.....	13
OBJETIVOS.....	15
Objetivo general	15
Objetivos específicos.....	15
CAPITULO II: Diversidad de anfibios en remanentes ribereños en un paisaje tropical de montaña fragmentado.....	16
RESUMEN	17
INTRODUCCIÓN	18
MÉTODOS.....	20
Área y sitios de estudio	20
Muestreo de anfibios	22
Análisis de datos	23
RESULTADOS.....	25
Riqueza de especies	25
Abundancia y estructura de ensambles	27
Disimilitud, recambio y anidamiento.....	28
DISCUSIÓN.....	29

LITERATURA CITADA.....	33
TABLAS	38
FIGURAS.....	41
ANEXOS.....	44
CAPITULO III: Diversidad funcional en remanentes ribereños: anfibios en un paisaje tropical de montaña fragmentado.....	48
RESUMEN.....	49
INTRODUCCIÓN	50
MÉTODOS.....	54
Área de estudio.....	54
Muestreo de anfibios	55
Selección de rasgos.....	56
Análisis de datos	57
RESULTADOS.....	58
DISCUSIÓN.....	61
LITERATURA CITADA.....	67
TABLAS	71
FIGURAS.....	72
ANEXOS.....	75
DISCUSIÓN GENERAL.....	77

LITERATURA CITADA..... 81

ÍNDICE DE TABLAS

CAPÍTULO II

Tabla 1. Familias, géneros, especies y frecuencia de observación de los anfibios registrados en 15 sitios en la cuenca del río “La Antigua”, Veracruz-México. RVRM= remanentes ribereños menos alterados; RVRA= Remanentes ribereños alterados; PG= pastizales para ganado. Las columnas ST muestran los totales de cada especie para cada ambiente.38

Tabla 2. Riqueza de especies observada y estimada para los 15 sitios, tres ambientes y el paisaje, basado en dos estimadores. Sobs= especies observadas.40

CAPÍTULO III

Tabla 1. Especies de anfibios registradas en tres ambientes con distinto nivel de alteración en un paisaje tropical de montaña en México, abundancias y rasgos funcionales. RRM: remanente ribereños menos alterado; RRA: remanente ribereño más alterado y PG: pastizal para ganado.71

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO II

FIGURA 1. Curvas de acumulación de especies de anfibios en: (A) el paisaje, (B) los tres ambientes estudiados. En la figura B, las líneas en gris corresponden a los intervalos de confianza (95%) superior e inferior para cada ambiente.....41

FIGURA 2. Riqueza y abundancia de especies para los 15 sitios de muestreo. Los sitios representados con círculos corresponden a los remanentes ribereños menos alterados; los sitios representados por rombos corresponden a los remanentes más alterados; los sitios representados por asteriscos corresponden a los pastizales para ganando. Las líneas verticales representan los intervalos de confianza al 95% del estimador Mao Tau.....42

FIGURA 3. Curvas de rango-abundancia para los tres ambientes en la cuenca del río “La Antigua”, Veracruz-México. Para la gráfica se remplazaron los nombres de las especies por letras: A= *Ecnomiohyla miotympanum*; B= *Plectrohyla arborescandens*; C= *Charadrahyla taeniopus*; D= *Pseudoeurycea cafetalera*; E= *Craugastor loki*; F= *Pseudoeurycea lynchi*; G= *Craugastor decoratus*; H= *Parvimolge towsendi*; I= *Chiropterotriton sp.*; J= *Hyalinobatrachium fleischmanni*; K= *Lithobates berlandieri*; L= *Eleutherodactylus cystignathoides*.....43

CAPÍTULO III

FIGURA 1. Dendrograma de los grupos funcionales por ambiente. A) Grupos funcionales en los tres ambientes. B) Remanentes ribereños menos alterados. C) Remanentes ribereños más alterados. D) Pastizales para ganado. Grupo 1: especies de hábitos

arborícolas de dosel y sotobosque, con modos reproductivos 1 y 2, de respiración predominantemente pulmonar, con pesos entre 1 y 10 gramos. Grupo 2: especies de hojarasca, con modo reproductivo 3 de respiración predominantemente pulmonar, y pesos entre 2 y 3 gramos. Grupo 3: especies de hojarasca y sotobosque, con modo reproductivo 3, de respiración predominantemente cutánea, y pesos promedio entre 0.2 y 3 gramos. Grupo 4: especies de hábitos sub acuáticos, con modo reproductivo 1, de respiración predominantemente pulmonar y peso promedio 40 gramos.72

FIGURA 2. Riqueza y abundancia de especies de cuatro grupos funcionales en tres ambientes de vegetación ribereña en la cuenca del río “La Antigua”. (A) área de estudio; (B) remanentes ribereños menos alterados; (C) remanentes ribereños alterados; (D) pastizales para ganado.....73

FIGURA 3. Riqueza de especies e índices de diversidad funcional para tres ambientes de vegetación ribereña en la cuenca del río “La Antigua”. (A) Riqueza de especies; (B) Riqueza Funcional Basada en Dendrogramas; (C) Riqueza Funcional; (D) Equitatividad Funcional; (E) Dispersión Funcional. RRM: Remanentes ribereños menos alterados; RRA: remanentes ribereños alterados; PG: pastizales para ganado.....74

ANEXOS

CAPÍTULO I

- Anexo 1. Características de los 15 sitios de estudio en un paisaje tropical de montaña fragmentado en el centro de Veracruz-México.....44
- Anexo 2. Clasificación de los sitios de muestreo de acuerdo al grado de transformación, utilizando tres variables ambientales. Ord= Ordenación.”45
- Anexo 3. Valores de: (A) disimilitud de Jaccard, (B) recambio, y (C) anidamiento entre sitios, y (D) Jaccard, recambio y anidamiento entre ambientes. Los valores sobre las diagonales corresponden a los valores de recambio y anidamiento respectivamente entre sitios, los valores bajo las diagonales corresponden al porcentaje del índice de Jaccard explicado por el recambio y anidamiento de especies.46

CAPÍTULO II

- Anexo 1.- Sitios de estudio, coordenadas, altitud, promedio y desviación estándar (SD) de las variables ambientales.....75
- Anexo 2. Clasificación de los sitios de muestreo de acuerdo al grado de transformación, utilizando tres variables ambientales.....76

INTRODUCCIÓN GENERAL

EN MÉXICO, UNO DE LOS ECOSISTEMAS CON MAYOR DIVERSIDAD DE ANFIBIOS ES EL bosque de niebla o bosque mesófilo de montaña (Flores-Villela & Gerez 1994). Sin embargo este sistema es también uno de los más amenazados pues aparte de distribuirse naturalmente de manera fragmentada en menos del 1% del territorio nacional, su extensión se está reduciendo debido a la transformación hacia otros usos del suelo como la agricultura y pastizales para la ganadería (Challenger 1998).

En el estado de Veracruz, particularmente en la zona montañosa del centro, aproximadamente el 90% del bosque mesófilo de montaña ha sido transformado (Williams-Linera 2007), generándose fragmentos de bosque dominados por una matriz de cultivos agrícolas y pastizales para ganado, de hecho, se señala que estos últimos abarcan cerca del 37% de la superficie de la región (Williams-Linera 2007).

Entre los fragmentos de bosque en el paisaje transformado, existen aquellos que flanquean los ríos y arroyos y que son zonas de transición e interacción entre los medios terrestre y acuático, generalmente con una flora y fauna característica (Granados-Sánchez *et al.* 2006, Rodríguez 2009). A partir de ahora denominaremos a este tipo de remanentes, como remanentes ribereños.

La importancia de tales fragmentos ha sido señalada desde distintos enfoques. Los remanentes ribereños pueden actuar como mecanismo de protección para ríos y arroyos ya que retienen residuos químicos producidos por actividades agrícolas y ganaderas, evitan la eutrofización, disminuyen la erosión de las zonas de ribera, la cobertura vegetal produce sombra que mantiene fresca la temperatura del agua y comúnmente son la principal fuente de nutrientes de los cuerpos de agua (Granados-Sánchez *et al.* 2006, Crawford & Semlitsch 2007).

Asimismo, la vegetación ribereña puede ser de gran importancia para la biodiversidad, muchas especies dependen de estas zonas durante alguna etapa de sus ciclos de vida, ya sea para moverse entre parches de vegetación, como zonas de descanso durante migraciones o como lugares para reproducirse o anidar. También son sitios para alimentarse y en muchos casos son refugios para ciertas especies durante periodos secos o cuyos hábitats han desaparecido (Granados-Sánchez *et al.* 2006). En este sentido, los remanentes ribereños, podrían tener mayor relevancia para mantener la diversidad biológica en aquellos paisajes donde el bosque ha sido fuertemente transformado. Esta importancia podrá variar dependiendo de las características biológicas y ecológicas del grupo de organismos que se analice.

Los anfibios son un grupo biológico particularmente vinculado con los cuerpos de agua. El ciclo de vida de muchas especies depende de manera estricta de la existencia de cuerpos de agua, cerca del 60% de las poco más de 6,500 especies existentes en el planeta dependen del agua dulce en alguna etapa de su ciclo de vida (Angulo *et al.* 2006, Suazo-Ortuño *et al.*, 2010). Otro porcentaje importante de especies, aunque no tiene una etapa acuática en sentido estricto, necesita una alta humedad atmosférica para llevar a cabo procesos vitales como la respiración y la regulación térmica (Duellman & Trueb 1994), característica que está relacionada con la cercanía a ríos y arroyos.

La relevancia de esta investigación radica en la escasa información sobre anfibios en estos ambientes, aun cuando se sabe que numerosas especies y poblaciones de anfibios están declinando a nivel global. Entre los principales factores determinantes de esta crisis global se han señalado la pérdida y degradación del hábitat como los más importantes (Stuart *et al.* 2004). Por lo tanto, el conocimiento de los patrones de distribución, abundancia, y diversidad de especies, así como sus relaciones con el hábitat, es necesario para la toma de decisiones en acciones de

conservación. En la actualidad existen muy pocos trabajos que exploran o evalúan la importancia que tienen los remanentes ribereños para la conservación de la diversidad de anfibios en paisajes tropicales fragmentados y más escasos aún son los trabajos en donde se evalúa la diversidad funcional de anfibios, no solamente para la zona sino también a escala global.

En paisajes tropicales del centro de Veracruz, donde los bosques han sido fragmentados notablemente, la pregunta a responder en este trabajo es: ¿cuál es el papel de los remanentes ribereños en el mantenimiento de la diversidad de especies y la diversidad funcional de anfibios en un paisaje tropical de montaña?, para responder a esto se ha dividido esta investigación en dos partes que se presentan a continuación en dos capítulos: el primero analiza la diversidad de especies de anfibios comparando la riqueza, abundancia, composición y la estructura de los ensambles de anfibios, e identifica las variables locales y de paisaje que pudiesen estar asociadas con los patrones de diversidad observados. El segundo capítulo analiza distintos aspectos de la diversidad funcional de los anfibios. Todo esto en remanentes ribereños con distinto grado de alteración, así como de pastizales para ganado.

LITERATURA CITADA

Angulo A., J. V. Rueda-Almonacid, J. V. Rodríguez-Mahecha & E. La Marca (Eds.). 2006. Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina. Conservación Internacional. Serie Manuales de Campo N. 2 Panamericana Formas e Impresos S. A., Bogotá D.C. 298 pp.

Challenger, A. 1998. La zona ecológica templada húmeda (el bosque mesófilo de montaña). En: Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México, pasado, presente y futuro. CONABIO. México.

Crawford, J. & R.D. Semlitsch. 2007. Estimation of core terrestrial habitat for stream-breeding salamanders and delineation of riparian buffers for protection of biodiversity. *Conservation Biology*, 21: 152-158.

Duellman, W. E. & Trueb, L. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore and London.

Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo. Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad, Universidad Autónoma de México, México D.F.

Granados-Sánchez, D., Hernández-García, M. A. Ecología de las zonas ribereñas 2006. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. Vol. XII. Núm. 1- 2006. pp. 55-69.

Rodríguez C. 2009. Diversidad biológica y remanentes s: el caso de los anuros en un paisaje tropical fragmentado de México. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A.C: Xalapa, Veracruz, México.

Suazo-Ortuño, I. J Alvarado-Díaz, & M Martínez-Ramos. 2010. Riparian areas and conservation of herpetofauna in a tropical dry forest in western Mexico. *Biotropica*: 1-9, 2010.

Stuart, S.N., J.S. Chanson, N.A. Cox, B.E. Young, A.S.L. Rodríguez, D.L. Fischman, & R.W. Waller. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 307: 1783–1786.

Williams-Linera, G. 2007. El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático. CONABIO – Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Determinar el papel de los remanentes ribereños para el mantenimiento de la riqueza de especies y la diversidad funcional de anfibios en un paisaje tropical de montaña fragmentado en el centro de Veracruz.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Comparar la riqueza y abundancia de anfibios entre fragmentos de vegetación ribereña y pastizales para ganado.
- Evaluar las diferencias en composición o recambio de especies entre remanentes ribereños y pastizales para ganado.
- Comparar la diversidad funcional de anfibios entre los dos ambientes estudiados.
- Identificar las variables locales y de paisaje que puedan estar asociadas con los patrones de diversidad observados.

Artículo con formato para ser sometido en: Biotropica

CAPITULO I: Diversidad de anfibios en remanentes ribereños en un paisaje tropical de montaña fragmentado

Cecilia Tobar Suárez, Eduardo Pineda

Red de Ecología y Conservación de Vertebrados, Instituto de Ecología A.C. Carrera antigua a Coatepec 351, El Haya, Xalapa 91070, Veracruz, México. Tel (228) 842 1800.

Resumen: Examinamos el papel de los remanentes ribereños en el mantenimiento de la diversidad de especies de anfibios en un paisaje tropical de montaña fragmentado. Comparamos la riqueza, abundancia y composición de especies de anfibios con variables ambientales locales y a nivel de paisaje. Entre marzo del 2011 y marzo del 2012 en la zona centro del estado de Veracruz-México, muestreamos 10 remanentes de vegetación ribereña y cinco pastizales para ganado. Los remanentes de vegetación ribereña fueron clasificados por el grado de transformación en dos ambientes: remanentes ribereños menos alterados y alterados. Registramos 12 especies, correspondientes a seis familias. Los valores más altos de riqueza se registraron en remanentes menos alterados (10 especies). Las mayores abundancias se registraron en pastizales para ganado. Los patrones de riqueza se relacionaron positivamente con la cobertura de dosel. La abundancia no se relacionó con ninguna de las variables ambientales. A nivel general el porcentaje de disimilitud fue ligeramente superior al 50% y fue explicado en su mayoría por patrones de recambio y un porcentaje más bajo por anidamiento. Esto se repitió entre ambientes y entre sitios. Los patrones de disimilitud y anidamiento tendieron a aumentar con el incremento de las diferencias en la cobertura, mientras que el recambio no se asoció significativamente con ninguna de las variables ambientales. Concluimos que los remanentes ribereños aportan a la conservación de especies de anfibios en conjunto más que de manera individual. Es necesario que los remanentes conservados mantengan ciertas características que favorezcan la presencia de especies de anfibios.

Palabras claves: diversidad, bosque mesófilo, fragmentación del hábitat, conservación.

INTRODUCCIÓN

A NIVEL MUNDIAL, LA PÉRDIDA DE BOSQUES DURANTE LA PRIMERA DÉCADA DE ESTE SIGLO FUE cercana los 13 millones de hectáreas, siendo en los países tropicales en los que mayormente se ha reducido la cobertura forestal en este periodo (FAO 2012). Comúnmente, a nivel de mesoescala la pérdida del bosque da como resultado cambios en la estructura del paisaje, en el cual los remanentes del bosque se encuentran inmersos entre ambientes transformados (Fischer & Lindenmayer 2007). Los remanentes de bosque resultantes muestran una evidente alteración en su estructura y función, lo que repercute sobre la dinámica de la diversidad biológica (Gardner *et al.* 2010). Entre estos remanentes, están aquellos que flanquean ríos o arroyos, los cuales son considerados zonas de transición e interacción entre los medios terrestre y acuático (Granados-Sánchez *et al.* 2006, Rodríguez 2009). A partir de ahora denominaremos a este tipo de remanentes, como remanentes ribereños.

Los remanentes ribereños pueden jugar un papel importante para la biodiversidad, ya que pueden ser usados por muchas especies durante alguna etapa de sus ciclos de vida (Semlitsch 1998), actuar como conectores entre parches de vegetación, funcionar como zonas de descanso durante migraciones, ser lugares de reproducción o anidamiento, sitios de alimentación, refugios ante la pérdida de hábitat o durante periodos secos (Rodríguez-Mendoza & Pineda 2010, Suazo-Ortuño *et al.* 2010, Granados-Sánchez *et al.* 2006). Por esto, los remanentes ribereños podrían tener mayor relevancia para la diversidad biológica en aquellos paisajes donde los bosques han sido fuertemente transformados, y su importancia podría variar dependiendo del grupo biológico que se analice.

Uno de los grupos biológicos particularmente vinculado con cuerpos de agua son los anfibios, el ciclo de vida de muchas especies depende estrechamente de éstos, mientras que otro porcentaje importante de especies, a pesar de no tener una etapa acuática durante su ciclo de vida, necesita una alta humedad atmosférica para llevar a cabo procesos vitales (Duellman & Trueb 1994, Angulo *et al.* 2006, Suazo-Ortuño *et al.* 2010) y ésta podría encontrarse en las áreas arboladas cerca de los ríos o arroyos. Por sus características fisiológicas, biológicas y ecológicas, y particularmente en ambientes tropicales donde su diversidad es alta, los anfibios constituyen un grupo sensible a cambios ambientales generados por la pérdida y fragmentación de hábitat (Wake 1991, Pineda & Halffter 2004, Cushman 2006).

En la actualidad existen muy pocos trabajos que exploran o evalúan la importancia que de los remanentes ribereños para la conservación de la diversidad de anfibios en paisajes tropicales fragmentados. Varios estudios sugieren que son importantes para mantener la diversidad de especies principalmente durante la época lluviosa en áreas tropicales secas (Suazo-Ortuño, 2010) o bajo condiciones de estrés como la época seca en ambientes tropicales húmedos (Rodríguez-Mendoza & Pineda, 2010). Sin embargo, aún no existen suficientes datos empíricos que expliquen claramente la contribución de los remanentes ribereños a la conservación de anfibios. Estudios como el de Crawford & Semlitsch (2007) en los Apalaches, determinó que la zona necesaria de hábitat terrestre núcleo, es decir los hábitats de forrajeo y reproducción, en donde se encuentra el 95% de la población (que además incluyen sitios críticos como troncos caídos, o rocas), para salamandras, es de 93 metros aproximadamente. Lima y Gascon (1999) analizaron las diferencias en abundancia y composición de especies entre zonas de bosque primario y remanentes ribereños y no encontraron diferencias significativas. Esto es diferente del meta análisis realizado por Marczak *et al.* (2010) con las abundancias de 397 especies de diferentes

grupos taxonómicos en zonas de amortiguamiento ribereñas: en el caso de los anfibios se observa que la abundancia de especies disminuye como resultado de los cambios en el micro clima de los remanentes así como por las alteraciones de los cuerpos de agua como aumento en la sedimentación y temperatura.

En el presente trabajo examinamos el papel de los remanentes ribereños en el mantenimiento de la diversidad de especies de anfibios en un paisaje tropical de montaña fragmentado. Para ello, comparamos: la riqueza de especies, la abundancia, la composición y la estructura de los ensamblajes de anfibios, en remanentes ribereños con distinto grado de alteración, y pastizales para ganado. Asimismo, identificamos las variables locales y de paisaje que pudiesen estar asociadas con los patrones de diversidad observados.

Ante la transformación del paisaje los remanentes de bosque resultantes muestran una evidente alteración en su estructura y función (Gardner *et al.* 2010), en base a esto se puede esperar que los remanentes ribereños varíen también estructural y funcionalmente, de tal manera que, en aquellos remanentes en los que las condiciones del hábitat estén menos alteradas o mejor conservadas, habrá una mayor riqueza de especies de anfibios, así como una mayor complejidad en la estructura de los ensamblajes. Finalmente, si consideramos que los remanentes estudiados presentan una heterogeneidad intrínseca, propia de los bosques mesófilos, esperaríamos que las diferencias en la composición de especies respondan principalmente a patrones de recambio y no de anidamiento de especies.

MÉTODOS

ÁREA Y SITIOS DE ESTUDIO.-El área de estudio se ubica en el centro del estado de Veracruz, México, en la zona alta de la cuenca del río “La Antigua”, en una cota altitudinal entre los 1300 y

2100m.s.n.m. Entre las localidades próximas a los sitios de estudio están los municipios de Xalapa, Coatepec y Xico. El tipo de vegetación original corresponde al de un bosque de niebla o bosque mesófilo de montaña. Para la zona montañosa central del estado de Veracruz, aproximadamente el 90% de este ecosistema ha sido transformado, generándose remanentes de bosque dominados por una matriz de cultivos agrícolas y pastizales para ganado, estos últimos abarcan cerca del 37% de la superficie de la región (Williams-Linera 2007).

El clima en la región es templado - húmedo con lluvias todo el año. Se distinguen tres estaciones: la seca-fría de noviembre a marzo, la seca-cálida de abril a mayo, y la húmeda-cálida de junio a octubre. La precipitación anual varía entre los 1500 – 2000 mm, con una temperatura media anual de 18°C (Williams-Linera 2007).

Mediante el análisis de imágenes aéreas y recorridos en campo, seleccionamos 10 remanentes ribereños bajo los siguientes criterios: (1) que estuviesen rodeados de un ambiente altamente transformado como el pastizal para ganado; (2) que flanquearan o tuvieran un río de primer o segundo orden; y (3) que estuviesen separados entre sí por una distancia superior a 500 m. Adicionalmente, seleccionamos cinco sitios cuyo uso de suelo fue pastizal para ganado, que tuviesen un río de primer o segundo orden, y que estuviesen separados entre sí y de los remanentes ribereños previamente seleccionados por más de 500 m. En estos cinco últimos sitios no existían hileras de árboles flanqueando a los ríos que contenían, en algunos casos solo había algún árbol aislado.

Para caracterizar a los 15 sitios seleccionados, medimos: (1) la cobertura de dosel mediante 24 fotografías digitales en cada sitio, tomadas a 1.20 metros del suelo, con una apertura y velocidad de obturación constantes y procesadas posteriormente a través del programa ImageJ 1.45s

(Resband 2012); (2) altura del sotobosque; (3) profundidad de la hojarasca; (4) número de árboles; (5) área basal, calculada con base en el número de árboles y al diámetro a la altura del pecho (DAP), esto cada uno de los ocho transectos trazados en cada sitio de estudio (ver “Muestreo de Anfibios”); (6) altura de los árboles; (7) el porcentaje de vegetación arbolada para el área circundante a cada sitio de muestreo, para esto tomamos como límite los parteaguas de la microcuenca en la que se encuentra cada sitio de estudio. Las seis primeras variables aportan información a nivel local, mientras que la última aporta información a nivel de paisaje.

Debido a que observamos variación entre los sitios con respecto a sus atributos ambientales y al nivel de alteración del hábitat, decidimos agruparlos en categorías. Para esto realizamos un análisis de componentes principales (PCA) para seleccionar aquellas variables que proporcionaron un mayor porcentaje de explicación a la variación. Las variables resultantes fueron: (1) cobertura de dosel, (2) altura de sotobosque, y (3) profundidad de hojarasca. Posteriormente, realizamos una ordenación de los sitios utilizando los valores de las variables seleccionadas (la media), asignando un puntaje en proporción al valor de su media. Repetimos este proceso con cada variable y, finalmente sumamos los puntajes de cada sitio para saber el lugar que correspondía. Los cinco sitios con valores más altos se denominaron “remanentes ribereños menos alterados”, los cinco siguientes como “remanentes ribereña alterados”, y los cinco últimos se denominaron “pastizales para ganado” (Anexo 1).

MUESTREO DE ANFIBIOS.-Para registrar a los anfibios en los sitios de estudio, al interior de cada sitio establecimos ocho transectos lineales (Heyeret *al.*1994) de 20m de longitud × 5m de ancho (estos últimos delimitados a partir de la orilla del río) y separados entre sí por una distancia no menor de 10m. Cada sitio fue muestreado en seis ocasiones, un muestreo en cada uno de los siguientes meses: marzo, mayo, julio, septiembre, noviembre del 2011 y marzo del 2012. En

total, el esfuerzo de muestreo en este estudio abarcó una superficie de 12,000m² (100 m²/transecto × 8 transectos/sitio × 15 sitios en 6 ocasiones).

Los muestreos fueron nocturnos, en cada transecto se buscó y capturó a los anfibios de forma manual, los cuales se mantuvieron en bolsas plásticas hasta su identificación. Los primeros individuos de cada especie fueron colectados como especímenes testigo, los cuales se sacrificaron utilizando benzocaína en aerosol, fueron fijados en formol al 10% y preservados en alcohol potable al 70%. Excepto los especímenes testigo, todos los anfibios recolectados fueron devueltos a los mismos lugares de captura.

ANÁLISIS DE DATOS.-Para comparar los valores de riqueza de especies observados tanto a nivel de sitios como a nivel de ambiente, graficamos curvas de acumulación de especies suavizadas, utilizando la riqueza de especies observadas calculada de forma analítica (Mao Tau) con sus intervalos de confianza (IC) del 95%. El porcentaje de completitud del inventario se obtuvo comparando el número de especies observadas (*Sobs*) respecto al número de especies estimadas (*Sest*). Las *Sest* se calcularon mediante dos estimadores: Chao1 y Mao Tau. Para el análisis se utilizó el paquete estadístico EstimateS versión 8.2 (Colwell 2009).

Para analizar y comparar la estructura de los ensambles, graficamos curvas de rango-abundancia (Feinsinger 2001). Analizamos las diferencias en la distribución de las abundancias relativas, aplicando la prueba Kolmogorov-Smirnov (K-S) para dos muestras, utilizando el paquete estadístico STATISTICA 7.0 (Sokal & Rohlf 1995, Magurran 2004).

Para determinar si existe relación entre la riqueza de especies y abundancia con las características ambientales de los sitios y del paisaje, realizamos un análisis de regresión múltiple paso a paso hacia adelante, utilizando el paquete estadístico STATISTICA 7.0. Para determinar si existía

colinealidad entre las siete variables ambientales, realizamos un análisis de correlación, finalmente seleccionamos tres, dos locales y una a nivel de paisaje: (1) cobertura de dosel;(2) área basal; y (3) porcentaje de vegetación arbolada. Realizamos dos tipos de transformaciones con los valores de estas variables: (1) los datos de cobertura de dosel y porcentaje de vegetación arbolada que se encontraban en porcentaje fueron transformados utilizando el arcoseno; (2) los datos de área basal se transformaron utilizando el método de raíz cuadrada para datos pequeños (Zar 1999).

La diferencia o disimilitud en la composición especies entre los sitios de estudio, se evaluó mediante el índice de Jaccard relativizado, que a diferencia del índice de similitud de Jaccard, proporciona los valores de disimilitud entre pares de sitios (Baselga 2012):

$$\beta_{jac} = \frac{b + c}{a + b + c}$$

El intervalo de valores para este índice es de 1(100%) cuando no existen especies compartidas entre los sitios, hasta 0 (0%) cuando los pares de sitios tienen la misma composición.

Para determinar si la disimilitud entre sitios responde a patrones de recambio de especies o de anidamiento, realizamos dos análisis basados en el índice anterior (ver Baselga 2012):(1) el componente de recambio de Jaccard, que evalúa el remplazo de especies entre pares de sitios:

$$\beta_{jtu} = \frac{2 \min(b, c)}{a + 2 \min(b, c)}$$

y(2) el componente de anidamiento de Jaccard, en donde el sitio con menor riqueza es un subconjunto estricto del sitio con mayor riqueza:

$$\beta_{jne} = \frac{\max(b, c) - \min(b, c)}{a + b + c} \times \frac{a}{a + 2 \min(b, c)}$$

En todos los casos: **a**=número de especies compartidas; **b**=número de especies exclusivas en el sitio 1; **c**=número de especies exclusivas del sitio 2; **2min(b,c)**=número de especies remplazadas entre los dos sitios, es decir, el número de especies exclusivas a los sitios. Los valores finales se interpretan como el porcentaje explicado por recambio o anidamiento del valor de disimilitud obtenido con el índice de Jaccard relativizado.

Para identificar si los patrones de disimilitud, recambio y anidamientos observados entre pares de sitios se asociaban con las diferencias de las variables ambientales entre pares de sitios se realizaron pruebas de Mantel, las cuales estiman el grado de asociación entre dos matrices de disimilitud independientes que describen las mismas entidades, y determina si la asociación es más fuerte que aquella esperada por azar (Sokal y Rohlf 1995, Pineda & Halffter 2004). Para este análisis utilizamos el programa R (R Development Core Team 2010).

Presentamos los resultados a tres escalas: (1) área de estudio, (2) por ambientes, definidos como el conjunto de cinco sitios agrupados por su grado de transformación (remanentes ribereños menos alterados, remanentes ribereños alterados y pastizales para ganado); y (3) por sitios, definidos como cada una de las 15 localidades muestreadas.

RESULTADOS

RIQUEZA DE ESPECIES.-El total especies en el conjunto de sitios estudiados fue de 12 especies (ocho anuros y cuatro caudados), correspondientes a diez géneros y seis familias. La familia Plethodontidae fue la más rica (33.3%) con tres géneros y cuatro especies, contrastando con las familias Centrolenidae, Eleutherodactylidae y Ranidae con los valores más bajos de riqueza (un género y una especie cada una) (Tabla 1).

Con el esfuerzo de muestreo realizado, la completitud del inventario en el paisaje osciló entre 82 y 92 %. La curva de acumulación de especies está muy próxima a la asíntota, sin embargo la presencia de especies con registros únicos (*Eleutherodactylus cystignathoides* y *Chiropterotriton* sp.) se mantuvo, mientras que las especies con registros dobles desaparecieron (Fig.1A; Tabla 2). A nivel de ambiente, los porcentajes de completitud oscilaron entre el 75 y 98% (Fig.1B; Tabla 2). Los intervalos de confianza al 95% de las curvas de los remanentes ribereños alterados y los menos alterados se sobrelapan, por lo que la riqueza de estos dos ambientes no difiere significativamente, sin embargo dicha riqueza es significativamente mayor que la de los pastizales para ganado (Fig.1B). A escala local, 13 de los 15 sitios de muestreo alcanzaron valores de completitud superiores al 90%, mientras que en los sitios R4 y P3, la completitud osciló entre 65 y 75% (Tabla 2).

A nivel de ambiente, la riqueza promedio fue de 7.7 especies, donde la mayor riqueza (10 especies) se registró en los remanentes ribereños menos alterados, seguido de los remanentes ribereños alterados (ocho especies) y la menor riqueza se registró en los pastizales para ganado (tres especies) (Tabla 1). El número mínimo de especies (cuatro) en los sitios del ambiente ribereño menos alterado fue igual al número máximo de especies registradas en los sitios de los remanentes ribereños alterados, este patrón es el mismo entre los remanentes ribereños alterados y pastizales para ganado (tres especies). A nivel de sitio, la riqueza promedio fue de 4 especies, oscilando entre un máximo de 8 especies (67% del total de especies registradas) en el remanente menos alterado R5, y un mínimo de 2 especies (17% de las especies registradas) en tres pastizales para ganado P1, P2 y P5 (Tabla 1).

El análisis mediante regresión múltiple mostró que la riqueza de especies únicamente se relacionó de manera positiva con la del cobertura de dosel ($F_{1,13}=15.02$, $p<0.001$, $R^2=0.53$).

ABUNDANCIA Y ESTRUCTURA DE ENSAMBLES.-Se registraron un total de 1959 individuos para toda el área de estudio, de éstos, el 60 %se encontraron en pastizales para ganado, seguido de los remanentes ribereños menos alterados con 29%, y finalmente los remanentes ribereños alterados con 11%. Hubo una marcada diferencia en la abundancia de individuos entre los sitios de estudio, la cual varió entre 963 individuos (49% del total) en el sitio P1 y cuatro individuos (0.2% del total) en el sitio P2.Se destaca la abundancia de la rana *Ecnomiohyla miotympanum* con 1396 individuos (71% del total), contrastando con las especies *E. cystignathoides* y *Chiropterotriton sp.*, con un solo individuo lo que representa cerca del 0.0005% del total.

Para los tres ambientes estudiados, al observar las curvas de rango-abundancia (Fig.3), se puede notar que la distribución de las abundancias no es homogénea, esto se hace mucho más evidente en los pastizales para ganado. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la distribución de las abundancias relativas entre los ensambles entre remanentes menos alterados y alterados ($D= 0.16$ p 0.6), entre remanentes menos alterados y pastizales para ganado ($D= 0.42$ p 0.8), y entre remanentes alterados y pastizales para ganado ($D= 0.42$ p 0.8). A pesar de ello, lo que sí se pudo apreciarse fue un cambio en el orden jerárquico de las especies en las tres curvas, excepto por la clara dominancia de *E. miotympanum* en los remanentes ribereños menos alterados y los pastizales para ganado, y aunque cambia de posición en los remanentes ribereños alterados, se mantiene en las tres primeras posiciones. Por otro lado, las especies poco abundantes, fueron diferentes o únicas en cada ambiente, es el caso de la salamandra *Chiropterotriton sp.*, que fue registrada solo en los remanentes ribereños menos alterados y la rana *Hyalinobatrachium fleischmanni*; en los remanentes alterados en las últimas posiciones estuvieron la rana *Plectrohyla arborescandens* que se encuentra en la segunda posición en los remanentes menos alterados y la salamandra *Parvimolge townsendi*; en el caso de los pastizales para ganado la rana

E. cystignathoides se registra solo en este ambiente , mientras que la rana *Charadrahyla taeniopus* desciende a las últimas posiciones.

El análisis mediante regresión múltiple no mostró ninguna relación estadísticamente significativa entre la abundancia y las variables ambientales.

DISIMILITUD, RECAMBIO Y ANIDAMIENTO.-A nivel de ambiente, la disimilitud promedio fue de 56 %, de este valor total, el 66 % se debe al recambio de especies, mientras que el 34% corresponde al anidamiento. El valor de disimilitud más alto fue entre los remanentes ribereños menos alterados y los pastizales para ganado (75%), de éste porcentaje, el 76 % se explica por el recambio, mientras que el 24 % responde al anidamiento. El siguiente porcentaje de disimilitud más alto fue entre los remanentes ribereños alterados y los pastizales para ganado, con un valor de 56 %, del cual el 66 % corresponde a recambio y el 34% a anidamiento. Finalmente entre los remanentes ribereños menos alterados y los más alterados la disimilitud (36 %) fue la más baja, con valores de recambio y anidamiento del 61 y 39 % respectivamente.

Los valores de disimilitud entre pares de sitios oscilaron entre 0 y 100 %, es decir, hubo pares de sitios que compartieron todas las especies, así como otros en donde la composición de especies fue totalmente distinta. En promedio, el valor de disimilitud entre pares de sitios fue del 62 %. De este porcentaje, un 63 % fue explicado por el recambio de especie, mientras que el 37 % restante se debió al anidamiento. Esto es, cerca de dos terceras partes de las especies registradas en un promedio de cada dos sitio, se están remplazando y poco más de la tercera parte de las especies presentes en un sitio es un subconjunto de otro con mayor riqueza (Anexo 3).

La prueba de Mantel mostró que la disimilitud y el anidamiento, entre pares de sitios tienden a aumentar conforme se incrementan las diferencias en cobertura de dosel ($r_{Mantel}=0.38$, $p<0.002$;

$r_{Mantel}=0.36$, $p<0.002$, respectivamente). Con respecto al recambio de especies entre pares de sitios, no se encontró ninguna asociación significativa con las diferencias ambientales entre sitios.

DISCUSIÓN

LOS RESULTADOS DE NUESTRO ESTUDIO MUESTRAN QUE EL PAPEL DE LOS REMANENTES ribereños para mantener la diversidad de anfibios en el paisaje tropical estudiado varía en función de los atributos ambientales de los remanentes, de tal manera que aquellos sitios con mayor cobertura del dosel mantienen una mayor riqueza de especies, así como ensamblajes estructuralmente más complejos. Por otro lado, la disimilitud en composición, debido principalmente al recambio de especies, es una característica común entre los remanentes estudiados, sin embargo, conforme las diferencias en cobertura del dosel entre los sitios aumentan, el anidamiento o depauperación de los ensamblajes tiende a ser más evidente. Los remanentes ribereños, sobre todo los menos alterados, parecen ser más importantes para las salamandras que para los anuros de la región. Desde una perspectiva de conservación, el valor de los remanentes ribereños es mayor en conjunto que a nivel individual. Es muy probable que estos actúen como complementos para mantener parte de la anfibiafauna en paisajes como el estudiado.

Las 12 especies encontradas, representan el 37% de la riqueza histórica reportada para la zona de estudio (Ramírez-Bautista *et al.* 1993 Pineda & Halffter 2004, Murrieta-Galindo 2007) y en el conjunto de remanentes ribereños se ubicaron a 11 de estas 12 especies. A pesar de que este valor es bajo, supera por más del doble al registrado en los pastizales para ganado. En el conjunto de remanentes ribereños el número de especies registrado es similar a lo que se ha encontrado en fragmentos pequeños de bosque de niebla o en cafetales con sombra en la región de estudio (Pineda & Halffter 2004). Si bien el número de especies en los remanentes ribereños representa solo una tercera parte del total de la riqueza reportada históricamente para la zona, la mitad de

tales las especies, de acuerdo con la UICN (2012), se encuentra en situación de riesgo. Las ranas *Craugastor decoratus* y *Plectrohyla arborescandens* están categorizadas como vulnerables (VU) mientras que *Charadrahyla taeniopus* está en peligro (EN). Las salamandras *P. towsendi* y *Pseudoeurycea lynchi*, se encuentra bajo la categoría de peligro crítico (CE), la categoría de mayor riesgo antes de la extinción. La salamandra *Pseudoeurycea cafetalera* aun no es clasificada por la UICN pues recientemente fue descrita (Parra-Olea *et al.* 2010). Aunque aún no se ha identificado la especie a la que pertenece el ejemplar del género *Chiropterotriton*, 10 de las 12 especies conocidas de dicho género están en alguna categoría de riesgo (Frías-Álvarez *et al.* 2010). Es importante mencionar que éstas especies se encuentran asociadas principalmente a vegetación ribereña bien conservada.

Aunque los remanentes ribereños tienen en promedio pocas especies de anfibios (4.8 especies), en conjunto acumulan 11 especies, lo cual resalta su importancia como ambiente. Ahora bien, es necesario destacar las diferencias que existen entre los remanentes menos alterados y los más alterados, más allá del número total de especies (10 y ocho) es evidente la variación en riqueza de cada uno, donde los remanentes menos alterados albergaron entre ocho y cuatro especies, mientras que los más alterados no superaron las cuatro especies de anfibios. En selvas tropicales secas se ha observado que la riqueza y abundancia de herpetozoos también varía entre zonas ribereñas y que esta variación está asociada con las condiciones de cada bosque (Suazo-Ortuño *et al.* 2010).

La variación en condiciones ambientales entre los remanentes estudiados, como la cobertura de dosel y el área basal, influye no solo en la riqueza, sino también en la composición de especies. Las diferencias en composición entre sitios se explican principalmente por el recambio de especies, un reflejo quizá de la alta heterogeneidad propia de un ecosistema tropical de montaña

como el bosque de niebla. La disimilitud en composición en este ambiente ha sido documentado también con otros grupos biológicos como plantas leñosas (Williams-Linera 2002) y escarabajos del estiércol (Halffter *et al.* 2007).

Además de que no todos los remanentes estudiados tienen el mismo papel para mantener a la diversidad de anfibios del paisaje, cabe también señalar que su importancia varía en función de la especie o incluso del grupo biológico analizado. La presencia exclusiva de caudados en los remanentes ribereños, y preferentemente en aquellos menos alterados, sugiere que tales ambientes proporcionan condiciones adecuadas para albergar especies con requerimientos ambientales específicos, que no se encuentran en ambientes transformados como los pastizales. Las salamandras de la familia Plethodontidae son reconocidas como especies particularmente sensibles (Wake & Lynch 1976, Rovito *et al.* 2009) ya que por sus características fisiológicas como la carencia de pulmones y respiración exclusivamente cutánea, necesitan altos niveles de humedad atmosférica y bajas temperaturas, lo que impediría que habiten en ambientes altamente transformados y expuestos. Por el contrario, algunos anuros como *Ecnomiohyla miotympanum* y *Lithobates berlandieri* incrementan su abundancia en los pastizales para ganado, de hecho, la abundancia de la primera especie fue la más alta en todo el estudio. Esto se debió a que durante el muestreo se coincidió con dos eventos reproductivos masivos en uno de los pastizales estudiados. Esto reafirma que no todos los anfibios responden de manera similar a los cambios ambientales, la respuesta es diferencial y depende de la especie o incluso quizá del grupo taxonómico. La historia natural de los anfibios ocasiona fluctuaciones naturales en el número de individuos y hace que sus tamaños poblaciones puedan ser mal juzgados (Stebbins & Cohen 1995), por lo que el uso de las abundancias no refleja de manera confiable lo que realmente puede estar ocurriendo en la estructura de las poblaciones. Con respecto a la rana *E. cystignathoides*, la cual se encontró

solo en pastizales en nuestro estudio, trabajos anteriores la reportan en fragmentos de bosques y en cafetales de sombra (Ramírez-Bautista *et al.* 1993; Pineda & Halffer 2004) o incluso en áreas urbanas (Serrano 2009).

Desde una perspectiva de conservación, el valor de los remanentes ribereños es a nivel de conjunto, más que a nivel individual. Por ello, es necesario favorecer o promover la existencia de remanentes con altas coberturas de dosel e interconectados entre sí, de esta manera podrían funcionar como complemento para mantener parte de la anfibiofauna y quizá otros grupos en paisajes fragmentados como el estudiado.

LITERATURA CITADA

Angulo, A., J.V. Rueda-Almonacid, J.V. Rodríguez-Mahecha & E. La Marca (Eds.). 2006. Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina. Conservación Internacional. Serie Manuales de Campo N. 2 Panamericana Formas e Impresos S. A., Bogotá D.C. 298 pp.

Baselga, A. 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*. Blackwell Publishing Ltd. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00756.Crawford, J. & R.D. Semlitsch. 2007. Estimation of core terrestrial habitat for stream-breeding salamanders and delineation of riparian buffers for protection of biodiversity. *Conservation Biology*, 21: 152-158.

Cushman, S.A. 2006. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological Conservation*. Volume 128, Issue 2, pages 231–240.

Duellman, W.E. & Trueb, L. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore and London.

FAO. 2012. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010. www.fao.org/forestry/fra2010

Feinsinger, T. 2001. *Designing field studies for biodiversity conservation*. Island Press, Washington, DC.

Fisher, J. & D.B. Lindenmayer. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 265-280.

- Frías-Alvarez, P., J.J. Zuñiga-Vega & O. Flores-Villela. 2010. A general assessment of the conservation status and decline trends of Mexican amphibians. *Biodiversity Conservation* 19: 3699–3742
- Gardner, T.A., J. Barlow, S.S. Navjo & C.A. Peres. 2010. A multi-region assessment of tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Biological Conservation* 143: 2293-2300.
- Granados-Sánchez, D. & M.A. Hernández-García. 2006. Ecología de las zonas ribereñas. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. Vol. XII. Núm. 1- 2006.
- Halfpeter, G., E. Pineda, L. Arellano & F. Escobar. 2007. The Instability of Copronecrophagous Beetle Assemblages (Coleoptera: Scarabeinae) in a Mountainous Tropical Landscape of Mexico. *Environmental Entomology*.
- Heyer, R., M. Donnelly, R. McDiarmid, L. Hayeck & M. Foster (Eds.). 1994. *Medición y Monitoreo de la Diversidad Biológica, Métodos Estandarizados para Anfibios*. Smithsonian Institution. Editorial Universitaria de la Patagonia.
- IUCN. 2012, IUCN Red List of Threatened Species (Ver. 2012). Available t:<http://www.iucnredlist.org>. (Accessed: Agosto 2012)
- Lima, M.G. & C. Gascon. 1999. The conservation value of linear forest remnants in central Amazonia. *Biological Conservation*, 91: 241-247.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd.
- Marczak, L.B., T. Sakamaki, S.L. Turvey, I. Deguise, S.L.R. Wood & J.S. Richardson. 2010. Are forested buffers an effective conservation strategy for riparian fauna? An assessment using meta-analysis. *Ecological Applications*, 20 (1): 126-134.

Murrieta-Galindo, R. 2007. Diversidad de anfibios en cafetales en la zona centro del estado de Veracruz, México. Tesis de Maestría en Manejo de Fauna Silvestre. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa.

Parra-Olea, G., S.M. Rovito, L. Márquez-Valdelamar, G. Cruz, R. Murrieta-Galindo & D.B. Wake. 2010. A new species of Pseudoeurycea from the cloud forest in Veracruz, Mexico. *Zootaxa*, 2725:57-68.

Pineda E. & G. Halffter, 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation*, 117: 499-508.

R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna Austria, ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Ramírez-Bautista, A., A. Gonzáles-Romero & C.A. López-González. 1993. Estudio preliminar sobre la herpetofauna del Municipio de Xalapa, Veracruz. Pp. 159-177. En: López-Moreno I.R.. (Ed.). *Ecología urbana aplicada a la Ciudad de Xalapa*. Instituto de Ecología, A.C. MAB-UNESCO.

Resband, W. 2012. National Institutes of Health, USA. <http://imagej.nih.gov/ij>.

Rodríguez-Mendoza, C. & E. Pineda. 2010. Importance of riparian remnants for frog species diversity in a highly fragmented rainforest. *Biology Letters*, 6:781-784.

Rodríguez, C. 2009. Diversidad biológica y remanentes s: el caso de los anuros en un paisaje tropical fragmentado de México. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A.C: Xalapa, Veracruz, México.

- Rovito, S.M., Parra-Olea, G., Vásquez-Almazán, C.R., Papenfuss, T. J., & Wake, D.B. 2009. Dramatic declines in neotropical salamander populations are an important part of the global amphibian crisis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 3231-3236.
- Semlitsch, R.D. 1998. Biological delineation of terrestrial buffer zones for pond-breeding salamanders. *Conservation Biology*. 12:1113-19.
- Stebbins C.R. & N.W. Cohen. 1995. *A Natural History of Amphibians*. Princeton University Press.
- Sokal, R.R., & F.J. Rohlf 1995. *Biometry*, 3^a.ed. W.H. Freeman and Company, New York.
- Suazo-Ortuño, I., J. Alvarado-Díaz, & M. Martínez-Ramos. 2010. Riparian areas and conservation of herpetofauna in a tropical dry forest in western Mexico. *Biotropica*: 1-9, 2010.
- Wake, D.B. 1991. Declining amphibian populations. *Science*, 253: 860.
- Wake, D.B. & Lynch J.F. 1976. The distribution, ecology, and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America. *Science Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County* 25: 1-65.
- Williams-Linera, G. 2002. Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation*. 11: 1825-1843
- Williams-Linera, G. 2007. *El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático*. CONABIO – Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México. 208 pp.

Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis. Fourth edition. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

TABLAS

Tabla 1. Familias, géneros, especies y frecuencia de observación de los anfibios registrados en 15 sitios en la cuenca del río “La Antigua”, Veracruz-México. RVRM= remanentes ribereños menos alterados; RVRA= Remanentes ribereños alterados; PG= pastizales para ganado. Las columnas ST muestran los totales de cada especie para cada ambiente.

Especies	RVRM					ST	RVRA					ST	PG					ST	Total
	R1	R2	R3	R4	R5		R6	R7	R8	R9	R10		P1	P2	P3	P4	P5		
ANURA																			
Centrolenidae																			
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i>					1	1					4	4							5
Craugastoridae																			
<i>Craugastor decoratus</i>			6	1		7													7
<i>Craugastor loki</i>	5	17	8	5	12	47	11	11	19	9	51	101		3	1		4	8	156
Eleutherodactylidae																			
<i>Eleutherodactylus cystignathoides</i>																1		1	1
Hylidae																			
<i>Charadrahyla taeniopus</i>	35	7	19		10	71	6	16	4		19	45			1			1	117
<i>Ecnomiohyla miotympanum</i>	269	9		3	2	283	1	6	23		14	44	953	1		114	1	1069	1396
<i>Plectrohyla arborescandens</i>		10		71	2	83				1		1							84
Ranidae																			
<i>Lithobates berlandieri</i>								1		3		4	10		7	82		99	103
CAUDATA																			
Plethodontidae																			
<i>Chiropterotriton sp.</i>				1		1													1
<i>Parvimolge towsendi</i>	1				3	4			1			1							5
<i>Pseudoeurycea cafetalera</i>	4	18	38	7	3	70	5					5							75

<i>Pseudoerycea lynchi</i>	1 8 9												9						
Número de especies	5	5	4	7	8	10	4	4	4	3	4	8	2	2	3	3	2	5	12
Abundancia	314	61	71	89	41	576	23	34	47	13	88	205	963	4	9	197	5	1178	1959

Tabla 2. Riqueza de especies observada y estimada para los 15 sitios, tres ambientes y el paisaje, basado en dos estimadores. Sobs= especies observadas.

Sitios				
Ambientes	Sobs	Mau Tao	Chao1	Compleitud%
R1	5	5	5	100
R2	5	5	5	100
R3	4	4	4	100
R4	7	9.8	10	70-71
R5	8	8.9	8	90-100
R6	4	4	4	100
R7	4	4	4	100
R8	4	4	4	100
R9	4	4	4	100
R10	3	3	3	100
P1	2	2	2	100
P2	2	2	2	100
P3	3	4.6	4	65-75
P4	3	3	3	100
P5	2	2	2	100
RVRM	10	11.9	11	84-91
RVRA	8	9.8	9	82-89
PG	5	6.8	5.1	74-98
Total	12	13.9	13	82-92

FIGURAS

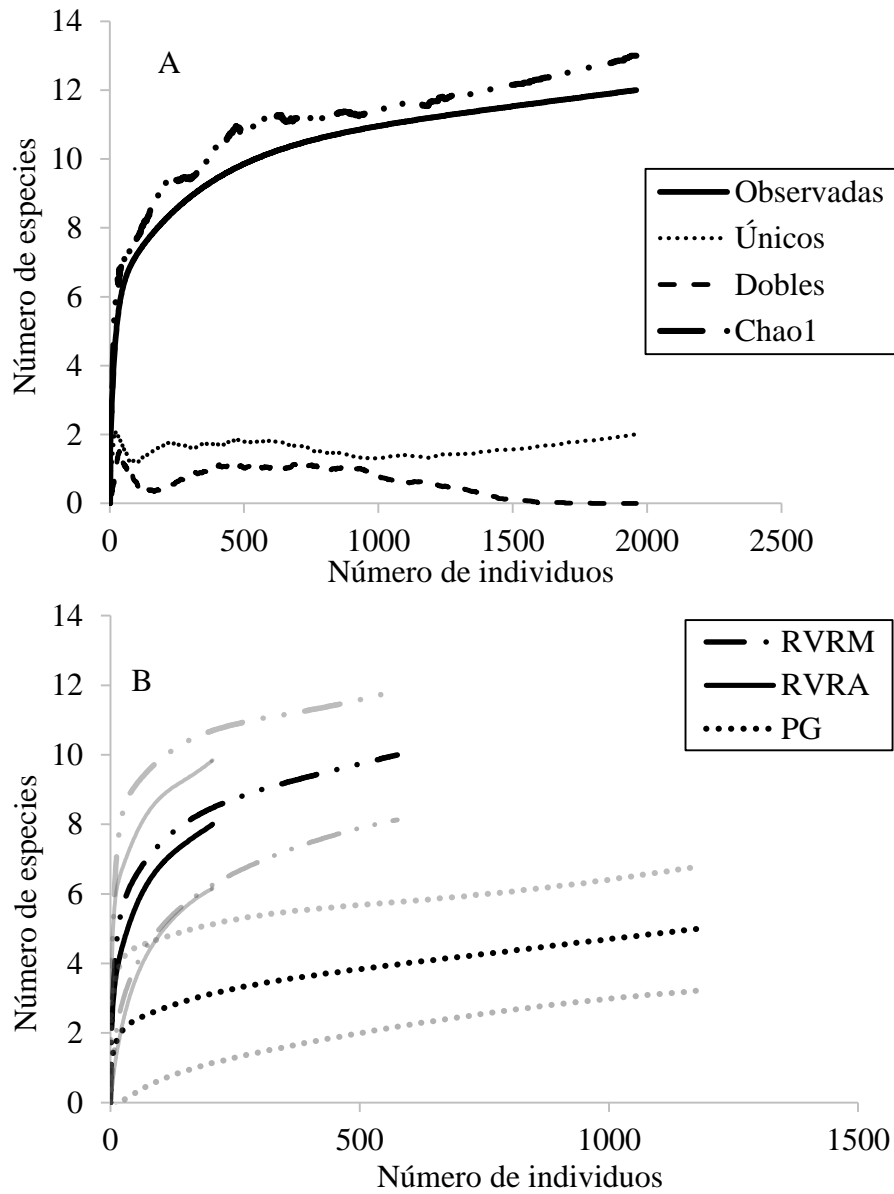


FIGURA 1. Curvas de acumulación de especies de anfibios en: (A) el paisaje, (B) los tres ambientes estudiados. En la figura B, las líneas en gris corresponden a los intervalos de confianza (95%) superior e inferior para cada ambiente.

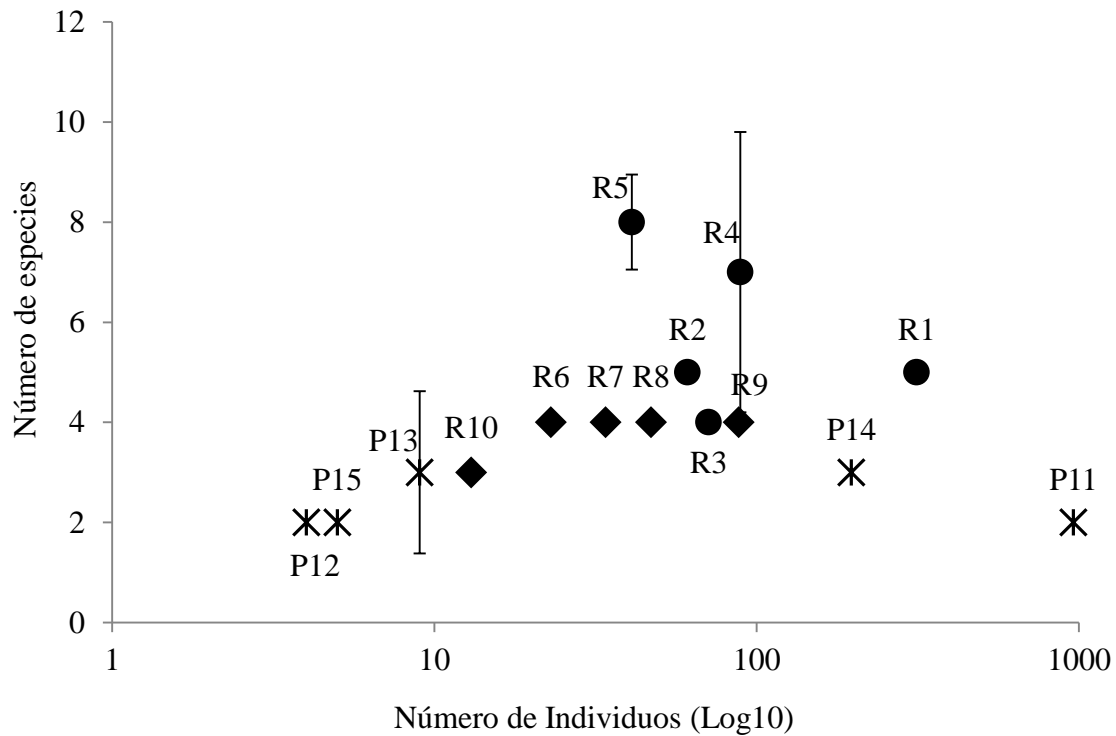


FIGURA 2. Riqueza y abundancia de especies para los 15 sitios de muestreo. Los sitios representados con círculos corresponden a los remanentes ribereños menos alterados; los sitios representados por rombos corresponden a los remanentes más alterados; los sitios representados por asteriscos corresponden a los pastizales para ganado. Las líneas verticales representan los intervalos de confianza al 95% del estimador Mao Tau.

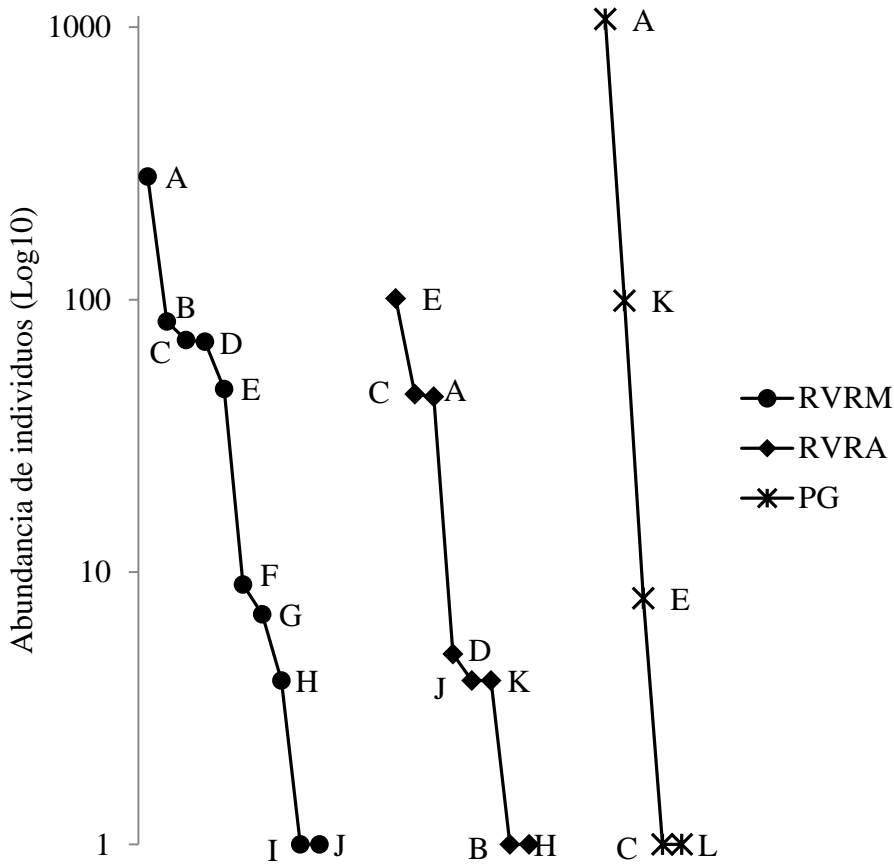


FIGURA 3.Curvas de rango-abundancia para los tres ambientes en la cuenca del río “La Antigua”, Veracruz-México. Para la gráfica se remplazaron los nombres de las especies por letras: A= *Ecnomiohyla miotypanum*; B= *Plectrohyla arborescandens*; C= *Charadrahyla taeniopus*; D= *Pseudoeurycea cafetalera*; E= *Craugastor loki*; F= *Pseudoeurycea lynchi*; G= *Craugastor decoratus*; H= *Parvimolge towsendi*; I= *Chiropterotriton sp.*; J= *Hyalinobatrachium fleischmanni*; K= *Lithobates berlandieri*; L= *Eleutherodactylus cystignathoides*.

ANEXOS

Anexo 1. Características de los 15 sitios de estudio en un paisaje tropical de montaña fragmentado en el centro de Veracruz-México.

Sitio	Código	Latitud N	Longitud W	Altitud ms.n.m.	Área basal cm ²	% Vegetación Arbolada	% Cobertura		Altura Sotobosque		Profundidad Hojarasca		Altura Arboles		Número Árboles	
							Prom.	SD	Prom.	SD	Prom.	SD	Prom.	SD	Prom.	SD
Remanente ribereño 1	R1	19°23'11.06"	97°04'06.42"	1524	111455.9	16.6	85.9	4.1	1.1	0.6	6.9	4.3	13.4	5.3	0.3	0.5
Remanente ribereño 2	R2	19°32'13.53"	97°00'10.02"	1583	97644.2	87.3	81.8	5.1	1.9	0.4	3.9	1.8	15.3	4.6	5.9	2.7
Remanente ribereño 3	R3	19°30'57.99"	97°00'39.09"	1659	67127.2	59.9	82.0	5.3	1.7	0.7	4.5	2.9	10.1	6.4	0.7	0.8
Remanente ribereño 4	R4	19°29'40.04"	97°02'04.11"	2016	18640	62.3	87.0	10.2	0.9	0.3	3.9	3.0	9.7	3.8	8.1	2.9
Remanente ribereño 5	R5	19°27'51.68"	97°02'30.21"	1901	52055.1	75.8	72.8	9.2	1.1	0.2	3.2	1.7	10.7	3.3	4.3	1.8
Remanente ribereño 6	R6	19°24'14.92"	97°05'39.96"	1836	44937.9	33.1	78.4	9.0	0.7	0.5	3.5	2.4	11.3	1.7	6.0	3.9
Remanente ribereño 7	R7	19°24'16.10"	97°04'26.62"	1697	23074.7	30.9	79.4	4.2	0.8	0.5	2.1	1.9	15.0	4.6	7.4	1.8
Remanente ribereño 8	R8	19°23'15.69"	97°05'09.10"	1641	122053.3	21.9	73.4	8.5	0.8	0.5	1.6	1.7	13.3	2.6	5.8	1.9
Remanente ribereño 9	R9	19°23'44.94"	97°02'56.05"	1430	211519.2	44.3	62.3	12.6	0.1	0.4	0.3	0.7	16.5	2.7	0.5	0.5
Remanente ribereño 10	R10	19°27'15.88"	97°03'33.92"	1782	51446.9	36.5	62.4	10.7	0.1	0.2	0.0	0.0	10.2	2.4	7.3	4.1
Pastizal para ganado 1	P1	19°31'37.61"	96°57'02.75"	1341	8975.2	54.0	12.6	17.9	0.3	0.5	0.0	0.0	8.1	9.0	7.3	4.9
Pastizal para ganado 2	P2	19°29'38.80"	97°02'13.45"	2041	1685	73.1	11.5	11.8	0.3	0.5	0.0	0.0	4.9	4.6	8.0	3.0
Pastizal para ganado 3	P3	19°27'27.90"	97°03'42.05"	1817	1698.9	65.5	7.1	16.0	0.2	0.4	0.0	0.0	3.4	3.1	0.1	0.4
Pastizal para ganado 4	P4	19°24'46.12"	97°00'55.72"	1307	142.5	43.0	0.0	0.0	0.4	0.4	0.0	0.0	2.0	3.9	5.9	3.1
Pastizal para ganado 5	P5	19°24'15.81"	97°05'39.02"	1835	1.3	34.2	0.0	0.0	0.2	0.4	0.0	0.0	0.5	1.4	0.8	0.9

Anexo 2. Clasificación de los sitios de muestreo de acuerdo al grado de transformación, utilizando tres variables ambientales. Ord= Ordenación.”

Ambiente	Sitio	Hojarasca	Ord.	Sotobosque	Ord.	Cobertura	Ord.	Suma	Posición
Remanentes ribereños menos alterados	R1	6.9	15.0	1.1	9.0	85.9	14.8	38.8	3.0
	R2	3.9	8.6	1.9	15.0	81.8	14.1	37.7	1.0
	R3	4.5	9.9	1.7	13.5	82.0	14.1	37.6	2.0
	R4	3.9	8.6	0.9	7.5	87.0	15.0	31.1	4.0
	R5	3.2	7.1	1.1	9.0	72.8	12.5	28.6	5.0
Remanentes ribereños más alterados	R6	3.5	7.7	0.7	5.5	78.4	13.5	26.7	6.0
	R7	2.1	4.6	0.8	6.5	79.4	13.7	24.8	7.0
	R8	1.5	3.3	0.8	6.5	73.5	12.7	22.5	8.0
	R9	0.3	0.6	0.1	1.0	62.3	10.7	12.3	9.0
	R10	0.0	0.0	0.1	0.5	62.4	10.7	11.2	10.0
Pastizales para ganado	P1	0.0	0.0	0.3	2.0	12.6	2.2	4.2	11.0
	P2	0.0	0.0	0.3	2.2	11.5	2.0	4.1	12.0
	P3	0.0	0.0	0.4	3.5	0.0	0.0	3.5	13.0
	P4	0.0	0.0	0.2	1.5	7.1	1.2	2.7	14.0
	P5	0.0	0.0	0.2	1.5	0.0	0.0	1.5	15.0

Anexo 3. Valores de: (A) disimilitud de Jaccard, (B) recambio, y (C) anidamiento entre sitios, y (D) Jaccard, recambio y anidamiento entre ambientes. Los valores sobre las diagonales corresponden a los valores de recambio y anidamiento respectivamente entre sitios, los valores bajo las diagonales corresponden al porcentaje del índice de Jaccard explicado por el recambio y anidamiento de especies.

A	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8	R9	R10	P1	P2	P3	P4	P5
R1	-	0.33	0.50	0.67	0.38	0.20	0.50	0.20	0.50	0.00	0.8	0.60	0.67	0.8	0.60
R2		-	0.50	0.50	0.38	0.20	0.50	0.50	0.50	0.67	0.8	0.60	0.67	0.9	0.60
R3			-	0.63	0.67	0.40	0.67	0.67	0.67	0.83	1.00	0.80	0.60	1.00	0.80
R4				-	0.50	0.63	0.78	0.75	0.78	0.75	0.9	0.7	0.89	0.9	0.71
R5					-	0.50	0.67	0.50	0.50	0.75	0.89	0.75	0.78	0.90	0.75
R6						-	0.40	0.40	0.40	0.83	0.80	0.50	0.60	0.8	0.50
R7							-	0.40	0.40	0.60	0.50	0.50	0.25	0.60	0.50
R8								-	0.40	0.83	0.80	0.50	0.60	0.8	0.50
R9									-	0.83	0.80	0.50	0.60	0.8	0.50
R10										-	0.75	0.75	0.50	0.80	0.75
P1											-	0.7	0.75	0.3	0.50
P2												-	0.75	0.8	0.00
P3													-	0.80	0.75
P4														-	0.8
P5															-

B	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8	R9	R10	P1	P2	P3	P4	P5
R1	-	0.33	0.40	0.57	0.00	0.00	0.40	0.00	0.40	0.00	0.67	0.00	0.50	0.67	0.00
R2	100	-	0.40	0.33	0.00	0.00	0.40	0.40	0.40	0.50	0.67	0.00	0.50	0.80	0.00
R3	80	80	-	0.40	0.40	0.40	0.67	0.67	0.67	0.80	1.00	0.67	0.50	1.00	0.67
R4	86	67	64	-	0.44	0.40	0.67	0.67	0.67	0.50	0.67	0.00	0.80	0.80	0.00
R5	0	0	60	89	-	0.00	0.40	0.00	0.00	0.50	0.67	0.00	0.50	0.80	0.00
R6	0	0	100	64	0	-	0.40	0.40	0.40	0.80	0.67	0.00	0.50	0.80	0.00
R7	80	80	100	86	60	100	-	0.40	0.40	0.50	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00
R8	0	80	100	89	0	100	100	-	0.40	0.80	0.67	0.00	0.50	0.80	0.00
R9	80	80	100	86	0	100	100	100	-	0.80	0.67	0.00	0.50	0.80	0.00
R10	0	75	96	67	67	96	83	96	96	-	0.67	0.67	0.50	0.80	0.67
P1	80	80	100	76	75	83	0	83	83	89	-	0.67	0.67	0.00	0.50
P2	0	0	83	0	0	0	0	0	0	89	100	-	0.67	67.00	0.00
P3	75	75	83	90	64	83	0	83	83	100	89	89	-	0.80	0.67
P4	80	93	100	90	89	96	83	96	96	100	0	89	100	-	0.67
P5	0	0	83	0	0	0	0	0	0	89	100	0	89	89	-

C	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8	R9	R10	P1	P2	P3	P4	P5
R1	-	0.00	0.10	0.10	0.38	0.20	0.10	0.20	0.10	0.00	0.17	0.60	0.17	0.17	0.60
R2	0	-	0.10	0.17	0.38	0.20	0.10	0.10	0.10	0.17	0.17	0.60	0.17	0.06	0.60
R3	20	20	-	0.23	0.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.13	0.10	0.00	0.13
R4	14	33	36	-	0.06	0.23	0.11	0.08	0.11	0.25	0.21	0.71	0.09	0.09	0.71
R5	100	100	40	11	-	0.50	0.27	0.50	0.50	0.25	0.22	0.75	0.28	0.10	0.75
R6	100	100	0	36	100	-	0.00	0.00	0.00	0.03	0.13	0.50	0.10	0.03	0.50
R7	20	20	0	14	40	0	-	0.00	0.00	0.10	0.50	0.50	0.25	0.10	0.50
R8	100	20	0	11	100	0	0	-	0.00	0.03	0.13	0.50	0.10	0.03	0.50
R9	20	20	0	14	100	0	0	0	-	0.03	0.13	0.50	0.10	0.03	0.50
R10	100	25	4	33	33	4	17	4	4	-	0.08	0.08	0.00	0.00	0.08
P1	20	20	0	24	25	17	100	17	17	11	-	0.00	0.08	0.33	0.00
P2	100	100	17	100	100	100	100	100	100	11	0	-	0.08	0.08	0.00
P3	25	25	17	10	36	17	100	17	17	0	11	11	-	0.00	0.08
P4	20	7	0	10	11	4	17	4	4	0	100	11	0	-	0.08
P5	100	100	17	100	100	100	100	100	100	11	0	100	11	11	-

D	Jaccard			Recambio			Anidamiento		
	RVRM	RVRA	PG	RVRM	RVRA	PG	RVRM	RVRA	PG
RVRM	-	0.36	0.8	-	0.22	0.6	-	0.14	0.2
RVRA		-	0.6	61	-	0.3	39	-	0.2
PG			-	79	60	-	24	40	-

Artículo con formato para ser sometido en: Biological Conservation

CAPITULO II: Diversidad funcional en remanentes ribereños: anfibios en un paisaje tropical de montaña fragmentado.

Cecilia Tobar Suárez, Eduardo Pineda

Red de Biología y Conservación de Vertebrados, Instituto de Ecología A.C. Carretera antigua a Coatepec 351, El Haya, Xalapa 91070, Veracruz, México. Tel (228) 842 1800

Resumen: Examinamos el papel de los remanentes ribereños en el mantenimiento de la diversidad de funcional de anfibios en un paisaje tropical de montaña fragmentado. Comparamos cuatro medidas de diversidad funcional: riqueza basada en dendrogramas, riqueza, equitatividad y dispersión funcionales. Entre marzo del 2011 y marzo del 2012 en la zona centro del estado de Veracruz-México, muestreamos tres ambientes con diferente grado de transformación: remanentes ribereños menos alterados, alterados y pastizales para ganado. Reportamos un total 12 especies de anfibios para el conjunto de los tres ambientes, éstas formaron cuatro grupos funcionales. A nivel de ambiente, en los remanentes ribereños alterados registramos cuatro grupos funcionales, mientras que en los remanentes menos alterados y pastizales reportamos tres grupos en cada uno. Los valores de riqueza y equitatividad funcional alcanzaron los valores más altos en los remanentes ribereños alterados; la riqueza funcional fue similar en los remanentes ribereños menos alterados y pastizales, la equitatividad funcional, fue más alta en los remanentes ribereños menos alterados que en pastizales. La dispersión funcional fue mayor en los remanentes ribereños menos alterados, seguidos por los remanentes alterados y finalmente los potreros. Concluimos que la diversidad funcional ante la alteración del hábitat depende tanto del aspecto funcional estudiado como del nivel de alteración. Si bien la riqueza de especies y la diversidad funcional no necesariamente están relacionadas, es importante conservar un buen número de especies con el mayor número de rasgos funcionales para que el sistema conserve una mayor capacidad de respuesta y recuperación a las alteraciones. Ambientes como los pastizales para ganado, son susceptibles a la pérdida de grupos funcionales completos ocasionando un empobrecimiento estructural.

Palabras clave: diversidad funcional, riqueza de especies, fragmentación del hábitat, conservación.

1. Introducción

Una de las mayores amenazas que enfrenta la biodiversidad, principalmente como resultado de las actividades antropogénicas, es la pérdida y fragmentación del hábitat. Esto da como resultado paisajes donde los fragmentos de bosque original se encuentran inmersos en una matriz de hábitats con diferentes grados de transformación (Fischer & Lindenmayer, 2007), y cuya estructura y función ha sido evidentemente alterada, repercutiendo en la dinámica de la diversidad biológica (Gardner *et al.* 2010). Entre estos remanentes de vegetación, están aquellos remanentes que flanquean ríos y arroyos considerados zonas de transición, filtro e interacción entre los medios terrestre y acuático (Granados-Sánchez *et al.* 2006, Rodríguez 2009). A partir de ahora denominaremos a éstos como remanentes de vegetación ribereña. Estos remanentes pueden ser utilizados por muchas especies durante alguna etapa de sus ciclos de vida, ya sea para moverse entre parches de vegetación, como zonas de descanso durante migraciones o como lugares de reproducción, anidamiento y alimentación (Granados-Sánchez *et al.* 2006). En muchos casos, son refugios durante periodos secos o para aquellas especies cuyos hábitats han desaparecido (Rodríguez-Mendoza & Pineda 2010, Suazo-Ortuño *et al.* 2010, Granados-Sánchez *et al.* 2006). La relevancia de estos fragmentos para la biodiversidad podría ser mayor en paisajes que han sido fuertemente transformados, afectando varios aspectos de la diversidad, entre los cuales están las funciones que cumplen las especies dentro de un ecosistema (Ernst *et al.* 2006).

La diversidad biológica o biodiversidad de un hábitat incluye todas las especies vivientes en un sitio, las variaciones genotípicas y fenotípicas entre estas especies, y todas las variaciones espaciales y temporales en las comunidades y ecosistemas de las que estas especies forman parte (Tilman 2001). La diversidad de especies fundamentada en la taxonomía, probablemente la faceta más estudiada de la biodiversidad, enfatiza las diferencias fenotípicas de las especies, ignorando las diferencias funcionales y filogenéticas (Bathala *et al.* 2010, Weiher 2011). Las

medidas neutrales de la biodiversidad tienen su premisa en que las especies son diferentes entre sí, sin embargo estas medidas (e.g. la riqueza) no consideran la magnitud de estas diferencias (Ernst *et al.* 2006, Weiher 2011).

El considerar únicamente el número de especies tiene poco poder al momento de explicar el funcionamiento de un ecosistema (Barragán *et al.* 2011), por ejemplo, dos comunidades pueden tener la misma riqueza y equitatividad de especies y ser muy diferentes en su composición. Al no considerar la identidad de las especies, se estaría ignorando que cada especie tiene un papel particular en el ambiente y por lo tanto, pueden también responder de manera distinta a las perturbaciones del sistema. Ahora bien, hay especies que pueden tener papeles similares en el ambiente, de tal forma que una reducción en el número de especies no implicaría necesariamente una reducción de la diversidad de las características funcionales del sistema (Barragán *et al.* 2011, Weiher 2011). La diversidad funcional (DF), definida como la magnitud con la cual las especies que coexisten varían en términos de sus rasgos funcionales (Weiher 2011), surge como un componente de la biodiversidad que cuantifica el valor y la amplitud de los rasgos de los organismos que influyen en la dinámica, funcionamiento y estabilidad del ecosistema (e.g. estructura, composición, resiliencia y predictibilidad composicional) (Villéger *et al.* 2008, Tilman 2001). La diversidad funcional puede ser analizada desde varios enfoques como: número de niveles tróficos, gremios, grupos funcionales o ciclos de vida. Sin embargo, estas clasificaciones muchas veces resultan en la pérdida de información y la imposición de estructuras discretas en las diferencias funcionales entre especies que usualmente son continuas (e.g. algunas especies tienen un fuerte impacto en el ecosistema por sus elevadas abundancias y clasificaciones como los grupos funcionales ignora estas abundancias) (Weiher 2011, Villéger *et al.* 2008). Una manera de generar información precisa y de manera continua, que complemente la información proporcionada por análisis como el de grupos funcionales, es el uso de los rasgos de las especies o rasgos

funcionales. Éstos pueden ser rasgos morfológicos que representen adaptaciones a diferentes dietas, hábitats, rasgos fisiológicos (*e.g.* tolerancia a la temperatura, requerimientos de humedad), rasgos reproductivos (*e.g.* comportamientos migratorios, cuidado parental), etc. Tales rasgos influyen en el desempeño de las especies y/o en los procesos de los ecosistemas (Schleuter *et al.* 2010, Weiher 2011).

Algunos grupos de especies cumplen funciones en el ambiente que pueden ser determinadas y evaluadas más notoriamente que otras (*e.g.* polinizadores, descomponedores, dispersores). Debido a su alta sensibilidad a los cambios ambientales, los anfibios han sido considerados excelentes indicadores de la calidad del hábitat, su biología e historia de vida hace que sean muy sensibles a cambios en el ambiente. Sin embargo, determinar su función en el ecosistema puede resultar más complejo pues exhiben una gran variedad de atributos fisiológicos y de historia natural, de modos reproductivos, ocupan o hacen uso de diversos componentes del hábitat a lo largo de su ciclo de vida e interaccionan con una gran cantidad de especies en su entorno, principalmente en interacciones depredador-presa (Stebbins & Cohen 1995)

En ciertos lugares de los trópicos y sub trópicos los anfibios constituyen el grupo de vertebrados más abundante y con mayor aporte de biomasa por unidad de superficie, superando a las demás clases de vertebrados terrestres. Asimismo, pueden llegar a ser los principales vertebrados consumidores de invertebrados y a la vez actuar como un importante componente en la dieta de muchos tipos de depredadores, tanto vertebrados, como algunos artrópodos (Duellman & Trueb 1994, Stebbins & Cohen 1995).

Los renacuajos son un componente importante en muchos hábitats de agua dulce. Los estados larvales de muchas especies de anuros son herbívoros y se alimentan filtrando algas microscópicas, detritos del agua y consumiendo plantas acuáticas y algas macroscópicas por lo que constituyen un importante control sobre el crecimiento de éstas, transfiriendo de

manera efectiva la energía producida por plantas a predadores carnívoros (Halliday 2008, Stebbins & Cohen 1995). Es así que cada etapa del desarrollo de los anfibios, desde los huevos hasta los adultos, aportan alimento a predadores particulares y en diferentes microhábitats, por lo que pueden ser considerados como los consumidores secundarios y terciarios más importantes en la cadena trófica, cumpliendo un importante rol en el flujo de energía y en el ciclo de nutrientes en muchos ecosistemas tanto terrestres como acuáticos (Wells 2007).

Los trabajos en donde se evalúa la diversidad funcional de anfibios son muy escasos, no tanto para la zona como a escala global. Una aproximación al estudio de la diversidad funcional de anfibios, se puede encontrar en estudios de diversidad de especies que incluyen análisis de cómo la transformación del bosque afecta a los gremios de anfibios (Pineda *et al.* 2005, Pineda & Halffter 2004), sin embargo no se analiza la diversidad funcional *per se*. El único trabajo en donde se realiza un análisis de la diversidad funcional de anfibios es el publicado por Ernst *et al.* (2006), en donde sugieren que existe una pérdida de la diversidad funcional en dos comunidades de anfibios tropicales en el oeste de África y América del sur.

En paisajes tropicales donde los bosques han sido fragmentados, es importante examinar otro aspecto más de la biodiversidad, como la diversidad funcional, para tener un panorama más amplio de la relación entre la diversidad biológica y la transformación del hábitat. El propósito de este trabajo fue analizar la diversidad funcional en remanentes ribereños de un paisaje tropical de montaña en México. Para ello, usando a los anfibios como modelo de estudio, comparamos distintos aspectos de la diversidad funcional en dos tipos de remanentes ribereños que difieren en su nivel o grado alteración y en pastizales para ganado. Si la alteración del bosque tiende a cambiar las condiciones en las que viven los organismos y a simplificar el hábitat, entonces esperaríamos que en ambientes menos alterados la diversidad funcional sea mayor que en los ambientes más alterados.

2. Métodos

2.1 Área de estudio

El área de estudio se ubica en el centro del estado de Veracruz, México, en la zona alta de la cuenca del río “La Antigua”, en una cota altitudinal entre los 1300 y 2100 m.s.n.m. Entre las localidades próximas a los sitios de estudio están los municipios de Xalapa, Coatepec y Xico. El tipo de vegetación original corresponde al de un bosque de niebla o bosque mesófilo de montaña. Para la zona montañosa central del estado de Veracruz, aproximadamente el 90% de este ecosistema ha sido transformado, generándose remanentes de bosque dominados por una matriz de cultivos agrícolas y pastizales para ganado, estos últimos abarcan cerca del 37% de la superficie de la región (Williams-Linera 2007).

El clima en la región es templado - húmedo con lluvias todo el año. Se distinguen tres estaciones: la seca-fría de noviembre a marzo, la seca-cálida de abril a mayo, y la húmeda-cálida de junio a octubre. La precipitación anual varía entre los 1500 – 2000 mm, con una temperatura media anual de 18°C (Williams-Linera 2007).

Mediante el análisis de imágenes aéreas y recorridos en campo, seleccionamos 10 remanentes ribereños bajo los siguientes criterios: (1) que estuviesen rodeados de un ambiente altamente transformado como el pastizal para ganado; (2) que flanquearan o tuvieran un río de primer o segundo orden; y (3) que estuviesen separados entre sí por una distancia superior a 500 m. Seleccionamos cinco sitios cuyo uso de suelo fue pastizal para ganado, que tuviesen un río de primer o segundo orden, y que estuviesen separados entre sí y de los remanentes ribereños previamente seleccionados por más de 500 m. En estos cinco últimos sitios no existían hileras de árboles flanqueando a los ríos que contenían, en algunos casos solo había algún árbol aislado.

Para caracterizar a los 15 sitios seleccionados, medimos: (1) la cobertura de dosel mediante 24 fotografías digitales en cada sitio, tomadas a 1.20 metros del suelo, con una apertura y velocidad de obturación constantes y procesadas posteriormente a través del programa ImageJ 1.45s (Resband 2012); (2) altura del sotobosque; (3) profundidad de la hojarasca; (4) número de árboles; (5) área basal, calculada con base en el número de árboles y al diámetro a la altura del pecho (DAP), esto cada uno de los ocho transectos trazados en cada sitio de estudio (ver “Muestreo de Anfibios”); (6) altura de los árboles; (7) el porcentaje de vegetación arbolada para el área circundante a cada sitio de muestreo, para esto tomamos como límite los parteaguas de la microcuenca en la que se encuentra cada sitio de estudio. Las seis primeras variables aportan información a nivel local, mientras que la última aporta información a nivel de paisaje.

Debido a que observamos variación entre los sitios con respecto a sus atributos ambientales y al nivel de alteración del hábitat, decidimos agruparlos en categorías. Para esto realizamos un análisis de componentes principales (PCA) para seleccionar aquellas variables que proporcionaron un mayor porcentaje de explicación a la variación. Las variables resultantes fueron: (1) cobertura de dosel, (2) altura de sotobosque, y (3) profundidad de hojarasca. Posteriormente, realizamos una ordenación de los sitios utilizando los valores de las variables seleccionadas (la media), asignando un puntaje en proporción al valor de su media. Repetimos este proceso con cada variable y, finalmente sumamos los puntajes de cada sitio para saber el lugar que correspondía. Los cinco sitios con valores más altos se denominaron “remanentes ribereños menos alterados”, los cinco siguientes como “remanentes ribereña alterados”, y los cinco últimos se denominaron “pastizales para ganado” (Anexo 1).

2.2 Muestreo de anfibios

Para registrar a los anfibios en los sitios de estudio, establecimos al interior de cada uno 8 transectos lineales de 20m de longitud x 5m de ancho (estos últimos delimitados a partir de la

orilla del río) y separados entre sí por una distancia no menor de 10 m. Cada sitio fue muestreado en seis ocasiones, un muestreo en cada uno de los siguientes meses: marzo, mayo, julio, septiembre, noviembre del 2011 y marzo del 2012. En total, el esfuerzo de muestreo en este estudio abarcó una superficie de 72,000 m²(100 m²/transecto x 8 transectos/sitio x 15 sitios x 6 ocasiones).

Los muestreos fueron nocturnos, en cada transecto se buscó y capturó a los anfibios de forma manual, los cuales se mantuvieron en bolsas plásticas hasta su identificación. Los primeros individuos de cada especie fueron colectados como especímenes testigo, los cuales se sacrificaron utilizando benzocaína en aerosol, fueron fijados en formol al 10 por ciento y preservados en alcohol potable al 70 por ciento. Excepto los especímenes testigo, todos los anfibios capturados fueron devueltos a los mismos lugares de captura. Se tomaron medidas de peso, longitud rostro cloaca (LRC) y longitud total (LT, esto para salamandras).

2.3 Selección de rasgos

Los rasgos seleccionados en este estudio pretenden rescatar el aporte de los anfibios como consumidores y presas potenciales en diferentes etapas del desarrollo (huevos, larvas, adultos) y en los diferentes microhábitats del ecosistema, para esto se seleccionaron cuatro rasgos:

Microhábitat: se refiere al ambiente o microhábitat que ocupan los individuos de una especie. Para el caso de este estudio se consideraron cuatro microhábitats: (1) hojarasca, (2) sotobosque, (3) dosel y (4) semi-acuático (Stebbins & Cohen 1995). Modos reproductivos: son una combinación de factores relacionados con la oviposición y el desarrollo larval, y los anfibios registrados en la zona se caracterizaron en tres modos reproductivos: (1) huevos depositados en el agua y larvas cuyo desarrollo también es en el agua, (2) huevos depositados en la vegetación, fuera del agua, y larvas que caen al agua, en donde se desarrollan, y (3) huevos depositados fuera del agua, en el suelo, y el desarrollo de los embriones es directo, sin

etapa larval acuática (Duellman & Trueb 1994). Peso: se consideró el peso promedio de los individuos registrados, ya que las especies de mayor peso aportarán mayor cantidad de biomasa al sistema. Tipo de respiración: Los adultos de la mayoría de anfibios presentan respiración cutánea, pulmonar y bucofaríngea excepto las salamandras de la familia Plethodontidae que solo presentan respiración cutánea y bucofaríngea (Duellman & Trueb 1994). Los anfibios registrados se agruparon en dos categorías dependiendo de su tipo de respiración: (1) pulmonar-cutánea-bucofaríngea, la cual denominamos aquí "predominantemente pulmonar" y (2) cutánea-bucofaríngea, las cual denominamos como "predominantemente cutánea".

2.4 Análisis de datos

El análisis de DF basado en el uso de atributos funcionales es una medida continua basada en una matriz de disimilitud. Manson y colaboradores (2005) proponen el uso de patrones de distribución de las especies en un espacio funcional que constituye el nicho funcional de una comunidad, representado por un espacio geométrico T dimensional (T = rasgos), en donde cada uno de los ejes representa un rasgo funcional distinto, y la posición de una especie dentro de este espacio representa su nicho funcional (Villéger *et al.* 2008). Con base en esto, se han propuesto varias medidas que evalúan la distribución y abundancia de las especies de una comunidad en el espacio funcional, y que al ser evaluadas de manera independiente proveen más detalles para examinar los mecanismos de enlace entre la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema (Manson *et al.* 2005, Villéger *et al.* 2008). Para el presente trabajo utilizamos cuatro medidas de diversidad funcional:

Riqueza funcional basada en dendrogramas (FDp): La FDp construye un dendrograma a partir de una matriz de distancia basada en los rasgos funcionales de las especies de cada muestra. Los valores de FDp se obtienen como resultado de la suma de las longitudes de las ramas del dendrograma (Weiher 2011).

Riqueza funcional (FRic): La FRic representa la cantidad de espacio (volumen) funcional T ocupado por las especies de una comunidad (Manson *et al.* 2005, Villéger *et al.* 2008). Está medida no toma en cuenta la abundancia de las especies (Schleuter *et al.* 2010).

Equitatividad funcional (FEve): Esta medida calcula que tan regulares son las distancias entre las especies en el espacio funcional T , tomando en cuenta la equitatividad de las abundancias. Los valores de FEve oscilan entre: 1 cuando las especies se distribuyen de manera regular, y 0 cuando existen grupos separados de especies y/o abundancias.

Dispersión funcional (FDis): Esta medida calcula la distancia promedio que existe entre el centroide o punto central del conjunto de especies en la comunidad y cada una de las especies. La FDis será mayor mientras las especies se encuentren más alejadas del centroide. Al igual que FEve, toma en cuenta las abundancias relativas.

Cada una de las medidas de diversidad funcional se obtuvo mediante el software FDiversity (Casanoves *et al.* 2010). Para determinar si las diferencias en los valores de diversidad funcional no estaban dadas por diferencias en el nivel de muestreo de cada ambiente, se calculó la completitud del inventario de cada ambiente comparando el número de especies observadas con relación al número de especies predichas por los estimadores Mao Tau y Chao1, obtenidos mediante el programa EstimateS v8.2 (Colwell 2009). Finalmente para determinar si las diferencias en el número de especies de cada grupo funcional en los tres ambientes son estadísticamente significativas, se aplicó una prueba no paramétrica de Friedman (Ambrose & Peckham 1987).

3. Resultados

En el conjunto de remanentes ribereños y pastizales para ganado se registró un total de 12 especies de anfibios. El mayor número de especies se registró en los remanentes ribereños

menos alterados (10 especies), seguido de los remanentes ribereños alterados (8 especies) y la menor riqueza de especies se encontró en los pastizales para ganado (5 especies), (Tabla 1). Los tres ambientes estudiados tuvieron un porcentaje de completitud igual o mayor al 70%.

El valor general de diversidad funcional para los tres ambientes fue de $FDp=17.7$. El dendrograma funcional, con una línea arbitraria de corte ubicada en 1.5, dio como resultado cuatro grupos funcionales: (1) especies que se distribuyen en el sotobosque o dosel, con modos reproductivos uno y dos, respiración pulmonar, y pesos no mayores a los 10 gr; (2) especies de hábitos terrestres, con modo reproductivo tres, respiración pulmonar, y pesos no mayores a los 4 gr; (3) especies terrestres, como modo reproductivo tres, respiración cutánea, y pesos no mayores a los 3 gr; (4) especies semi-acuáticas, con modo reproductivo uno, respiración predominantemente pulmonar, y pesos no mayores a los 41 gr, (Tabla 1; Fig.1A). De estos, los grupos funcionales 1 y 3 fueron los más ricos con cuatro especies cada uno, en el grupo funcional 2 se registraron dos especies, mientras que el grupo funcional 4 estuvo representado por una sola especie (Fig. 2A). El grupo 1 se destacó por su abundancia (1602 individuos de los cuales 889 corresponden a *Ecnomiohyla miotympanum*), mientras que las abundancias en los tres grupos restantes oscilaron entre 90 (grupo 3) y 164 (grupo 2) individuos (Fig. 2A).

En los remanentes ribereños menos alterados, donde un total de 10 especies fueron registradas, se detectaron tres grupos funcionales (Fig. 1B), el valor de FDp para este ambiente fue de 11.7. En este ambiente, los grupos funcionales 1 y 3 estuvieron formados por 4 especies cada uno, mientras que en el grupo funcional 2 solo se registraron dos especies y no se registró ninguna especie correspondiente al grupo 4 (Fig. 2B). El grupo 1 destacó por su alta abundancia (438 individuos) contrastando con las abundancias de los grupos 2 y 3 que no superaron los 100 individuos (Fig. 2B).

El valor más alto de diversidad funcional correspondió a los remanentes ribereños alterados (FDp=16.8), donde las ocho especies registradas se agruparon en cuatro grupos funcionales (Fig. 1C). En el grupo funcional 1 se registró el mayor número de especies (cuatro especies), mientras que los grupos funcionales 2 y 4 estuvieron representados por una sola especie cada uno (Fig. 2C). Los grupos 1 y 2 fueron los más abundantes (94 y 101 individuos respectivamente), contrastando con los grupos 3 y 4 con bajas abundancias inferiores a los 10 individuos (Fig. 2C).

El valor de FDp en los pastizales para ganado fue de 12.1, donde las cinco especies registradas conformaron a tres grupos funcionales (Fig. 1D). Los grupos 1 y 2 fueron los más ricos con dos especies cada uno, mientras que el grupo funcional 4 estuvo conformado por una sola especie y no se registraron especies correspondientes al grupo 3 (Fig. 2D). El grupo 1 se destaca por su elevada abundancia (1070 individuos), seguida por el grupo 4 con 99 individuos, mientras que el grupo 2 apenas alcanzó nueve individuos (Fig. 2D).

Al comparar estadísticamente el número de especies de cada grupo funcional en los tres ambientes, no observamos diferencias significativas ($\chi^2=0.615$; $p<0.7$).

La riqueza funcional para los tres ambientes fue de 2.0. Los remanentes ribereños alterados alcanzaron el valor más alto de riqueza funcional (FRic=1.5), seguidos por los pastizales para ganado con valores de riqueza funcional muy similares a los de los remanentes ribereños menos alterados (FRic=0.59, FRic=0.54 respectivamente) (Fig. 3B).

La equitatividad funcional para todo el paisaje fue media (FEve=0.45), los remanentes alterados alcanzaron los valores más altos (FEve=0.7), mientras que en los remanentes ribereños menos alterados este valor fue bajo, similar al alcanzado en el paisaje (FEve=0.46), pero superior a la registrada en los pastizales para ganado (FEve=0.25) (Fig. 3C). La

dispersión funcional para todo el paisaje fue de $FDis = 0.76$, los valores más altos se registraron en los remanentes ribereños menos alterados ($FDis=0.96$), seguidos por los remanentes alterados ($FDis=0.66$), mientras que los pastizales para ganado registraron los valores más bajos ($FDis=0.56$) (Fig. 3D).

4. Discusión

Los resultados de nuestro estudio muestran que la disminución del número de especies conforme el ambiente está más alterado, no implica una reducción de la diversidad funcional, al menos no en todos los aspectos de la diversidad que aquí evaluamos. Esto sugiere que la respuesta de la diversidad funcional ante la alteración del hábitat depende tanto del aspecto funcional estudiado, como del nivel de alteración. Si bien, en los remanentes menos alterados y los pastizales para ganado se pierde un grupo funcional completo, no existe una evidencia clara en cuanto a una reducción de la diversidad funcional. Esto último se hace patente cuando observamos, por un lado, que los valores de riqueza funcional son más altos en los remanentes ribereños alterados, y por otro, que los valores de dispersión funcional son más altos en los remanentes ribereños menos alterados. Este último resultado se ajusta a nuestra hipótesis de trabajo, mientras que el primero no.

A pesar de que los dos primeros grupos funcionales se mantienen en todos los ambientes, observamos que existe una disminución de la riqueza de cada grupo funcional conforme se incrementa el grado de alteración de los ambientes estudiados. Si ambientes estructuralmente más complejos proveen una mayor disponibilidad de nichos que pueden ser aprovechados por las especies (Batalha *et al.* 2010) entonces la simplificación del ambiente reduciría tal disponibilidad y sólo unas cuantas especies de cada grupo funcional ocuparían tales nichos.

La variación en la riqueza de los grupos funcionales podría estar relacionada con la variación en las características ambientales de los remanentes ribereños y pastizales para ganado. Ernst

et al. (2011), reportaron que existe relación entre características ambientales (como profundidad de la hojarasca, cobertura de dosel y topografía) y la variación en los rasgos funcionales de las comunidades de anuros en América del Sur, el oeste de África y el sureste de Asia. Esto se hace evidente si observamos, por ejemplo, al grupo funcional 1, conformado por especies arborícolas, que mantuvo la riqueza de especies en los remanentes ribereños menos alterados y alterados, pero se redujo a la mitad en los pastizales para ganado, en donde la presencia de árboles, y por lo tanto de cobertura de dosel, es casi inexistente. Esto se vuelve más evidente cuando observamos que el grupo funcional 3, conformado por caudados (salamandras), alcanzó el valor máximo de riqueza en los remanentes menos alterados, se redujo a la mitad en los remanentes alterados y desapareció en los pastizales para ganado. Este decremento en la riqueza sugiere que las condiciones ambientales que prevalecen en este último tipo de ambiente en paisajes como el estudiado, impiden la existencia de este grupo y por lo tanto alteran la dinámica del sistema.

La importancia de la riqueza de especies dentro de cada grupo funcional radica en que representa la capacidad a los grupos, y por ende a los ecosistemas, para tolerar la simplificación de las comunidades como consecuencia de la extinción (Fonseca & Ganade 2001). La redundancia funcional que puede presentar cada grupo ilustra la superposición de funciones ecológicas de los miembros de la comunidad, regulando el cómo la extinción de especies afecta la estabilidad y resiliencia de los ecosistemas (Fonseca & Ganade 2001, StrauB *et al.* 2010). Si la diversidad funcional y la riqueza de especies muestran una relación uno a uno, todas las especies de un sistema contribuirían de manera distinta a su funcionamiento. Las desviaciones de este patrón se producen con las diferencias en la contribución funcional de especies, por ejemplo, si la riqueza de especies cambia pero la diversidad funcional se mantiene constante, las especies adicionales o las que desaparecen no exhiben rasgos ecológicos únicos y pueden ser consideradas funcionalmente redundantes

(StrauB *et al.*2010). En nuestro estudio, de los tres ambientes estudiados, en los pastizales para ganado habría menos redundancia funcional, dados los bajos valores de riqueza de especies en cada grupo funcional y por lo tanto este sería el ambiente con menor resiliencia.

A diferencia del grupo funcional 4 (representado exclusivamente por la rana *Lithobates berlandieri*), el cual no fue registrado en los remanentes ribereños menos alterados (pero sí es probable que esté), el grupo funcional 3, es un grupo cuyos rasgos funcionales se perderían de manera permanente en los pastizales. Las repercusiones en el funcionamiento de los ecosistemas por la pérdida de este grupo de especies van más allá de las alteraciones en la cadena trófica. Las salamandras, además de su importancia funcional como fuentes de abundante energía y nutrientes, y como depredadores de especies de invertebrados asociados a la descomposición de la materia orgánica, facilitan la dinámica del suelo mediante la ocupación y modificación de refugios subterráneos, y al convertir y almacenar grandes cantidades de biomasa, mejoran la capacidad de recuperación de los ecosistemas durante la sucesión ecológica (Davic & Welsh 2004). En los pastizales para ganado, además de modificarse la temperatura y humedad relativa, se simplifican o desaparecen los microhábitats ocupados por salamandras, como bromelias, troncos, hojarasca o arbustos propios del sotobosque, perdiéndose las funciones de éste grupo de manera definitiva.

Por lo tanto los caudados pueden ser considerados “especies claves”, cuya representación en paisajes como el estudiado no es redundante. Estas ejercen una alta regulación biótica dentro del ecosistema, que no es realizada por otras especies. Su eliminación causaría cambios en el funcionamiento de las comunidades, con una serie de efectos negativos en la estabilidad de un ecosistema, alterando su resiliencia y resistencia (Davic & Welsh 2004).

A pesar de que la riqueza de especies en los pastizales para ganado representa la mitad de la riqueza registrada en los remanentes ribereños menos alterados, los valores de riqueza

funcional para estos dos ambientes fue muy similar. Esto respalda lo propuesto por Weiher (2011) quien señala que la riqueza funcional no necesariamente se relaciona con los valores de riqueza de especies. Batalha *et al.* (2010) basados en la hipótesis del disturbio intermedio, sugiere que patrones similares a éste podrían explicarse porque ambientes con grados de alteración moderados favorece la presencia de especies de estadios de sucesión avanzada así como de especies que prefieren y se adaptan con facilidad a ambientes más transformados.

Esto podría explicar el que los remanentes ribereños alterados muestren el valor más alto de riqueza funcional que podría estar influenciado por los rasgos de la rana *L. berlandieri*. Sin embargo, en este estudio la ausencia de esta especie en los remanentes ribereños menos alterados no implica que no pueda encontrarse en este ambiente. Estudios en zonas cercanas a nuestra área de estudio, registran a ésta especie en ambientes similares a los remanentes menos alterados. Su posible presencia sugiere que los remanentes menos alterados podrían incrementar el valor de riqueza funcional por encima del encontrado en los remanentes alterados. Por otro lado, es poco probable que los valores de riqueza funcional se incrementen en pastizales para ganado, ya que las condiciones ambientales no son las adecuadas para permitir la supervivencia de salamandras que son las que aportan a la riqueza funcional en los otros dos ambientes

Sin embargo, la riqueza funcional únicamente considera el volumen ocupado por los rasgos funcionales de cada especie, sin considerar las abundancias, y es muy sensible a los valores atípicos por lo que las especies raras (*e.g. L. berlandieri*) con rasgos con valores extremos, En este caso, la dispersión funcional es más adecuada para evaluar las diferencias en la diversidad funcional, ya que no se ve afectada por la riqueza de especies ni por los valores extremos, y toma en cuenta las abundancias relativas de las especies (Laliberté&Legendre2010). Si consideramos que entre las principales funciones de los anfibios en el ecosistema es el aporte y consumo de biomasa, la abundancia de individuos se

vuelve relevante. Es así que los valores de dispersión funcional respaldan nuestra hipótesis, ya que los valores de dispersión funcional disminuyen conforme se incrementa el grado de alteración de los ambientes estudiados.

Los valores de equidad funcional fueron bajos para los tres ambientes, principalmente en los remanentes ribereños menos alterados y pastizales para ganado. Esto sugiere que los tres ambientes serían susceptibles a posibles extinciones de los grupos funcionales como mencionan Fonseca & Ganade (2010), quienes señalan que comunidades con mayor equidad funcional soportan mejor las extinciones de especies al azar antes de que éstas causen la extinción de un grupo funcional.

Ernst *et al.* 2006, en un estudio realizado en ambientes tropicales en África Oriental y en América del Sur comparando ambientes conservados versus ambientes alterados por la tala selectiva, reportan patrones de riqueza de especies contradictorios: en el caso de las comunidades de anuros africanos la riqueza de especies es similar en áreas conservadas y alteradas, mientras que en América del Sur existe una mayor riqueza en ambientes conservados que en los alterados.

Podemos concluir que, si bien la riqueza de especies y la diversidad funcional no necesariamente están relacionadas, al menos no en todas sus facetas, es importante conservar un buen número de especies cuyas abundancias se distribuyan de manera equitativa y con el mayor número de rasgos funcionales para que el sistema conserve una mayor resiliencia. Los ambientes altamente transformados, como los pastizales para ganado, son susceptibles a la pérdida de grupos funcionales completos ocasionando un grave empobrecimiento estructural (Ernst *et al.* 2006). Por lo tanto, los fragmentos que se conserven deben mantener al menos ciertas características ambientales como cobertura de dosel y profundidad de la hojarasca, que

si bien no van a permitir conservar la riqueza total de especies, al menos favorezcan la presencia de un representante de cada uno de los grupos funcionales.

Las consecuencias de la pérdida y fragmentación del hábitat sobre la riqueza de las especies han sido y es estudiada constantemente, buscando entender cómo responden los patrones de diversidad a las transformaciones de los ecosistemas. Sin embargo la información de cómo la fragmentación y pérdida de hábitat influye en el funcionamiento de las especies en los ecosistemas es muy escasa, principalmente aquella enfocada en estudiar los aspectos funcionales en sistemas acuáticos, y animales (Caliman *et al.*2010). En el caso particular de los anfibios esta información es casi inexistente, por lo que los resultados encontrados en nuestro trabajo aportan elementos para tener un mayor conocimiento sobre el papel de los remanentes de vegetación ribereña en el mantenimiento de la diversidad funcional en paisajes tropicales fragmentados.

Literatura Citada

Ambrose, H.W & K.P. Peckham. 1987. A handbook of biological investigation. Fourth Edition. Hunter Textbooks Inc. Winston-Salem, North Carolina 27104.

Barragan, F., C.E. Moreno, F. Escobar, G. Halftter & D. Navarrete.2011. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. PloS ONE 6(3): e17976. doi:10.1371/journal.pone0017976.

Batalha, M., M. Cianciaruso & J. Motta-Junior.2010.Consequences of simulated loss of open cerrado areas to bird functional diversity. *Natureza & Conservação* 8(1):34-40.

Caliman A. A.F. Piere, F.A. Esteves, R.L. Bozelli, V.F. Farjalla. 2010. The prominence of and biases in biodiversity and ecosystem functioning research. *Biodiversity Conservancy* (2010) 19:651–664DOI 10.1007/s10531-009-9725-0.

Casanoves F., Pla L., DiRienzo J.A., Díaz S.(2010). FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology & Evolution* doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00082.x

Davic, R.D. & H.H. Welsh, Jr. 2004.On the ecological roles of salamanders. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35:405-34.

Duellman, W., L.Trueb.1994. *Biology of amphibians*. The Johns Hopkins University Press. United States of America.

Ernst, R., E. Linsenmair & M. Rodel. 2006. Diversity erosion beyond the species level: Dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation* 133 143-155.

- Ernst, R., A. Keller, G. Landburg, T.U. Grafe, K.E. Linsenmair, M. Rodel & F. Dziock. 2011. Common ancestry or environmental trait filters: cross-continental comparisons of trait–habitat relationships in tropical anuran amphibian assemblages. *Global Ecology and Biogeography*. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00719.x.
- Fisher, J. & D.B. Lindenmayer. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 265-280.
- Fonseca, R.C. & G. Ganade. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, 89, 118-125.
- Gardner, T. A., J. Barlow, S. S. Navjo & C. A. Peres. 2010. A multi-region assessment of tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Biological Conservation* 143: 2293-2300.
- Granados-Sánchez, D., Hernández-García. M. A. *Ecología de las zonas ribereñas* 2006. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. Vol. XII. Núm. 1- 2006.
- Halliday T.R. 2008. Why amphibians are important. *Int. Zoo Yb.* 42: 7-14.
- Laliberté E. & P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 2010, pp. 299–305.
- Manson N.W.H., D. Mouillot, G.L. William & J.B. Wilson. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112-118.
- Pineda E. & G. Halffter, 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation*, 117: 499-508.

Pineda E., G. Halffter, C.E. Moreno y F. Escobar. 2005. Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*. Volume 19, No 2.

Rodríguez C. 2009. Diversidad biológica y remanentes ribereños: el caso de los anuros en un paisaje tropical fragmentado de México. Tesis de maestría. Instituto de Ecología, A.C: Xalapa, Veracruz, México.

Rodríguez-Mendoza, C. & E. Pineda. 2010. Importance of ribereña remnants for frog species diversity in a highly fragmented rainforest. *Biology Letters*, 6:781-784.

Schleuter D., M. Daufresne, F. Massol, & C. Argillier. 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80(3), pp.469-484.

Stebbins C.R. & N.W. Cohen. 1995. *A Natural History of Amphibians*. Princeton University Press.

Straub, A. R.D. Randrianaina, M. Vences & J. Gos. 2010. The world's richest tadpole communities show functional redundancy and low functional diversity: ecological data on Madagascar's stream-dwelling amphibian larvae. *Ecology* 10:12.

Suazo-Ortuño, I. J Alvarado-Díaz, & M Martínez-Ramos. 2010. Ribereñan areas and conservation of herpetofauna in a tropical dry forest in western Mexico. *Biotropica*: 1-9, 2010.

Tilman, D. 2001. Functional Diversity. *Encyclopedia of biodiversity*. Vol 3. Academic press.

Villéger S., N.W.H. Manson & D. Mouillot. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), pp. 2290-2301.

Weiherr, E. 2011. A primer of trait and functional diversity. En: Magurran, A. & B. McGill Eds. 2011. Biological Diversity. Oxford University Press.

Wells K. D. 2007. The ecology & behavior of amphibians. The University of Chicago Press. Chicago and London.

Williams-Linera, G. 2007. El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático. CONABIO – Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México. 208 pp.

Tablas

Tabla 1. Especies de anfibios registradas en tres ambientes con distinto nivel de alteración en un paisaje tropical de montaña en México, abundancias y rasgos funcionales. RRM: remanente ribereños menos alterado; RRA: remanente ribereño más alterado y PG: pastizal para ganado.

Especie	Microhábitat	Modo reproductivo	Respiración	Peso promedio (gr)	Abundancias por ambiente		
					RRM	RRA	PG
ANURA							
Centrolenidae							
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i>	3	2	1	1.2	1	4	0
Craugastoridae							
<i>Craugastor decoratus</i>	1	3	1	2.1	7	0	0
<i>Craugastor loki</i>	1	3	1	3.1	47	101	8
Eleutherodactylidae							
<i>Eleutherodactylus cystignathoides</i>	1	3	1	2.6	0	0	1
Hylidae							
<i>Charadrahyla taeniopus</i>	2	1	1	10.4	71	45	1
<i>Ecnomiophyla miotypanum</i>	2	1	1	1.7	283	44	1069
<i>Plectrohyla arborescandens</i>	2	1	1	2.8	83	1	0
Ranidae							
<i>Lithobates berlandieri</i>	4	1	1	41.2	0	4	99
CAUDATA							
Plethodontidae							
<i>Chiropterotriton sp.</i>	1	3	2	0.2	1	0	0
<i>Parvimolge towsendi</i>	1	3	2	0.2	4	1	0
<i>Pseudoeurycea cafetalera</i>	1	3	2	2.1	70	5	0
<i>Pseudoeurycea lynchi</i>	2	3	2	2.5	9	0	0

Hábitat: 1= hojarasca, 2= sotobosque, 3= dosel, 4= semi-acuático; Modo reproductivo: 1= huevos depositados en el agua, 2= huevos depositados en vegetación sobre el agua, 3 huevos depositados en tierra; Respiración: 1= respiración predominantemente pulmonar, 2= respiración predominantemente cutánea.

Figuras

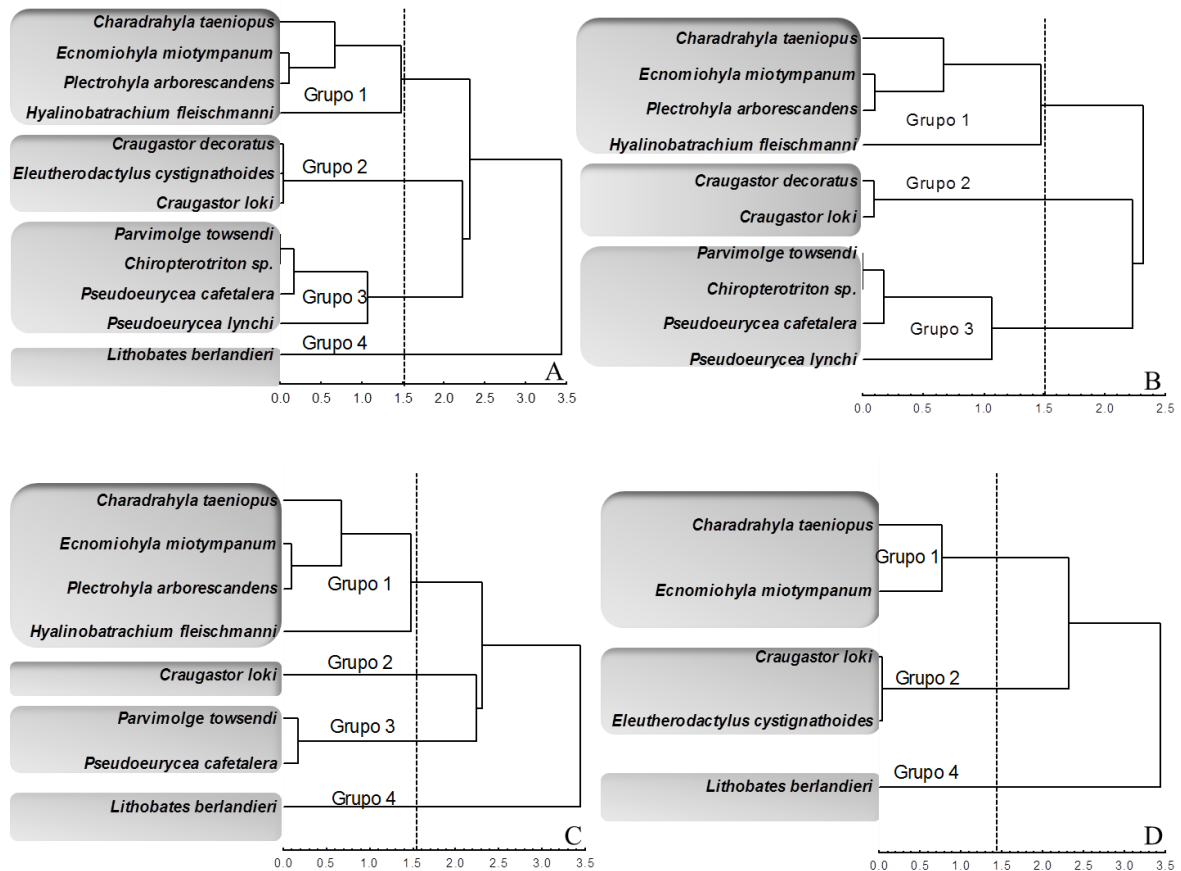


FIGURA 1. Dendrograma de los grupos funcionales por ambiente. A) Grupos funcionales en los tres ambientes. B) Remanentes ribereños menos alterados. C) Remanentes ribereños más alterados. D) Pastizales para ganado. Grupo 1: especies de hábitos arborícolas de dosel y sotobosque, con modos reproductivos 1 y 2, de respiración predominantemente pulmonar, con pesos entre 1 y 10 gramos. Grupo 2: especies de hojarasca, con modo reproductivo 3 de respiración predominantemente pulmonar, y pesos entre 2 y 3 gramos. Grupo 3: especies de hojarasca y sotobosque, con modo reproductivo 3, de respiración predominantemente cutánea, y pesos promedio entre 0.2 y 3 gramos. Grupo 4: especies de hábitos sub acuáticos, con modo reproductivo 1, de respiración predominantemente pulmonar y peso promedio 40 gramos.

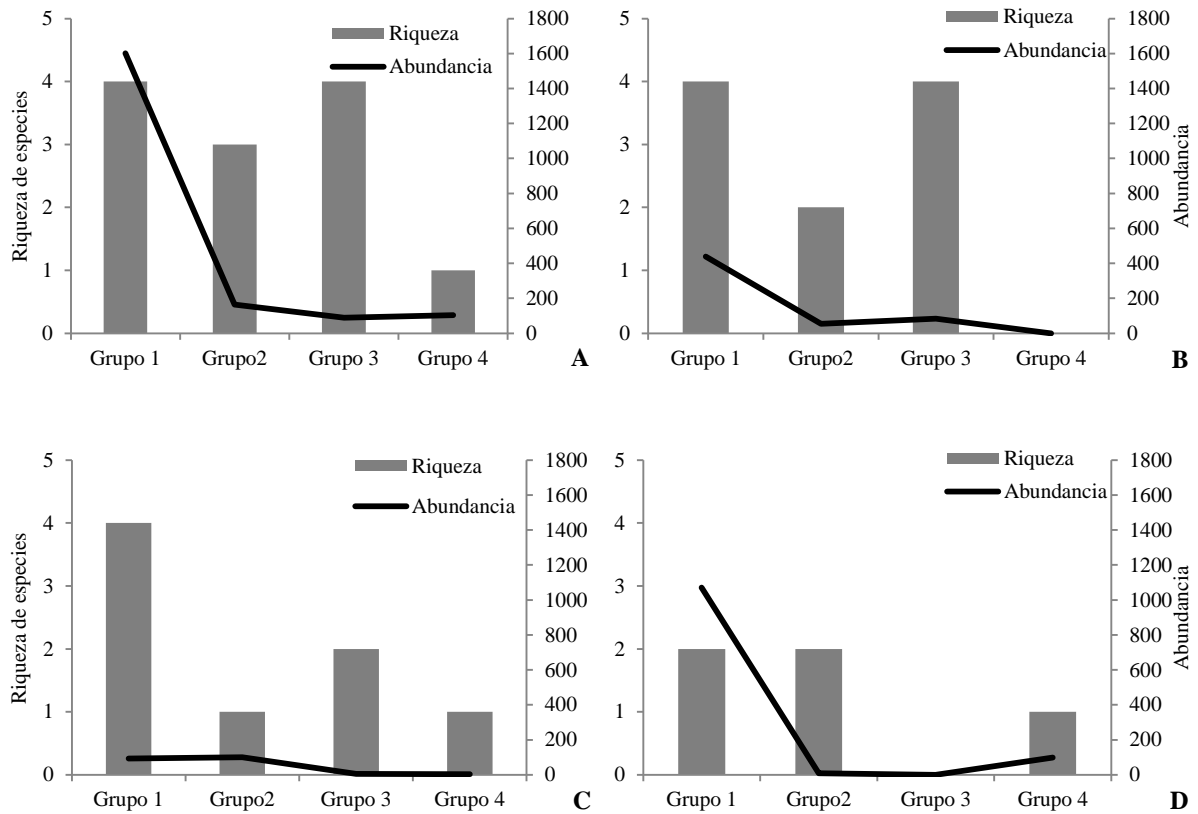


FIGURA 2. Riqueza y abundancia de especies de cuatro grupos funcionales en tres ambientes de vegetación ribereña en la cuenca del río “La Antigua”. (A) área de estudio; (B) remanentes ribereños menos alterados; (C) remanentes ribereños alterados; (D) pastizales para ganado.

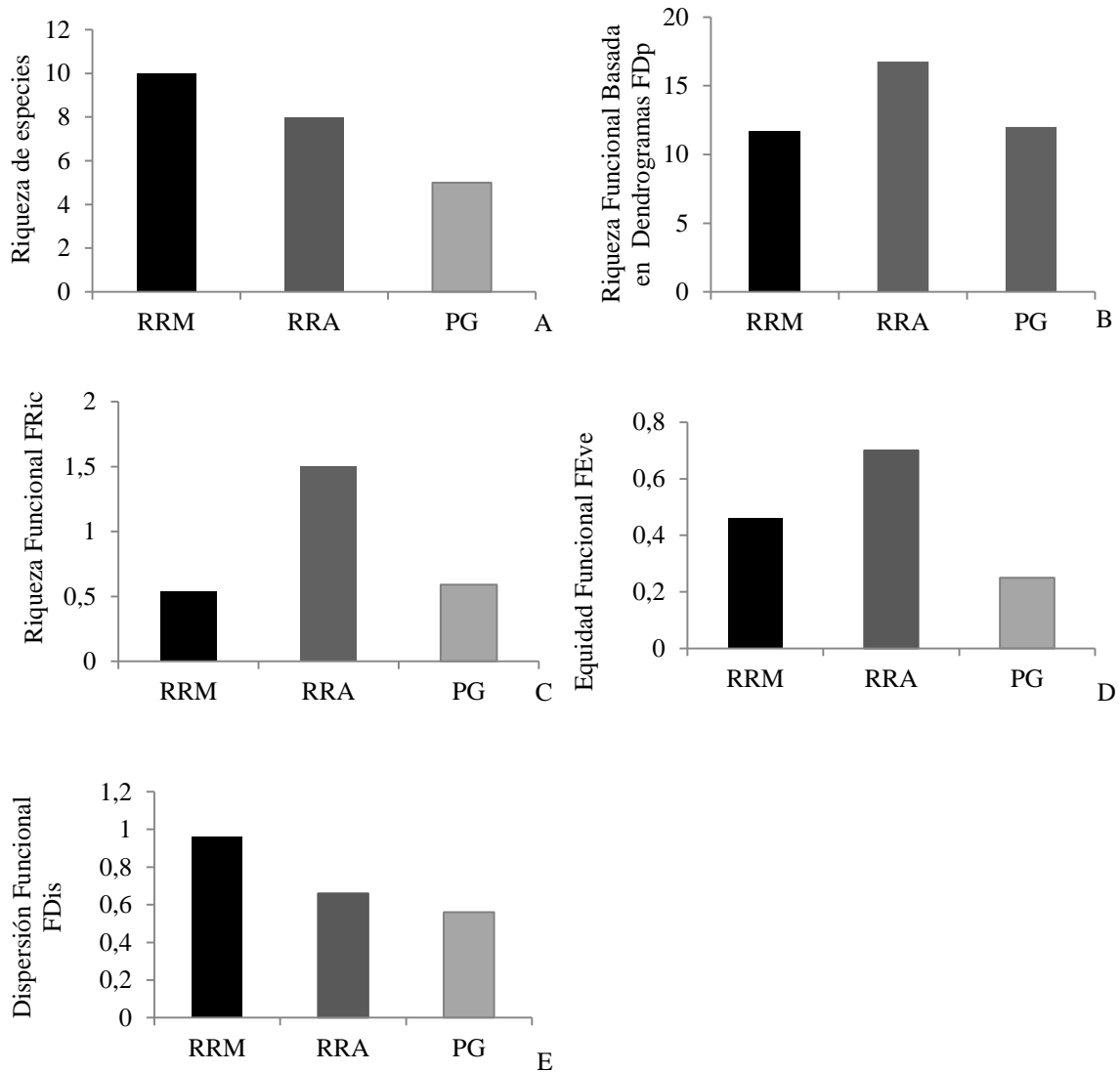


FIGURA 3. Riqueza de especies e índices de diversidad funcional para tres ambientes de vegetación ribereña en la cuenca del río “La Antigua”. (A) Riqueza de especies; (B) Riqueza Funcional Basada en Dendrogramas; (C) Riqueza Funcional; (D) Equitatividad Funcional; (E) Dispersión Funcional. RRM: Remanentes ribereños menos alterados; RRA: remanentes ribereños alterados; PG: pastizales para ganado.

Anexos

Anexo 1.- Sitios de estudio, coordenadas, altitud, promedio y desviación estándar (SD) de las variables ambientales

Sitio	Código	Latitud N	Longitud W	Altitud msnm	Área basal cm ²	% Vegetación Arbolada	% Cobertura		Altura Sotobosque		Profundidad Hojarasca		Altura Arboles		Número Árboles	
							Prom.	SD	Prom.	SD	Prom.	SD	Prom.	SD	Prom.	SD
Remanente ribereño 1	R1	19°23'11.06"	97°04'06.42"	1524	111455.9	16.6	85.9	4.1	1.1	0.6	6.9	4.3	13.4	5.3	0.3	0.5
Remanente ribereño 2	R2	19°32'13.53"	97°00'10.02"	1583	97644.2	87.3	81.8	5.1	1.9	0.4	3.9	1.8	15.3	4.6	5.9	2.7
Remanente ribereño 3	R3	19°30'57.99"	97°00'39.09"	1659	67127.2	59.9	82.0	5.3	1.7	0.7	4.5	2.9	10.1	6.4	0.7	0.8
Remanente ribereño 4	R4	19°29'40.04"	97°02'04.11"	2016	18640	62.3	87.0	10.2	0.9	0.3	3.9	3.0	9.7	3.8	8.1	2.9
Remanente ribereño 5	R5	19°27'51.68"	97°02'30.21"	1901	52055.1	75.8	72.8	9.2	1.1	0.2	3.2	1.7	10.7	3.3	4.3	1.8
Remanente ribereño 6	R6	19°24'14.92"	97°05'39.96"	1836	44937.9	33.1	78.4	9.0	0.7	0.5	3.5	2.4	11.3	1.7	6.0	3.9
Remanente ribereño 7	R7	19°24'16.10"	97°04'26.62"	1697	23074.7	30.9	79.4	4.2	0.8	0.5	2.1	1.9	15.0	4.6	7.4	1.8
Remanente ribereño 8	R8	19°23'15.69"	97°05'09.10"	1641	122053.3	21.9	73.4	8.5	0.8	0.5	1.6	1.7	13.3	2.6	5.8	1.9
Remanente ribereño 9	R9	19°23'44.94"	97°02'56.05"	1430	211519.2	44.3	62.3	12.6	0.1	0.4	0.3	0.7	16.5	2.7	0.5	0.5
Remanente ribereño 10	R10	19°27'15.88"	97°03'33.92"	1782	51446.9	36.5	62.4	10.7	0.1	0.2	0.0	0.0	10.2	2.4	7.3	4.1
Pastizal para ganado 1	P1	19°31'37.61"	96°57'02.75"	1341	8975.2	54.0	12.6	17.9	0.3	0.5	0.0	0.0	8.1	9.0	7.3	4.9
Pastizal para ganado 2	P2	19°29'38.80"	97°02'13.45"	2041	1685	73.1	11.5	11.8	0.3	0.5	0.0	0.0	4.9	4.6	8.0	3.0
Pastizal para ganado 3	P3	19°27'27.90"	97°03'42.05"	1817	1698.9	65.5	7.1	16.0	0.2	0.4	0.0	0.0	3.4	3.1	0.1	0.4
Pastizal para ganado 4	P4	19°24'46.12"	97°00'55.72"	1307	142.5	43.0	0.0	0.0	0.4	0.4	0.0	0.0	2.0	3.9	5.9	3.1
Pastizal para ganado 5	P5	19°24'15.81"	97°05'39.02"	1835	1.3	34.2	0.0	0.0	0.2	0.4	0.0	0.0	0.5	1.4	0.8	0.9

Anexo 2. Clasificación de los sitios de muestreo de acuerdo al grado de transformación, utilizando tres variables ambientales.

Ambiente	Sitio	Hojarasca	Ord.	Sotobosque	Ord.	Cobertura	Ord.	Suma	Posición
Remanentes ribereños menos alterados	R1	6.8	15.0	1.1	9.0	85.9	14.8	38.8	3.0
	R2	3.9	8.6	1.9	15.0	81.8	14.1	37.7	1.0
	R3	4.5	9.9	1.7	13.5	82.0	14.1	37.6	2.0
	R4	3.9	8.6	0.9	7.5	87.0	15.0	31.1	4.0
	R5	3.2	7.1	1.1	9.0	72.8	12.5	28.6	5.0
Remanentes ribereños más alterados	R6	3.5	7.7	0.7	5.5	78.4	13.5	26.7	6.0
	R7	2.1	4.6	0.8	6.5	79.4	13.7	24.8	7.0
	R8	1.5	3.3	0.8	6.5	73.5	12.7	22.5	8.0
	R9	0.3	0.6	0.1	1.0	62.3	10.7	12.3	9.0
	R10	0.0	0.0	0.1	0.5	62.4	10.7	11.2	10.0
Pastizales para ganado	P1	0.0	0.0	0.3	2.0	12.6	2.2	4.2	11.0
	P2	0.0	0.0	0.3	2.2	11.5	2.0	4.1	12.0
	P3	0.0	0.0	0.4	3.5	0.0	0.0	3.5	13.0
	P4	0.0	0.0	0.2	1.5	7.1	1.2	2.7	14.0
	P5	0.0	0.0	0.2	1.5	0.0	0.0	1.5	15.0

DISCUSIÓN GENERAL

El estado de Veracruz es uno de los estados más afectados por la deforestación resultado del cambio de uso de suelo. El 90% del bosque mesófilo de montaña ha sido transformado en la zona centro del estado (Williams-Linera 2007). Las zonas alrededor de la ciudad de Xalapa se caracterizan por formar un mosaico de vegetación compuesto por áreas de bosque continuo, pequeños remanentes de vegetación arbolada, cultivos y pastizales. Para que el manejo de los diferentes componentes del paisaje resulte lo más beneficioso posible para la diversidad de la zona, es importante que se entienda la dinámica de las especies ante la transformación del hábitat y como se están adaptando a los nuevos ambientes. En este caso, este trabajo busca contribuir al conocimiento de cómo los remanentes de vegetación ribereña contribuyen al mantenimiento de la diversidad de anfibios y que tanto se están conservando las funciones de este grupo en dichos remanentes.

Los remanentes de vegetación ribereña estudiados, conservan únicamente una tercera parte (37%) de la anfibiofauna registrada para la zona (Ramírez-Bautista *et al.* 1994, Pineda & Halffter 2004, Murrieta-Galindo 2007). Este porcentaje, en promedio, es menor (12%) si se considera el aporte de los remanentes de manera individual. Sin embargo en una paisaje altamente transformado, donde apenas se conserva el 10% de la vegetación original y que algunas de las especies que habitan estos fragmentos, por ejemplo las salamandras de la familia Plethodontidae, están consideradas bajo alguna categoría de riesgo, estos remanentes están contribuyendo significativamente a la conservación de los anfibios y pueden resultar complementarios a los demás componentes del paisaje como remanentes de bosque y cafetales de sombra.

Por otro lado es claro que no todos los remanentes contribuyen de manera similar a la riqueza de especies. Aquellos remanentes menos alterados aportan un número mayor de especies. Los valores de riqueza oscilan entre cuatro y 10, mientras que los remanentes alterados alcanzan como valor máximo cuatro especies. A pesar del grado de transformación de los remanentes, éstos conservan un número superior de especies o igual al máximo (tres especies) alcanzado en los pastizales para ganado. Esto sugiere que, como lo habíamos esperado, la riqueza de especies de anfibios disminuye conforme se incrementa al grado de transformación de los sitios de estudios.

Sin embargo esta no es la única faceta de la diversidad que debe considerarse. Los valores de riqueza de especies no necesariamente reflejan una mayor o menor diversidad funcional. Es el caso de la riqueza funcional que alcanza los valores más altos en los remanentes alterados, mientras que los remanentes menos alterados y pastizales para ganado tienen valores muy similares. Este resultado podría sugerir, por ejemplo, que no habría mucha diferencia entre conservar un remanente ribereño que un pastizal para ganado. Sin embargo la riqueza funcional no es el único aspecto de la diversidad funcional que hay que considerar. En el caso de la dispersión funcional los valores son más altos en los remanentes ribereños menos alterados, esta medida es importante ya que considera no solo los rasgos de las especies sino también sus abundancias.

La riqueza y composición de especies está relacionada con ciertas características ambientales de los remanentes estudiados, como la cobertura de dosel y área basal. Esto a su vez podría influir en la riqueza de los grupos funcionales. Por lo tanto es importante que los remanentes que se conserven, mantengan ciertas características que favorezcan la presencia del mayor número

posible de especies con una amplia variedad de rasgos funcionales. Esto contribuiría a mantener la estabilidad y resiliencia de estos remanentes.

Es importante destacar que de las 12 especies reportadas, las cuatro especies de salamandras de la familia Plethodontidae son particularmente importantes. Funcionalmente poseen ciertos rasgos que las hacen únicas y trascendentes para el ecosistema (Davic & Welsh 2004), al mismo tiempo muchas de sus características fisiológicas las vuelven muy sensibles a los cambios en el ambiente (Wake & Lynch 1976, Rovito *et al.* 2009) y poco tolerantes a la transformación extrema del medio, es así que en ambientes como los pastizales para ganado no fueron registradas. Esto es importante porque implica que varios remanentes ribereños aún conservan condiciones para especies tan sensibles como éstas, y por otro lado está la pérdida de un grupo funcional clave en los pastizales para ganado. Esto pone en evidencia la importancia de los remanentes ribereños frente a los pastizales para ganado.

Sin bien tenemos una mejor visión de la importancia de los remanentes de vegetación ribereña frente a los pastizales para ganado, sería importante realizar estudios similares en donde se incluya vegetación ribereña en bosques continuos, sin embargo en la zona de estudio esto resulta complejo debido a las altas tasas de deforestación de la zona. Esta información sería relevante, sobre todo desde el aspecto funcional, porque si bien se cuenta con los registros históricos de las especies, no se puede evaluar cuáles han sido los cambios o pérdidas desde el aspecto funcional.

Podemos concluir que los remanentes de vegetación ribereña son importantes para complementar la diversidad de especies de anfibios en paisajes fragmentados como los del centro de Veracruz. Su importancia no ocurre de manera individual sino más bien en conjunto. Es necesario que las medidas de conservación incluyan recomendaciones de las características que deben mantener

estos fragmentos para que su contribución a la conservación de especies y sus rasgos funcionales sea más eficiente.

LITERATURA CITADA

Davic, R.D. & H.H. Welsh, Jr. 2004. On the ecological roles of salamanders. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35:405-34.

Murrieta-Galindo, R. 2007. Diversidad de anfibios en cafetales en la zona centro del estado de Veracruz, México. Tesis de Maestría en Manejo de Fauna Silvestre. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa.

Pineda E. & G. Halffter, 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation*, 117: 499-508.

Ramírez-Bautista, A., A. Gonzáles-Romero & C.A. López-González. 1993. Estudio preliminar sobre la herpetofauna del Municipio de Xalapa, Veracruz. Pp. 159-177. En: López-Moreno I.R.. (Ed.). *Ecología urbana aplicada a la Ciudad de Xalapa*. Instituto de Ecología, A.C. MAB-UNESCO.

Rovito, S.M., Parra-Olea, G., Vásquez-Almazán, C.R., Papenfuss, T. J., & Wake, D.B. 2009. Dramatic declines in neotropical salamander populations are an important part of the global amphibian crisis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 3231-3236.

Wake, D.B. & Lynch J.F. 1976. The distribution, ecology, and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America. *Science Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County* 25: 1-65.

Williams-Linera, G. 2007. El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático. CONABIO – Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México.