

Universidad Nacional
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Escuela de Ciencias Biológicas
Licenciatura en Biología con Énfasis en Manejo de Recursos Naturales

Informe Escrito Final

Rasgos funcionales y variables ambientales que explican la abundancia de anuros (anfibia) en ambientes perturbados en la región tropical de América.

Pasantía presentada como requisito parcial para optar al grado de Licenciatura en Biología con Énfasis en Manejo de Recursos Naturales.

Diego A. Monge Villegas

Tutor: PhD. Federico Villalobos Brenes
Asesores: MSc. Carolina Esquivel Dobles
PhD. Romeo A. Saldaña Vázquez.

Campus Omar Dengo
Heredia, 2019.

Este trabajo de graduación fue _____ por el Tribunal Examinador de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Biología con Énfasis en Manejo de Recursos Naturales.

Miembros del tribunal

Dra, Yara Azofeifa Romero
Sustituye al presidente del Tribunal

Dr. Meyer Guevara Mora
Sustituye al director de la Escuela de Ciencias Biológicas

PhD Federico Villalobos Brenes
Tutor

MSc Carolina Esquivel Dobles
Asesora

M.Sc. Juan Abarca
Invitado especial

Agradecimiento

Agradecimiento a mi alma mater la Universidad Nacional, a la Escuela de Ciencias Biológicas, en especial al Laboratorio de Sistemática Genética y Evolución, a la profesora Carolina Esquivel, al profesor Federico Villalobos por tan valiosa orientación en este camino, agradezco también al departamento de bienestar estudiantil por hacer posible la pasantía, a la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla por recibirme con las puertas abiertas, a la facultad de biología de la BUAP, al Laboratorio de Artropodología y Salud, al Dr Romeo Saldaña por estar siempre pendiente y por tanta ayuda brindada, al Dr. César Sandoval por la botana, agradezco también a Marco Oropeza y a Juan Manuel Díaz por la ayuda con la base de datos y por sus colaboraciones. Otra gran institución a quien debo agradecer es a mi lugar de trabajo, el Museo Nacional de Costa Rica, en especial al Departamento de Historia Natural y al departamento de recursos humanos por el apoyo a mi estancia, a la jefa del Departamento de Historia Natural Cecilia Pineda, a la directora del Museo Nacional de Costa Rica Rocío Fernández, también a Xinia Arroyo por el apoyo brindado, a mi familia, en especial a América, a Sara por tanto apoyo y ser mi motivación para dar lo mejor de mí, a mis amigos los cumbieros por la motivación, las risas y el bullying.

Dedicatoria

A mi abuelita Cecilia por enseñarme siempre a perseguir mis sueños, a abuelo “yiyó” por enseñarme sobre perseverancia y trabajo duro, a mis abuelos Ana y Rigo que ya no nos acompañan en su presencia física, donde sea que estén sé que están muy orgullosos.

Índice

Miembros del tribunal.....	I
Agradecimiento.....	II
Dedicatoria.....	III
Índice.....	IV
Índice de cuadros	V
Índice de figuras.....	V
Abreviaturas o acrónimos	VI
Resumen.....	VII
1. Introducción	1
1.1 Antecedentes	4
1.2 Justificación.....	7
1.3 Planteamiento del problema	8
1.4 Objetivos	9
1.4.1 Objetivo general:	9
1.4.2 Objetivos específicos:.....	9
2. Marco teórico.....	9
2.1 Zonas de vida	13
2.2 Síntesis cuantitativas	14
2.3 Señal filogenética	15
2.4 Análisis multimodal	16
2.5 Declives, extinciones y ejemplos en anuros.....	16
3. Marco metodológico	17
3.1 Criterios de búsqueda	17
3.2 Base de datos.....	18
3.3 Análisis estadístico.....	21
4. Resultados	22
4.1 Variables moderadoras	27
4.1.1 Rango de distribución.....	27
4.1.2 Hábitat Larval	28
4.1.3 Tipo de perturbación (hábitat convertido).....	29

4.1.4 Ciclo de vida y modo reproductivo	29
5. Discusión.....	32
6. Conclusiones	39
7. Recomendaciones	40
8. Referencias.....	40
9. Anexos	51

Índice de cuadros

Cuadro 1: Predicciones sobre las variables intrínsecas y extrínsecas en la respuesta a la modificación del uso de suelo.....	5
Cuadro 2: Modelos de variables moderadoras con mayor peso y el valor de AIC que explican el declive de anuros en zonas perturbadas.	26

Índice de figuras

Figura 1: Impactos de la fragmentación de hábitat en relación con los rasgos funcionales más susceptibles a declives. Elaboración propia.....	12
Figura 2: Mapa de la distribución de los estudios usados para el presente trabajo en su respectivo país.	22
Figura 3: Diagrama de flujo basado en los lineamientos PRISMA para especificar el número de estudios y registros incluidos en la base de datos.....	24
Figura 4: Gráfico de embudo indicando el sesgo de publicación de los trabajos encontrados para la matriz de datos.	25
Figura 5: Gráfico de barras con los pesos relativos de las variables moderadoras que explican la presencia o ausencia en hábitats perturbados.....	26
Figura 6: Relación entre la proporción de anuros en ambientes perturbados con su rango de distribución.	27
Figura 7: Gráfico de árbol de la proporción de anuros en hábitats perturbados, respecto al hábitat larva.	28
Figura 8: Proporción de anuros según el tipo de perturbación del suelo.	29
Figura 9: Gráfico de árbol de las proporciones de anuros en los hábitats convertidos respecto al número de hábitats necesarios para completar el ciclo de vida.....	31
Figura 10: Gráfico de árbol de las proporciones de anuros en ambientes perturbados según su modo reproductivo.....	31
Figura 11: Relación entre los modos reproductivos y los rangos de distribución encontrados en la presente investigación.	37
Figura 12: Especies de anuros utilizadas en este trabajo con una distribución menor a 10000 km ² y la delimitación de zonas de vida tropical de montaña y subtropical de montaña. Elaboración propia. ...	38

Abreviaturas o acrónimos

UNA	Universidad Nacional
FAO	Organización de las Naciones Unidas para la alimentación y la agricultura (siglas en inglés)
IUCN	Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza
AWG	Grupo de trabajo del Antropoceno (siglas en inglés)
PRISMA	Elementos de informe preferidos para revisiones sistemáticas y metaanálisis (siglas en inglés)
EEO	probabilidad de ocurrencia (siglas en inglés)
WWF	Fondo Mundial para la Naturaleza (siglas en inglés)

Resumen

La crisis de anfibios es uno de los fenómenos, provocado por el humano, que ha causado la extinción de especies de anfibios y el declive del 40% de poblaciones del mismo grupo de vertebrados a nivel global. Los bosques tropicales son señalados como aquellos donde más se han afectado las poblaciones de fauna en general y en especial de anfibios, especialmente los bosques tropicales de América. Dentro de la clase anfibia, los anuros es el taxa más diverso con 7044 especies registradas, son excelentes bioindicadores, tienen distribuciones variadas, además de tener ciclos de vida complejos y modos reproductivos específicos. Se espera que las variables evaluadas a nivel global sean explicativas también para el declive de anuros en el trópico americano, así mismo se espera que 3 variables propuestas en el presente trabajo sean explicativas sobre la respuesta de los anuros ante la modificación del hábitat. Se realizó una síntesis cuantitativa para identificar los rasgos funcionales y variables ambientales que explican el declive poblacional de anfibios cuando se da una modificación en el uso del suelo. Se encontró que las variables más importantes son: el tamaño de su distribución, el hábitat de la larva y el número de hábitats necesarios para completar su ciclo de vida. Por lo tanto, podemos concluir que los declives poblacionales por la modificación del uso del suelo obedecen a una situación multifactorial y que las especies con ciertos rasgos y respuestas ante la modificación del uso de suelo se ven más afectadas las cuales es necesario priorizar para proteger a las especies que presentan estos rasgos funcionales más propensos a declives.

1. Introducción

El Antropoceno ha provocado la extinción de al menos 338 especies de vertebrados desde el año 1500 (Dirzo, Young, Galetti, Ceballos, Isaac, y Collen 2014; Young, McCauley, Galetti, y Dirzo, 2016). Las diferentes actividades humanas en esta era geológica han tenido un efecto negativo en las especies y en los hábitats provocando disminución de las poblaciones silvestres. La perturbación del suelo uno de los mayores responsables de la pérdida de biodiversidad a nivel global (Bury, 1999; Power y Jetz, 2015).

La perturbación de los bosques se da principalmente para expandir la frontera agrícola, aumentar las tierras de pastoreo para el ganado y el territorio urbano (Cearreta, 2015). Este proceso de transformación del suelo se caracteriza por la remoción de la capa vegetal, hábitat de una gran cantidad de especies (Venter, *et al.*, 2016), lo que conlleva a la fragmentación de hábitats y homogeneización del paisaje.

Los primeros efectos causados en el suelo por la pérdida de la cobertura boscosa son la erosión, pérdida de sus nutrientes, y aumento de temperatura (Houlahan, Findlay, Schmidt, Meyer y Kuzmin, 2000; Whitfield, Lips y Donnelly, 2016). Mientras que los efectos secundarios son la contaminación de suelos y cuerpos de agua adyacentes, introducción de especies exóticas y la modificación de los ciclos energéticos y biogeoquímicos (Wake y Vredenburg, 2008; Grant *et al.*, 2016). La modificación del uso de suelo es un fenómeno global, sin embargo, en las regiones tropicales la perturbación de la cobertura boscosa se ha dado con mayor intensidad. En los últimos 35 años las zonas tropicales han sufrido de una mayor modificación del bosque por la expansión de la frontera agrícola comparado con latitudes templadas (Song *et al.*, 2018).

La región tropical del continente americano cuenta con una gran variedad de ecosistemas y condiciones climáticas, causando que sea una de las regiones con mayor riqueza de especies en el planeta. También, en los trópicos de América se encuentra el mayor número de especies de vertebrados con algún grado de amenaza de extinción (Venter *et al.*, 2016). Esta es la región con mayor disminución poblacional de vertebrados terrestres a nivel mundial, calculando una pérdida del 89% de las poblaciones entre 1979 y 2014 (WWF, 2018). Las

principales causas señaladas de esta disminución poblacional son la pérdida y degradación de los ecosistemas naturales (Primack, 2010).

Uno de los pilares de los ecosistemas y de las redes tróficas es la vegetación que compone el sitio. Perturbaciones severas a la vegetación tienen una influencia directa sobre la composición faunística del lugar (Malhi, Gardner, Goldsmith, Silman, y Zelazowski, 2014). La respuesta de la fauna frente a la modificación del uso de suelo puede ser de dos maneras. En la primera las especies se ven favorecidas y se pueden desarrollar grandes poblaciones en estos sitios perturbados. Este tipo de respuesta se ha encontrado en pocas especies y por lo general resulta en un conflicto con el ser humano. Los organismos con esta ventaja adaptativa a la perturbación tienen potencial de plagas, afectando cultivos y otras actividades humanas que se dan en estos sitios perturbados, y transmisores de patógenos (Wake y Vredenburg, 2008; Dirzo *et al.*, 2014). La segunda respuesta y la más común en la gran mayoría de especies, es donde las poblaciones disminuyen por efecto de la perturbación del suelo debido a la carencia de recursos que les permita establecerse. (Powers y Jetz, 2015; Nowakowski, Frishkoff, Thompson, Smith y Todd, 2018).

A raíz de las disminuciones poblacionales producto de la perturbación del uso de suelo se han dado declives poblacionales de diferentes especies. Estos declives afectan más a cierto grupo de vertebrados en particular. El grupo más afectado es el de los anfibios, reflejado porque de la totalidad de especies registradas de anfibios el 41% se encuentran asignadas dentro de alguna categoría de peligro en la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) (Dirzo *et al.*, 2014; Grant *et al.*, 2016; Whitfield *et al.*, 2016; Nowakowski Thompson, Donnelly y Todd, 2017; IUCN, 2019). Otros grupos que siguen en porcentaje son los mamíferos que tienen un 22% y las aves el 14% de especies amenazadas por la extinción (IUCN, 2019).

La gran mayoría de especies que engloba la clase anfibia comparten características que los hacen más vulnerables a la perturbación tales como la presencia de una piel desnuda, alta filopatría, poca capacidad de dispersión, ciclos de vida dependientes de más de un tipo hábitat y en algunos casos modos reproductivos con requerimientos sumamente específicos (Savage, 2002; Haddad y Prado, 2005; Nowakowski *et al.*, 2018). En esta clase de vertebrados se han registrado 7975 especies (Jetz y Pyron, 2018; Amphibiaweb, 2019; IUCN, 2019) de las cuales 7044 especies pertenecen al orden anura (sapos y ranas). Los anuros son utilizados como

bioindicadores de los ecosistemas, primero por ser el orden con más representación de especies de toda la clase (Amphibiaweb, 2019), luego por su sensibilidad a la perturbación del hábitat (Hopkins, 2007). Además de tener ciclos de vida complejos y encontrarse en gran cantidad de ecosistemas y hábitats (Nowakowski *et al.*, 2017).

De las variables que se han empleado para explicar el declive de anfibios a nivel global cuando sucede una perturbación en su hábitat son: el hábitat de la larva, el rango de distribución y el tipo de modificación del suelo (Cuadro 1), el primer rasgo es intrínseco y sugiere que larvas que requieran recursos del bosque son más sensibles a la modificación del suelo, el rango de distribución es una variable extrínseca sugiere que especies con rangos de distribución restringidos son más propensos a la perturbación del suelo. El tipo de perturbación que se da en el suelo también extrínseco, indica que dependiendo del grado de perturbación del suelo el efecto negativo va a tener un impacto negativo más o menos intenso en las poblaciones de anfibios (Nowakowski *et al.*, 2017).

De las variables anteriormente corroboradas a nivel global queremos comprobar si los anuros en el trópico de América presentan una respuesta similar a lo encontrado en los anfibios de todo el mundo. Además de evaluar la respuesta de tres nuevas variables como lo son: el modo reproductivo, la zona de vida o zonas de vida donde se encuentran las especies y la cantidad de hábitats necesarios para completar su ciclo de vida (Cuadro 1).

El modo reproductivo es una combinación de descripciones biológicas que incluye: sitio de oviposición, características de la puesta, duración del desarrollo, etapa y tamaño de la cría y cuidado parental si lo hubiera. Se han caracterizado 39 modos reproductivos y si los modos reproductivos requieren de elementos del bosque van a tener una sensibilidad mayor ante la perturbación del hábitat (Haddad y Prado, 2005). En cuanto a la zona de vida diversos autores señalan que hay ciertas zonas de vida como las zonas montañosas que se ven más afectadas que otras ya que la perturbación del suelo tiene efectos más pronunciados (Blaustein, Romansic, Kiesecker y Hatch, 2003; Barradas, Cervantes-Pérez y Anyul, 2004; Beebee y Griffiths, 2005; Rivas, Rojas y Madronich, 2008; Jiménez, Chain y Locatelli, 2010). Por último, Hopkins (2007) señala que al aumentar el número de hábitats que requieren las especies para completar su ciclo de vida mayor es la sensibilidad a la perturbación del hábitat porque el efecto en el cambio del suelo es homogeneizador.

1.1 Antecedentes

Debido a la reducción de poblaciones de anfibios que se ha dado a nivel mundial se han realizado diferentes esfuerzos en investigación y conservación para entender qué factores están asociados a los declives y extinciones de este taxa. Dentro de ellos destacan los inventarios y monitoreos de poblaciones de anfibios (Biek, Funk, Maxell y Mills, 2002). A partir de los resultados obtenidos se han implementado estrategias puntuales para la conservación como reintroducción de especies, programas para el aumento de fertilidad, reproducción *ex-situ* (Gutierrez, 2018). Sin embargo, los declives de poblaciones y las extinciones locales se han seguido registrando (Houlahan *et al.*, 2000). Por ello, la manera de abordar los declives de anfibios se ha modificado, enfocándose en el estudio de características intrínsecas como los rasgos funcionales de los anfibios, ejemplo: el tipo de desarrollo y el tamaño corporal (Marsh, 2001) y extrínsecas, como las características del hábitat, y los efectos de su transformación que causan modificación en los ensambles de anfibios y por ende declives poblacionales para determinar qué elementos del hábitat son necesarios según los rasgos funcionales de las especies (Biek *et al.*, 2002; Nowakowski *et al.*, 2017).

Las primeras investigaciones que consideran rasgos funcionales de los anfibios incluyen el análisis de la sensibilidad de especies a la perturbación de su hábitat de acuerdo con su ciclo de vida (Marsh, 2001; Green 2002), el tamaño del cuerpo (Marsh, 2001), el tamaño de las puestas y el rango de distribución (Marsh, 2001; Nowakowski *et al.*, 2017). El impacto de la perturbación del hábitat de las especies de anfibios y su relación con los rasgos antes mencionados se asoció con factores extrínsecos de las especies como el tipo de hábitat en el que se encontraba la especie (Nowakowski *et al.*, 2018), el promedio de lluvias anuales del sitio de estudio (Marsh, 2001) y la distribución geográfica de la especie o la población estudiada (Houlahan *et al.*, 2000; Marsh, 2001; Green, 2002, Nowakowski *et al.*, 2017).

De los diferentes rasgos empleados en dichas investigaciones, los que han explicado de manera más plausible los declives de anfibios han sido el rango de distribución que ocupa la especie, donde poblaciones de especies con rangos de distribución restringidos presentan un mayor riesgo de declive (Whitfield *et al.*, 2016; Nowakowski *et al.*, 2017), y el tipo de

desarrollo larval. En las cuales especies con larvas que se desarrollan en tierra o en hábitats lóticos son las más sensibles a perturbaciones del hábitat (Nowakowski *et al.*, 2017; Marsh, 2001; Green, 2002). Los linajes presumiblemente más antiguos se encuentran fortuitamente pre-adaptadas a resistir y proliferar en ambientes transformados por el humano, por ejemplo, la familia Bufonidae e Hylidae. Las cuales utilizan ambientes lénticos para su reproducción. Mientras que otras especies como las de las familias Craugastoridae, Phyllomedusidae y Ranidae de linajes más recientes se ven reducidas sus poblaciones al enfrentar perturbaciones en su hábitat (Nowakowski *et al.*, 2018). El estudio de rasgos funcionales y variables ambientales han conformado un panorama más amplio para entender los declives poblacionales de este grupo, por encima de los programas de inventario y monitoreo, porque se puede cuantificar la sensibilidad de los anuros a la modificación del hábitat (Nowakowski *et al.*, 2018)

Cuadro 1: Predicciones sobre las variables intrínsecas y extrínsecas en la respuesta a la modificación del uso de suelo.

Variables intrínsecas	Predicción
Complejidad del ciclo de vida	Entre mayor número de hábitats necesiten las especies para completar su ciclo de vida mayor es la sensibilidad a la modificación del hábitat (Hopkins, 2007).
Hábitat larva	El tipo de hábitat de la larva puede contribuir a la sensibilidad de la especie para colonizar hábitats modificados cuando las larvas o huevos requieren recursos del bosque (<i>e.g.</i> charcas en los bosques, hojarasca; Nowakowski <i>et al.</i> , 2017).
Modo reproductivo	De los 39 modos reproductivos reportados para los anuros, algunos de ellos son altamente especializados a un ambiente en específico, la reproducción de estas especies se inhibe al haber una pérdida de estos ambientes para la reproducción por la

	perturbación del hábitat (Haddad y Prado, 2005).
Variables extrínsecas	
Uso de suelo	Los diferentes usos que se le dé al suelo perturbado llevan a la reducción de redes tróficas por la homogeneización del paisaje ocasionando efectos negativos muy fuertes en muchas especies y favoreciendo la abundancia de algunas pocas (Foley <i>et al.</i> , 2005; Nowakowski <i>et al.</i> , 2017).
Zona de vida	Las zonas de vida montañosas en el trópico tienen una respuesta más abrupta a los cambios de uso de suelo ocasionando la pérdida de poblaciones de anuros producto de los cambios climáticos locales que se dan (Blaustein <i>et al.</i> , 2003; Barradas <i>et al.</i> , 2004; Beebee y Griffiths, 2005; Rivas <i>et al.</i> , 2008; Jiménez <i>et al.</i> , 2010).
Rango de distribución	Las especies con un rango de distribución pequeño tienden a poseer nichos estrechos (<i>e.g.</i> nicho termal) y por ende son más sensibles a la modificación de su hábitat en comparación con especies con un rango de distribución amplio (Nowakowski <i>et al.</i> , 2017).

1.2 Justificación

Como se ha demostrado, los declives poblacionales de anfibios dependen tanto de características intrínsecas como extrínsecas. Es necesario definir qué rasgos funcionales provocan que los anfibios sean más vulnerables a la perturbación del suelo en las respectivas zonas de distribución de las especies de anuros (Nowakowski *et al.*, 2017; Nowakowski *et al.*, 2018).

Debido a que en el trópico de América es una de las zonas más ricas en biodiversidad a nivel global, esta región es al mismo tiempo donde se está dando una alta pérdida de biodiversidad por diferentes actividades humanas, siendo la perturbación del suelo una de las principales responsables de esta defaunación. De las 3074 especies de anfibios que se encuentran en el trópico americano, 1151 especies de anfibios están en una categoría de riesgo en la IUCN, de la totalidad de anfibios en la región 2743 especies son anuros, y de estos anuros 977 se encuentran en alguna categoría de extinción de la IUCN (Stuart, Chanson, Cox, Young y Fischman, 2004; IUCN, 2019; Amphibiaweb, 2019).

Los anuros son excelentes bioindicadores no solo por su sensibilidad a las perturbaciones, también porque las especies de este orden se encuentran en todos los ambientes terrestres, en diferentes estratos del bosque y ecosistemas. A diferencia de los otros dos órdenes que incluyen a la clase Amphibia (Gymnophiona y Caudata) tienen una menor representación de especies y existen vacíos de información que cubrir y documentar de la biología de estos organismos por ser de hábitos crípticos o estacionales, lo cual hace complejo conocer la biología de las especies (Savage, 2002), su rango de distribución, incluso modos reproductivos, ciclos de vida, hábitats de la larva y categorías de riesgo. Sin esta información hace imposible evaluar la respuesta a la perturbación, por ello en el presente estudio se va a trabajar únicamente con el grupo de anuros (Angulo, 2002; Savage, 2002; Henle, 2018).

Incluyendo los tres órdenes de anfibios a nivel global, las variables moderadoras que obtuvo Nowakowski *et al.* (2017) como explicativas para el declive de las poblaciones de anfibios por la modificación del hábitat (hábitat larval, tipo de perturbación del hábitat y rango de distribución), es importante evaluar si estas mismas variables moderadoras tienen el mismo efecto en los anuros tropicales de América. Además de saber que tan determinantes son otros rasgos intrínsecos y extrínsecos propuestos acá que no han sido considerados en otras

investigaciones previas como lo son: las zonas de vida donde se distribuye la especie, el modo reproductivo de la especie y la cantidad de hábitats necesarios para completar su ciclo de vida.

Aparte de incluir nuevas variables que no se habían considerado previamente, la regionalización y la especificación al orden anura es importante para evaluar las variables ya conocidas mundialmente, las sugeridas en el presente trabajo en una de las regiones más afectadas por la perturbación del suelo como lo es la región tropical de América (Song et al., 2018), También es importante una técnica de metaanálisis diferente a la empleada en investigaciones previas (Marsh, 2001; Green, 2002; Nowakowski *et al.*, 2017; Nowakowski *et al.*, 2018) que asigne un peso relativo a las variables y no solamente que indique un resultado bimodal de la variable (sensible o no a la perturbación del hábitat). Y por último es necesario ampliar las búsquedas a 3 idiomas (español, portugués e inglés) ya que nuevamente trabajos previos solo han considerado bibliografía en el idioma inglés y en la región existen revistas cuyas publicaciones están en portugués y español.

1.3 Planteamiento del problema

En vista que diferentes poblaciones de anuros están reduciendo su número de especímenes a niveles alarmantes, y que este fenómeno conocido desde la década de los años 60 como la crisis de anfibios (Grant *et al.*, 2016), ha llevado a la extinción local y total de algunas especies de anuros (Bosch y Carabias, 2014; Cearreta, 2015). Así mismo que los hábitats cuyo uso de suelo se ha perturbado para crear sitios de actividades humanas son los que presentan una pérdida considerable en la composición de anfibios (Nowakowski *et al.*, 2018) siendo la perturbación del suelo para ampliar la frontera agrícola uno de los principales contribuyentes a la pérdida de diversidad de anfibios en general en especial de anuros (Power y Jetz, 2015). No obstante, existen ciertas especies que por sus características parecen ser más propensas a declives que otras, especies de anfibios con hábitat larval terrestre o rango de distribución restringido y anuros que presentan desarrollo directo o la larva dependiente de un cuerpo lóxico son señaladas como más propensas a la reducción de sus poblaciones por la perturbación del suelo (Marsh, 2001; Nowakowski *et al.*, 2017). Dadas las razones anteriores, el presente estudio desea responder la siguiente pregunta:

Entre las variables intrínsecas y extrínsecas ¿Qué variables explican mejor el declive de poblaciones de anuros en diferentes tipos de uso de suelo dentro de las diferentes zonas de vida del trópico americano?

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general:

Evaluar el efecto de la conversión del hábitat sobre la abundancia de anuros del neotrópico, el peso de los rasgos funcionales de las especies de anfibios y las zonas de vida, para la recomendación de medidas de conservación según su relación filogenética y rango de distribución.

1.4.2 Objetivos específicos:

- Categorizar las diferentes amenazas asociadas a la modificación del hábitat en las diferentes zonas de vida donde se hayan registrado declives de poblaciones de anuros.
- Caracterizar los ensambles de anuros según el tipo de desarrollo de larva directo o dependiente de ambientes acuáticos en las diferentes zonas de vida encontradas en el trópico de América
- Determinar si las especies evaluadas y que están estrechamente relacionadas filogenéticamente responden de manera similar a la conversión del hábitat.

2. Marco teórico

Los anfibios han experimentado declives significativos a nivel mundial, lo que ha generado la atención y preocupación de científicos (Whitfield *et al.*, 2016). Las evidencias de los declives de anfibios se pueden identificar a gran escala como las investigaciones realizadas por Nowakowski *et al.*, (2018), donde evaluaron las consecuencias para la diversidad de

anfibios por la modificación del uso de suelo, encontrando que las especies de anfibios con desarrollo directo y las especies cuyo desarrollo requiere de una fuente de agua en movimiento como riachuelos son las que se ven más amenazadas.

La perturbación del hábitat natural es señalada por diferentes autores como la mayor causa de declives de poblaciones de anfibios (Beebee y Griffiths, 2005; Young *et al.*, 2016; Nowakowski *et al.*, 2017). Esta modificación del hábitat natural de los anfibios se da principalmente por obra del humano para satisfacer necesidades de agricultura, ganadería y asentamientos humanos (Kiesecker, Blaustein, y Belden, 2001; Becker, Fonseca, Haddad, Batista y Prado, 2007; Kiesecker, 2011). Algunas consecuencias de estas actividades en el hábitat perjudiciales para los anfibios son: el surgimiento de parásitos y enfermedades, cambios climáticos locales, incremento en la radiación UV-b, llegada de especies exóticas, efectos adversos por el empleo de agroquímicos (Houlahan *et al.*, 2000; Beebee y Griffiths, 2005).

El uso de agroquímicos está muy relacionado con la perturbación del hábitat (Figura 1), como una consecuencia secundaria del destinar el suelo para actividades agrícolas. Se han encontrado secuelas debido al empleo de agroquímicos a corto y largo plazo en las poblaciones de anfibios en diferentes estadios de desarrollo (Mattoon, 2000; Blaustein *et al.*, 2003; Beebee y Griffiths, 2005; Brühl, Schmidt y Pieper, 2013; Whitfield *et al.*, 2016). La perturbación del hábitat también genera cambios climáticos locales, aumentando la temperatura en el suelo por consecuencia de la remoción de cobertura vegetal (Barradas, Cervantes-Pérez y Anyul, 2004). A nivel global el cambio climático ha modificado zonas de vida por la perturbación de los regímenes de lluvia y aumento del promedio de temperatura anual (Jiménez, Chain y Locatelli, 2010), lo que provoca la pérdida de poblaciones de anfibios por la poca capacidad de adaptación de estas especies a estos cambios (Nowakoski *et al.*, 2017).

Otro efecto de la perturbación del hábitat es el aumento de la radiación UV-b (Figura 1), esta aumenta por efecto de la remoción de la cobertura vegetal, incidiendo principalmente en las larvas de los anfibios lo que provoca mayor mortalidad (Blaustein *et al.*, 2003; Beebee y Griffiths, 2005). También es sabido que a medida que aumenta la altitud del sitio es mayor la incidencia de la radiación UV-b (Rivas, Rojas y Madronich, 2008) provocando que los anfibios cuya distribución se encuentra en zonas altas tienen mayor riesgo en sus poblaciones si la incidencia de radiación aumenta.

Las enfermedades y parásitos (Figura 1) surgen en los hábitats perturbados ayudados por calentamientos locales que se generan en los sitios (Mattoon, 2000; Daszak, Cunningham y Hyatt, 2003; Beebee y Griffiths, 2005). Las especies de anfibios que no están adaptadas a soportar estos patógenos presentan debilitamiento del sistema inmune, mutaciones y muerte (Beebee y Griffiths, 2005). Otro efecto de la perturbación es el aumento de la disponibilidad de microhábitats para la colonización de especies exóticas (Figura 1; Daszak, Cunningham y Hyatt, 2003), las cuales pueden colonizar el sitio de manera fortuita o intencional por la actividad humana (Vilá *et al.*, 2006; Kosch, Kim, y Jang, 2017).

La perturbación del hábitat y sus consecuencias han generado el declive de grandes poblaciones de anfibios a nivel global, aunque también existen especies de anfibios que se han logrado adaptar a estas modificaciones y contrario a lo esperado sus poblaciones han incrementado (Nowakowski *et al.*, 2018). Esta particularidad de algunas especies ha planteado la interrogante sobre cuáles rasgos intrínsecos y extrínsecos de los anfibios los hace más susceptibles a la destrucción de su hábitat natural (Nowakowski *et al.*, 2017). El tipo de desarrollo es una de las variables intrínsecas que mejor explican que las poblaciones de anfibios no se restablezcan posterior a una perturbación en el sitio (Whitfield *et al.*, 2016; Nowakowski *et al.*, 2017). Otro rasgo descrito por los investigadores es el rango de distribución de las especies (Whitfield *et al.*, 2016; Nowakowski *et al.*, 2017).

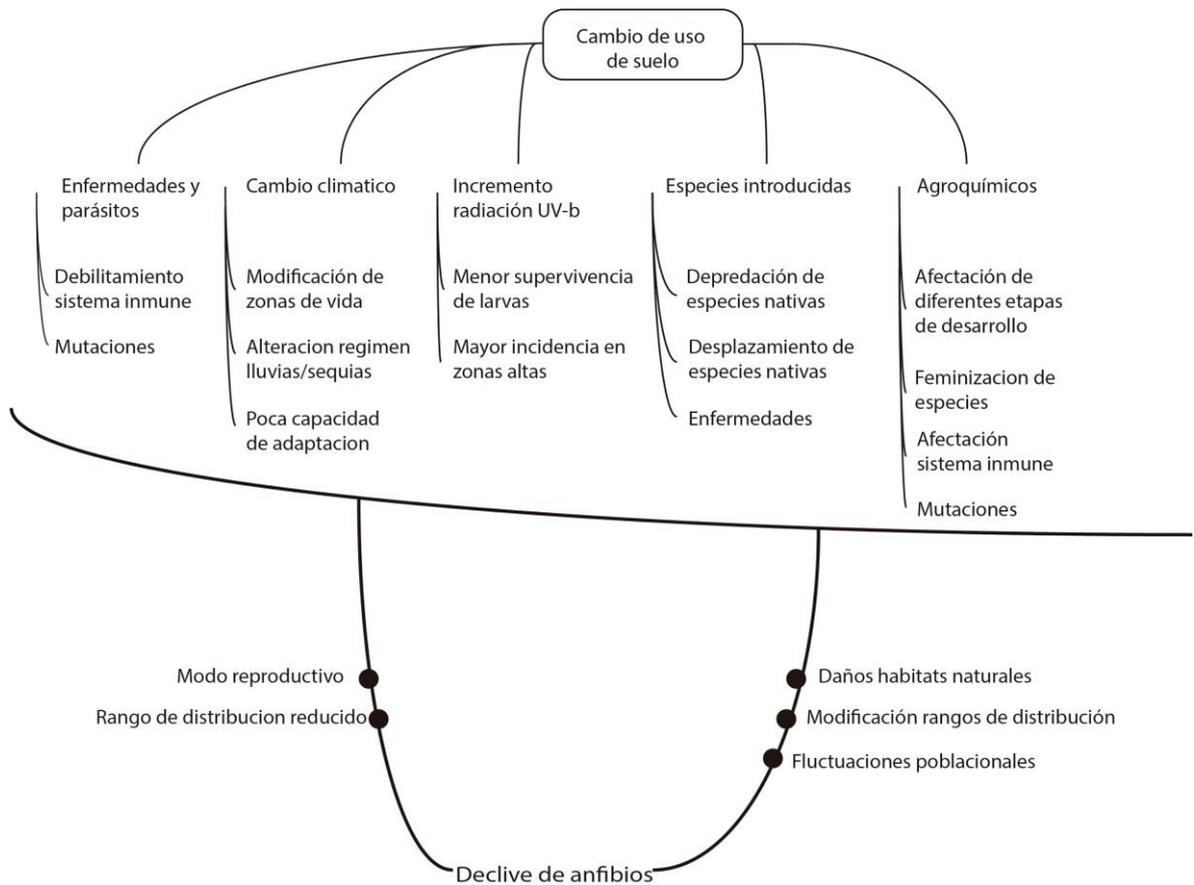


Figura 1: Impactos de la perturbación de los suelos en relación con los rasgos funcionales más susceptibles a declives. Elaboración propia.

El término defaunación es empleado para describir poblaciones de especies silvestres que se han visto reducidas en su ambiente natural por actividades humanas (Young *et al.*, 2016). La defaunación en el Antropoceno ha causado la extinción de más de 338 especies de vertebrados desde el año 1500, dicha ola de extinciones es comparada con las cinco extinciones pasadas en el planeta (Dirzo *et al.*, 2014; Young *et al.*, 2016). La defaunación posee ciertas características como la escala, la cronología y los patrones (Young *et al.*, 2016).

La escala refleja la magnitud de la extinción, esta ha sido global cuando se da la extinción por completo de la especie, local cuando son extinciones de ciertas poblaciones y por último cuando suceden declives poblacionales. La cronología de la defaunación se ha dado con una temporalidad congruente con el avance del Antropoceno. Durante la primera fase en el Antropoceno temprano los humanos tomaban la fauna directamente de los ecosistemas empleando técnicas de caza simples, en la segunda fase los humanos desarrollaron sistemas de cosecha más sofisticados y la tercera fase involucra una modificación del espacio que ocupan

los ecosistemas para la expansión agrícola y urbana. Los patrones de defaunación se han intentado caracterizar a nivel geográfico, se han hecho numerosos esfuerzos para mapear la biodiversidad antes y después de los impactos producidos por el humano. Estos análisis han encontrado que la defaunación es más fuerte en las zonas tropicales por ser la zona del planeta con mayor biodiversidad (Young *et al.*, 2016; Venter *et al.*, 2016).

2.1 Zonas de vida

Un factor incidente en la distribución de las poblaciones de anfibios son las variables climáticas. Holdridge (1967), crea un sistema de clasificación de zonas de vida empleando tres condiciones climáticas como precipitación anual, potencial de evapotranspiración y humedad, con lo cual logra traducir esto en 38 regiones climáticas. Dentro de cada zona existen ecosistemas naturales con los que se identifica ecológicamente cada zona de vida (Alpizar-Vaglio, 2014). Las zonas de vida se pueden identificar empleando las variables climáticas o también la composición de especies y sus asociaciones características. El empleo de sistema de clasificación de zonas de vida de Holdridge ha sido ampliamente usado en investigaciones para definir los rangos de distribución de las especies, incluido los anfibios (Savage, 2002). En la región tropical de América es posible encontrar 6 grandes zonas de vida: Bosque Tropical, Bosque Tropical Húmedo, Bosque Tropical Seco, Sistema Tropical de Montaña, Arbustos Tropicales y Desierto Tropical (FAO, 2012).

La región tropical en América presenta una variación climática considerable, la cual es producida por dos factores primarios. El primero es la existencia de dos estaciones por su ubicación cerca al ecuador, lo que genera que las temperaturas se mantengan estables, la variación en la temperatura en los trópicos se debe a la altitud dada por las formaciones montañosas (Whitfield *et al.*, 2016). El segundo factor es la variación en las precipitaciones que son influenciados principalmente por los vientos que provienen del caribe y se dirigen hacia el este, durante este trayecto la humedad en el aire se va aportando a los sitios dependiendo del relieve y la altitud, por esta razón generalmente los bosques más húmedos se encuentran en la parte caribe y los bosques secos en la vertiente pacífica (Whitfield *et al.*, 2016).

Las asociaciones climáticas y geográficas resultan en diferentes condiciones ambientales y asociaciones biogeográficas a lo largo de este gradiente altitudinal se distribuyen diferentes especies de anfibios, en las zonas altas existe una tendencia al endemismo de especies de anfibios. Así mismo hay una diferencia de composición de especies entre la vertiente pacífica y la vertiente caribe por sus diferentes composiciones florísticas (Whitfield *et al.*, 2016).

2.2 Síntesis cuantitativas

Las revisiones sistemáticas tratan de responder una pregunta concreta, mediante una estrategia de búsqueda bien especificada y criterios de inclusión de trabajos explícitos y rigurosos para ser altamente reproducibles (Molina, 2018). De estas revisiones nacen las síntesis de información las cuales pueden ser cualitativas o cuantitativas. Las síntesis cualitativas se desarrollan cuando un grupo experto en un tema determinado logra sintetizar la información existente sobre dicho tema. Las síntesis cuantitativas por su parte son un respaldo estadístico que combina los resultados de varios estudios independientes (o primarios) pero que tratan de responder a la misma pregunta. Uno de estos respaldos estadísticos son los metaanálisis, este tipo de análisis combina los resultados de las fuentes primarias para obtener una visión global más completa del fenómeno que responde a nuestra pregunta *per se* (Molina, 2018).

Los elementos de informe preferidos para revisiones sistemáticas y metaanálisis (PRISMA, por sus siglas en inglés), nacieron en 2009 y son una serie de documentos prácticos que ayudan a mejorar los reportes de las revisiones y los metaanálisis haciendo de estos más transparentes y fiables. Consisten en un diagrama de flujo y una lista de tareas con 27 elementos a cumplir a la hora de realizar las búsquedas de información y el reporte de esta ya sea como una revisión bibliográfica o como un metaanálisis (Liberati *et al.*, 2009).

El metaanálisis es una agregación estadística de todos los estudios sobre un mismo tema que combina matemáticamente todos los resultados que intentan responder a una misma pregunta (Giménez, 2012). Una de las ventajas más importantes del metaanálisis es que permiten resumir en un solo valor numérico toda la evidencia relacionada con un tema puntual, lo que aumenta la precisión del estimador (Luz, Letelier, Manríquez y Rada, 2005).

Cuando se realiza un metaanálisis un aspecto importante a considerar cuando se reportan los resultados es el sesgo de publicación, el cual hace referencia a los estudios que no se publican por no tener resultados con significancia estadística o que obtuvieron resultados opuestos a los esperados (Palma y Delgado, 2007; Luz *et al.*, 2005). Para cuantificar el sesgo de publicación se han encontrado que la significancia estadística y el tamaño de la muestra son muy útiles para determinar dicho aspecto. Uno de los gráficos más empleados es el “gráfico de embudo”, en el eje horizontal se indica el tamaño de la muestra y en el eje vertical el error estándar calculado de la significancia estadística, entonces los trabajos con menor error estándar se van a ubicar cerca de la cúspide y los trabajos con mayor error estándar se van a ubicar cerca de la base a mayor cantidad de trabajos tengamos con un error estándar cercano a 0 más robusto va a ser nuestro metaanálisis (Palma y Delgado, 2007).

Cuando se realiza un metaanálisis también es necesario determinar qué tan similares son los datos colectados de las diferentes fuentes cuando queremos hacer una comparación, las pruebas de homogeneidad examinan si la variación observada en los resultados del estudio son los esperados al azar, se representa con las letras QM y a mayor valor de QM más probabilidad que las semejanzas observadas sean al azar (Gisbert y Bonfill, 2004).

2.3 Señal filogenética

La señal filogenética es un método filogenético comparado que permite analizar la medida de la dependencia estadística entre los valores de los rasgos de las especies debido a sus relaciones filogenéticas (Revell, Harmon y Collar, 2008; Abdala, Manzano y Vasallo, 2017). Para estimar la señal filogenética es necesario tener el árbol de las especies a estudiar con su respectivo largo de ramas y una matriz de rasgos que se requieren evaluar estos pueden ser rasgos fisiológicos, morfológicos o ecológicos (Pérez-Almazán, Manríquez-Morán, Balderas-Plata, Antonio-Némiga y López-Alcaide, 2017; Keck, Rimet, Bouchez y Franc, 2016; Saldaña, 2014). El estadístico más empleado para el cálculo de la señal filogenética es la K de Bloomberg (Bloomberg, Garland, Ives, 2003) el cual oscila en 0 y 1, valores de 0 o cercanos a 0 indican poca señal filogenética para los rasgos seleccionados y de 1 o cercanos presentan una señal filogenética fuerte (Blomberg *et al.*, 2003; Pérez-Almazán *et al.*, 2017).

2.4 Análisis multimodal

A diferencia de la señal filogenética el análisis multimodal parte de un conjunto de modelos a *priori* sin considerar la filogenia de las especies. La selección del mejor modelo se realiza principalmente con el criterio de información de Akaike (AIC por sus siglas en inglés). Este criterio se caracteriza por su formulación simple y fácil aplicación; una vez calculado el AIC para cada modelo se elige aquel modelo con un valor de AIC mínimo (Márquez, 2002). Para el cálculo del AIC se necesita de la verosimilitud (la entropía asociada a la información contenida en el modelo). El punto de partida es una serie de observaciones que se quieren modelar, entonces se van a crear una combinatoria de modelos posibles y se va a seleccionar las más verosímil. Por lo tanto, la selección del modelo está en obtener la verosimilitud del modelo a partir de la información contenida en los datos (Márquez, 2002).

2.5 Declives, extinciones y ejemplos en anuros

De los declives atribuidos a la perturbación del suelo uno de los ejemplos más representativos es *Atelopus longirostris* desde 1989 al 2017 la especie se había declarado extinta, fue hasta 2017 que se encontraron 4 individuos de esta especie, a la casi extinción de *A. longirostris* se le atribuye la modificación del hábitat, ya que su área de distribución que es bastante restringida se modificó fuertemente para la utilización de los suelos para uso agrícola, ganadero y levantamiento de asentamientos humanos. Esta especie solo se encuentra en Ecuador normalmente entre los 1200 y 2000 metros de altitud (Tapia, Coloma, Pazmiño-Otamendi y Peñafiel, 2017).

Otro ejemplo esta vez ubicado en Honduras es *Craugastor chrysozetetes*, este anuro con una distribución restringida a un bosque en el norte de Honduras entre los 800 y 1130 metros cedió ante las presiones provocadas por el humano como la deforestación y cambio de uso de suelo para la agricultura, por más de diez años se han realizado exploraciones para encontrar individuos de esta especie sin embargo no se han obtenido resultados positivos (amphibiaweb, 2019).

Los anfibios en general se han visto afectados por diferentes causas y han llevado a declives poblacionales, la mayor representación de anfibios es la de anuros, con un estimado

de 7044 especies registradas hasta el momento y su amplia distribución ha ocasionado que un 30% de las especies de anuros estén bajo algún grado de amenaza según la IUCN (Stuart *et al.*, 2004; IUCN, 2019). En el trópico americano aproximadamente 1125 especies de anuros se encuentran distribuidos por múltiples zonas de vida (Amphibiaweb, 2019). Este gran número de especies ha generado una cantidad significativa de investigaciones en el trópico americano que empleen poblaciones de anuros como bioindicadores ecológicos ante perturbaciones en el uso del suelo (Bosch y Carabias, 2014). La pérdida de hábitat es de los principales procesos que impactan la biodiversidad, porque provoca modificaciones en el rango de distribución de la mayoría de las especies y por consiguiente una marcada reorganización de las comunidades biológicas (Jimenez, Chain y Locatelli, 2010).

3. Marco metodológico

3.1 Criterios de búsqueda

Para recopilar la información se extrajo una parte de los datos de la base creada por Nowakowski *et al.* (2018) específicamente las especies de anuros con una distribución en América tropical. Posteriormente se realizó una búsqueda exhaustiva de literatura siguiendo el protocolo PRISMA (Liberati *et al.*, 2009).

Para las búsquedas se utilizaron las siguientes palabras clave y operadores booleanos: “Anfibio* uso de suelo”, “Anfibio* explotación forestal”, “Anfibio* silvicultura”, “Anfibio* silvopastoril”, “Anfibio* cultivos”, “Anfibio* agricultura”, “Anfibio*pastos”, “Anuros AND Anfibios Abundancia Cambio SAME uso SAME suelo”. El operador booleano “*” se utiliza cuando la palabra está incompleta, el operador “SAME” se emplea para buscar palabras que se encuentren en una misma oración, “AND” es usado cuando queremos buscar dos términos distintos. Las búsquedas se realizaron en tres idiomas distintos: inglés, español y portugués. Se emplearon los motores de búsqueda especializados google académico y web of science.

Los resultados obtenidos se filtraron leyendo los resúmenes y en algunos casos la metodología de los artículos. Si los estudios tuvieron un esfuerzo de muestreo mayor a 5 meses, tenían mínimo 5 réplicas en los sitios de estudio y además la misma metodología de muestreo

estos eran seleccionados. En los estudios seleccionados se buscaron los cuadros de abundancias relativas por uso de suelo. Los cuadros presentes en el artículo debían incluir la siguiente información: abundancias de especies en un ambiente perturbado y en un ambiente control, nombre científico de las especies y los usos de suelo evaluados tanto el control como ambiente perturbados.

3.2 Base de datos

Al tener la lista de especies y las abundancias en el ambiente conservado y en el ambiente perturbado se procedió a anotar el modo reproductivo, el ciclo de vida, el hábitat de la larva, el rango de distribución y las zonas de vida que cubre el rango de distribución. Esta información se recabó para cada especie de diferentes fuentes. Los nombres científicos de las especies de anuros fueron verificados con la página de referencia del Museo Americano de Historia Natural “amphibian species of the world” (Frost, 2019).

Para caracterizar el modo reproductivo se emplearon las descripciones biológicas dadas por páginas web especializadas como Amphibiaweb (2019) y IUCN (2019). En caso de no encontrarse la información en estas páginas se buscó en bibliografía adicional (Dent, 1956; Duellman, 1970; Caldwell, 1986; Zimmermann, 1990; Krügel y Richter, 1995; Zimmerman, y Simberloff, 1996; Campbell y Clarke, 1998; de Almeida-Prado, Uetanabaro y Lopes, 2000; Höbel, 2000; Austin, Loughheed, Neidrauer, Chek, y Boag, 2002; Haddad y Prado 2005; Frost *et al.*, 2006; Giaretta, Menin, Facure, Kokubum, y Oliveira Filho, 2008; da Silva y Giaretta, 2009; Hartmann, Hartmann y Haddad, 2010; Sánchez, 2010; Piatti, Souza, y Filho, 2010; Menin, Waldez y Lima, 2011; Bitar, Cardoso Pinheiro, Abe, y Santos-Costa, 2012; Bernal y Lynch, 2013; Whiles *et al.*, 2013; de Sá, Grant, Camargo, Heyer, Ponsa, y Stanley, 2014; Santoro y Brandao, 2014) y así ajustarlas en alguno de los modos reproductivos explicados por Haddad y Prado (2005).

En cuanto a la caracterización del ciclo de vida se empleó un código de letras, donde la letra “a” son especies que solamente requieren de un hábitat para completar su ciclo de vida, la letra “b” son especies que requieren de dos hábitats para completar su ciclo completo, “ab” son anfibios que pueden tener 1 o 2 hábitats para cumplir su metamorfosis hasta adultos y “c” son anfibios cuyos requerimientos necesitan de al menos 3 hábitats para llevar a cabo su ciclo de

metamorfosis completo (Becker, Loyola, Haddad y Zamudio, 2010). Igualmente esta característica fue recabada buscando en páginas web especializadas y en artículos científicos (Dent, 1956; Duellman, 1970; Caldwell, 1986; Krügel y Richter, 1995; Zimmerman, y Simberloff, 1996; Austin *et al.*, 2002; Haddad y Prado 2005; Giaretta *et al.*, 2008; da Silva y Giaretta, 2009; Sánchez, 2010; Hartmann *et al.*, 2010; Whiles *et al.*, 2013; de Sá *et al.*, 2014; Santoro y Brandao, 2014; Amphibiaweb, 2019; IUCN, 2019).

El hábitat de la larva se categorizó como el tipo de hábitat acuático en el que se desarrolla la larva: a) “léntico” cuando la larva se desarrolla en cuerpos de agua cerrados sin ningún tipo de flujo, pueden ser estacionales o no, b) “Lóticos” cuando la larva habita aguas con un flujo constante como ríos, quebradas, arroyos que pueden ser estacionales o no. La categoría “acuático generalista” obedece a larvas cuyos requerimientos de hábitat son más generalistas y pueden habitar tanto en ambientes lénticos como lóticos, y “terrestre” cuando la larva presenta un desarrollo directo cuya larva no depende de un cuerpo de agua para su desarrollo (Nowakowski *et al.*, 2018). Para esta categorización se emplearon las descripciones de los ciclos de vida de las especies encontradas en páginas web especializadas y artículos científicos para inferir el hábitat que ocupa la larva (Dent, 1956; Duellman, 1970; Caldwell, 1986; Krügel y Richter, 1995; Zimmerman, y Simberloff, 1996; Austin *et al.*, 2002; Haddad y Prado 2005; Giaretta *et al.*, 2008; da Silva y Giaretta, 2009; Sánchez, 2010; Hartmann *et al.*, 2010; Whiles *et al.*, 2013; de Sá *et al.*, 2014; Santoro y Brandao, 2014; Amphibiaweb, 2019; IUCN, 2019).

Para la asignación de la perturbación del uso de suelo en la base de datos, se usaron dos columnas. En la primera columna se agregó la abundancia de especies observadas en el ambiente control. Los ambientes control encontrados fueron Bosque primario, Bosque secundario, Humedal, Cultivo de palma africana, Páramo y Pastizal natural. En la otra columna se categorizaron los tipos de perturbación en 9 categorías de igual manera se anotó la abundancia de especies encontradas y el ambiente perturbado, los ambientes perturbados fueron:

1. Agrícola: Son áreas usadas para el cultivo de vegetales de ciclos anuales o menor tiempo de cosecha (Dixo y Metzger, 2010).
2. Bosque corta selectiva: Son bosques sometidos a ciclos de corta de especies forestales de interés (Whitworth *et al.*, 2018).

3. Bosque secundario: Son bosques sometidos a una regeneración natural, con vegetación de carácter sucesional (Palacios-Rodriguez, Rengifo-Mosquera, Panesso, y Asprilla, 2018).
4. Bosque fragmentado: Aquellos parches boscosos por debajo de 17 Ha (Cabrera-Guzmán y Reynoso, 2012).
5. Claros: Se refieren a zonas con un alto nivel de degradación del suelo, el cual está expuesto con poca o nula vegetación donde se da la presencia de pozas temporales de agua (da Cunha Bitar, Juen, Pinheiro, y Santos-Costa, 2015).
6. Cultivos: Hace referencia a todos los cultivos permanentes o semipermanentes que generan algún tipo de aprovechamiento, ya sea madera, frutos o similares (Gangenova, Zurita y Marangoni, 2018).
7. Pastizal: Son áreas abiertas con dominancia vegetal de gramíneas, con presencia de algunos árboles (Arevalo, 2015).
8. Potrero: Cabe dentro de esta definición aquellas áreas utilizadas para ganadería, la vegetación dominante son gramíneas de importancia alimenticia para el ganado y producto de la ingesta de estas gramíneas la vegetación se mantiene a ras de suelo, los árboles y arbustos se encuentran por lo general en la periferia de estas áreas para delimitar la zona como cercas vivas (Becerra, 2011).
9. Silvopastoril: son sistemas agroforestales que combinan el cultivo agroecológico de arbustos forrajeros para el ganado con otros cultivos como maderables o frutales (Yandi *et al* 2016).

Tanto las abundancias como las descripciones de los sitios control y perturbados provienen de los estudios primarios empleados para generar la matriz de datos.

El cálculo del área de distribución de las especies se realizó con el programa QGIS las Palmas 2.18.28 (2017) mediante el cálculo del grado de ocurrencia (EOO por sus siglas en inglés) el cual consiste en realizar un polígono a partir de las observaciones reportadas (Joppa *et al.*, 2016), los polígonos para cada especie fueron extraídos de la página de la IUCN, 2019 buscando solamente los de aquellas especies que se tuvieran en la matriz de datos y calculando el área en kilómetros cuadrados empleando la calculadora de campos del programa Qgis.

La asignación de las zonas de vida donde las especies están presentes se realizó igualmente en sistemas de información geográfica el polígono de EOO obtenido por la página

de la IUCN y sobrepuesto a la capa de zonas de vida creada por la FAO, 2012 este mapa contiene las zonas de vida de holdridge actualizadas al año 2010, con el polígono de rango de distribución de la especie sobrepuesto sobre el mapa de las zonas de vida se anotó la presencia en la zona de vida que coincidieran en ambas capas.

3.3 Análisis estadístico

Antes de iniciar con el metaanálisis *sensu stricto* se realizó una prueba de sesgo de publicación con el paquete “metafor” (Viechtbauer, 2010) del programa R (R Development Core Team, 2008). Esta prueba permite determinar si los datos compilados son lo suficientemente robustos para que los resultados sean fiables o si por el contrario es necesario enriquecer la base de datos con más registros (Palma y Delgado, 2006).

Se realizó el cálculo de señal filogenética, con el paquete “phytools” de R (Revell, 2012) para este cálculo se tomó la filogenia realizada por Jetz y Pyron (2018) por ser la más completa y actualizada, de esta filogenia se extrajeron las especies con las que se contaban en nuestra base de datos, se procedió posteriormente al cálculo de la señal filogenética para evaluar si la abundancia relativa de las especies de anfibios en los ambientes perturbados era similar en especies más emparentadas filogenéticamente.

Para encontrar qué variables moderadoras explicaban mejor la abundancia de anuros en ambientes perturbados se realizó una prueba multimodal empleando todas las variables moderadoras de la matriz de datos usando los paquetes “glmulti” (Calcagno y de Mazancourt, 2010) y “metafor” (Viechtbauer, 2010). De este análisis se seleccionaron las variables moderadoras con mayor peso relativo y las combinaciones de estas variables (modelos) luego se seleccionaron los modelos con los valores de AIC más alto donde las diferencias entre ellos no fueran mayores a 2 (Delta AIC=2) tal como lo establece la bibliografía (Márquez, 2002).

A las variables moderadoras con mayor peso relativo se les realizó un metaanálisis individual utilizando “metafor” (Viechtbauer, 2010) para caracterizar cuales factores de las variables moderadoras se ven más afectados por la perturbación del hábitat, posteriormente se realizaron gráficos de árbol empleado el estimado y sus intervalos de confianza que permitiera explicar de una manera más sencilla de las variables intrínsecas y extrínsecas en anuros aquellas

que se ven afectadas por la perturbación del hábitat. Los graficos fueron creados utilizando el paquete “Ggplot2” (Wickham, 2016).

4. Resultados

Se obtuvieron 742 registros individuales de abundancia relativa de anuros en sitios control y en su contraparte perturbada. Estos registros incluyen información de 356 especies a lo largo del neotrópico. A raíz de las búsquedas en tres idiomas y la inclusión de más criterios de búsqueda por nuestra parte se pudieron agregar 34 investigaciones y de la base de datos de Nowakowski *et al.* (2017) se tomaron 38 investigaciones para un total de 72 investigaciones en la región. (Figura 3). La información recopilada provenía de 12 países de los 35 que se encuentran dentro de la región tropical de América (Figura 2).



Figura 2: Mapa de la distribución de los estudios usados para el presente trabajo en su respectivo país.

En cuanto al sesgo de publicación, el gráfico de embudo (Figura 4) indica que hay solamente un trabajo con un valor de p de 0.5, los demás registros tienen un error estándar menor a 0.5 indicando que los datos de la matriz son muy robustos y no es necesario aumentar las búsquedas de información. El primer metaanálisis hecho para evaluar la abundancia en sitios donde se modificó el uso de suelo nos arrojó un estimado de 0.40 ($Q = 195243.8741$, Grados de libertad (Gl) = 741, $p\text{-val} < 0.0001$), lo que indica que, de la totalidad de registros de anuros compilados en la matriz de datos, 40% se encontraron en ambientes perturbados, mientras que un 60% de los registros se encontraron en los sitios control.

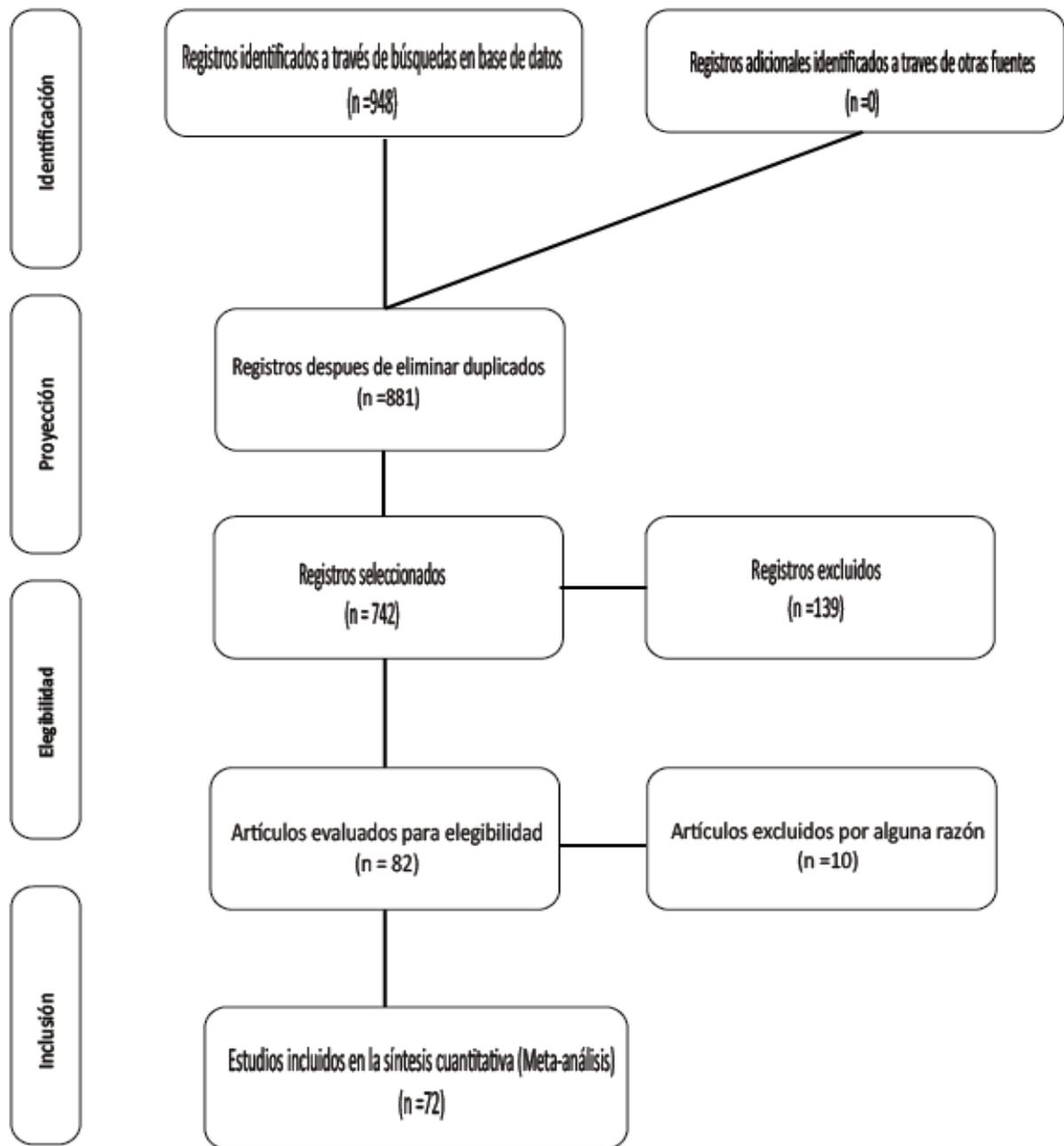


Figura 3: Diagrama de flujo basado en los lineamientos PRISMA para especificar el número de estudios y registros incluidos en la base de datos.

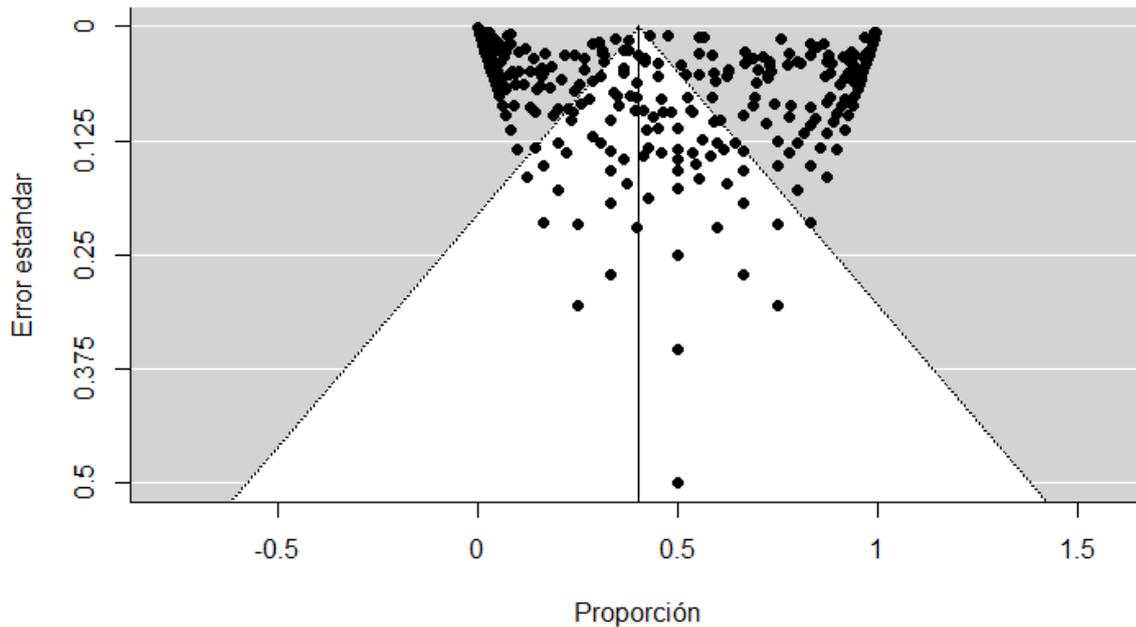


Figura 4: Gráfico de embudo indicando el sesgo de publicación de los trabajos encontrados para la matriz de datos.

Al realizar la coincidencia de especies en la matriz de datos y el árbol filogenético se lograron empatar 322 especies de las 356 encontradas en la matriz de datos. Para el cálculo de la señal filogenética el valor de K indicó que la abundancia relativa de anuros posterior a una perturbación del ambiente no es dependiente al clado que pertenezca ($k= 0.14$ y $P= 0.16$). Estas correlaciones indicaron que no hay relaciones significativas entre la perturbación y el grupo taxonómico al que pertenece la especie de anuro.

El análisis de las variables moderadoras utilizando el criterio de AKAIKE indicó que el hábitat de la larva, el tipo de conversión y el rango de distribución son las variables con mayor peso relativo para explicar la abundancia de anuros en los sitios perturbados (Figura 5). Sin embargo, el análisis multimodal (Cuadro 2) sugiere que existen 3 modelos más con una diferencia de AIC menor a 2 entre el primer modelo por lo que también hay que considerar las otras variables expuestas en estos modelos: el número de hábitats necesarios para completar el ciclo de vida y modo reproductivo de la especie.

Cuadro 2: Modelos de variables moderadoras con mayor peso y el valor de AIC que explican el declive de anuros en zonas perturbadas.

Modelo	AIC	Pesos	delta AIC
Hábitat Larval + Hábitat convertido + Rango de distribución	422,6178	4,35E-01	0
Hábitat Larval + Hábitat convertido + Modo reproductivo + Rango de distribución	423,4785	2,83E-01	1
Hábitat Larval + Hábitat convertido + Ciclo de vida + Rango de distribución	424,5469	1,66E-01	1,9291

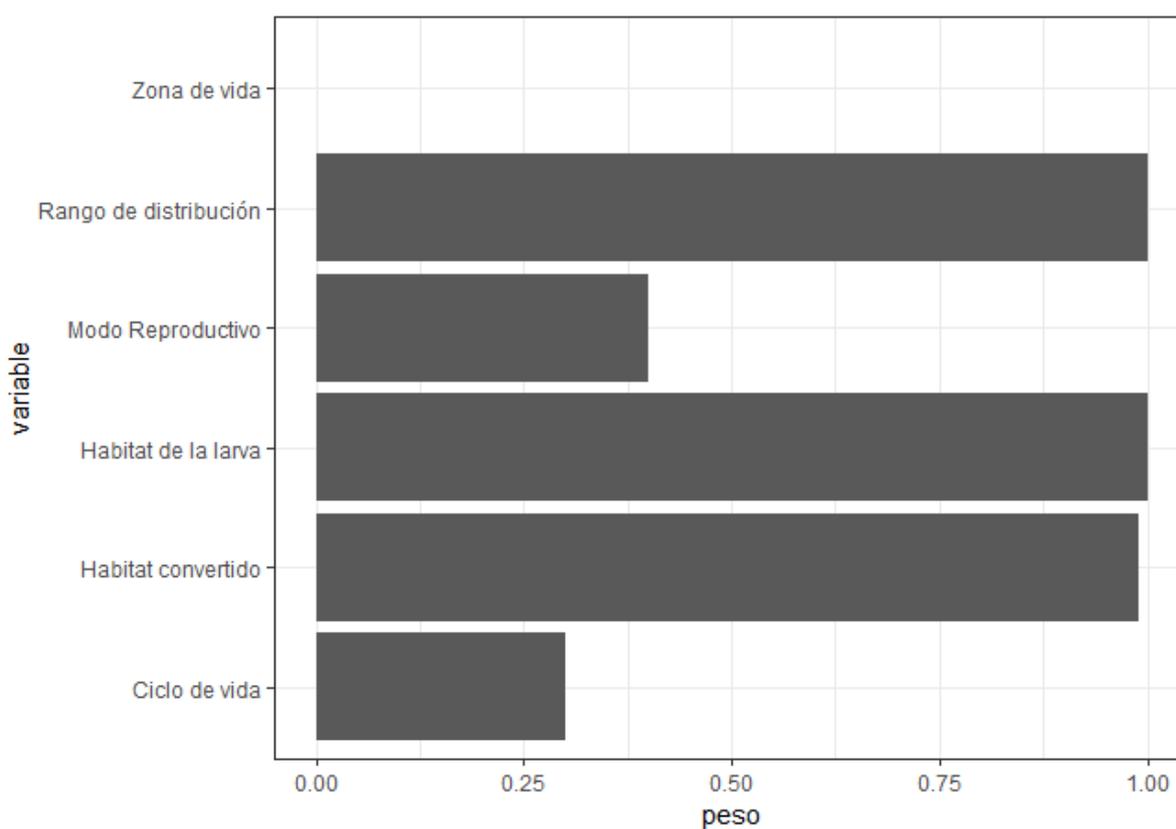


Figura 5: Pesos relativos de las variables moderadoras que explican la presencia o ausencia en hábitats perturbados.

4.1 Variables moderadoras

4.1.1 Rango de distribución

El rango de distribución varía considerablemente entre las especies. Existen especies cuyos rangos de distribución son muy restringidos, mientras que otros poseen rangos de distribución sumamente amplios abarcando incluso zonas más allá del trópico. La variación de rangos de distribución se da incluso entre especies de las mismas familias. En la Figura 6 se muestra como la proporción de anuros en ambientes perturbados tiende a ser menor cuando la especie tiene un rango de distribución restringido ($Q=180781.8554$, $G1 = 741$, $p < 0.0001$). Existe una tendencia general en las especies de anuros del presente estudio que los registros con un rango de distribución reducido se encuentren en la zona tropical de montaña y zona subtropical de montaña (Figura 12), pese a que el análisis multimodal la variable de zonas de vida tiene un peso relativo bajo y no se considera en los modelos de variables moderadoras (Cuadro 2).

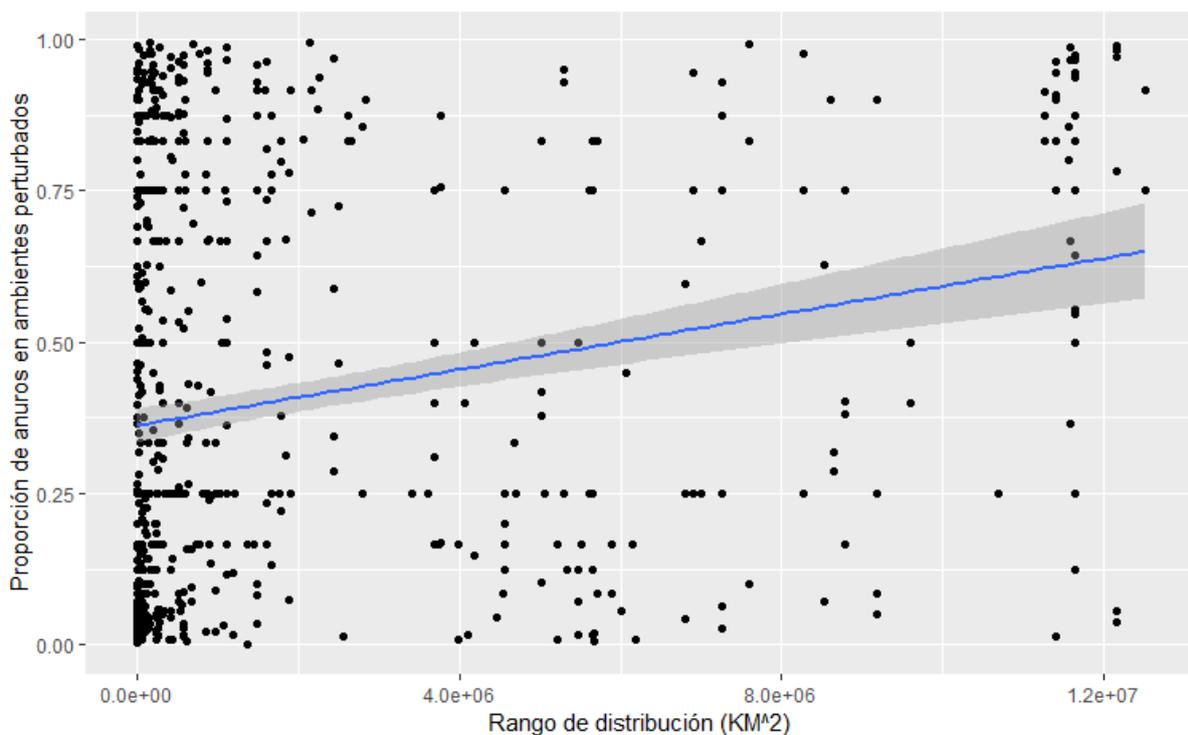


Figura 6: Relación entre la proporción de anuros en ambientes perturbados con su rango de distribución.

4.1.2 Hábitat Larval

En primera instancia las larvas cuyo hábitat es terrestre presentan la disminución más importante en las proporciones de abundancia en ambientes perturbados respecto a los demás hábitats larvales (Figura 7) indicando que las especies de anuros cuyas larvas son terrestres se ven afectadas negativamente por la perturbación del suelo.

En segundo lugar, las especies de anuros cuyas larvas son acuático-generalista tienen una proporción menor respecto a las especies donde su larva es restringida a un solo ambiente acuático, léntico o lótico tal y como se detalla en la Figura 7 ($Q=17926.0488$, $G1= 4$, $p< 0.0001$).

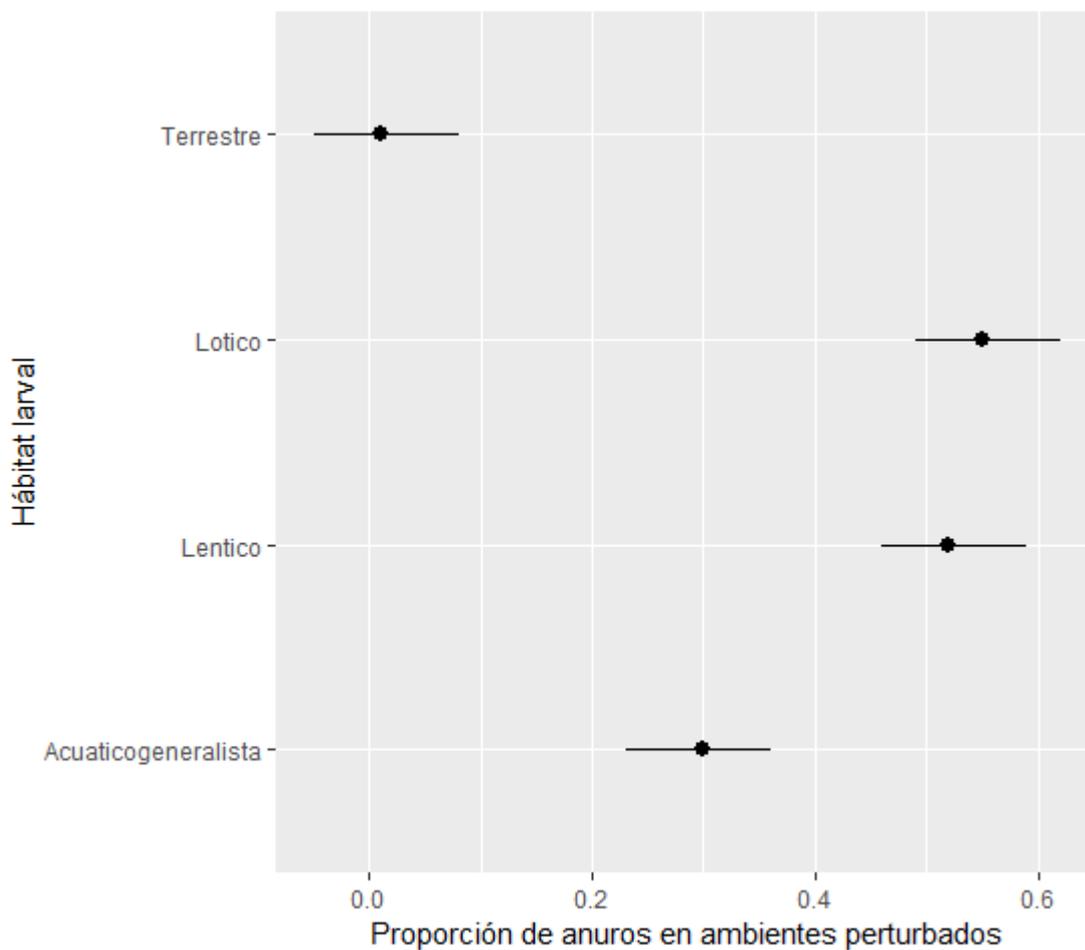


Figura 7: Gráfico de árbol de la proporción de anuros en hábitats perturbados, respecto al hábitat larval.

4.1.3 Tipo de perturbación (hábitat convertido)

Las diferencias significativas entre los diversos usos de suelo encontrados para realizar la matriz de datos se dan entre los bosques con tala selectiva y el uso de suelo agrícola (Figura 8). Por su parte el bosque secundario es el uso de suelo con mayor intervalo de confianza en la proporción indicando que las poblaciones de anuros en este tipo de ambiente son fluctuantes ($Q=2075.9234$, $GI=9$, $p<0.0001$), los demás usos de suelo tienen una proporción similar entre ellos.

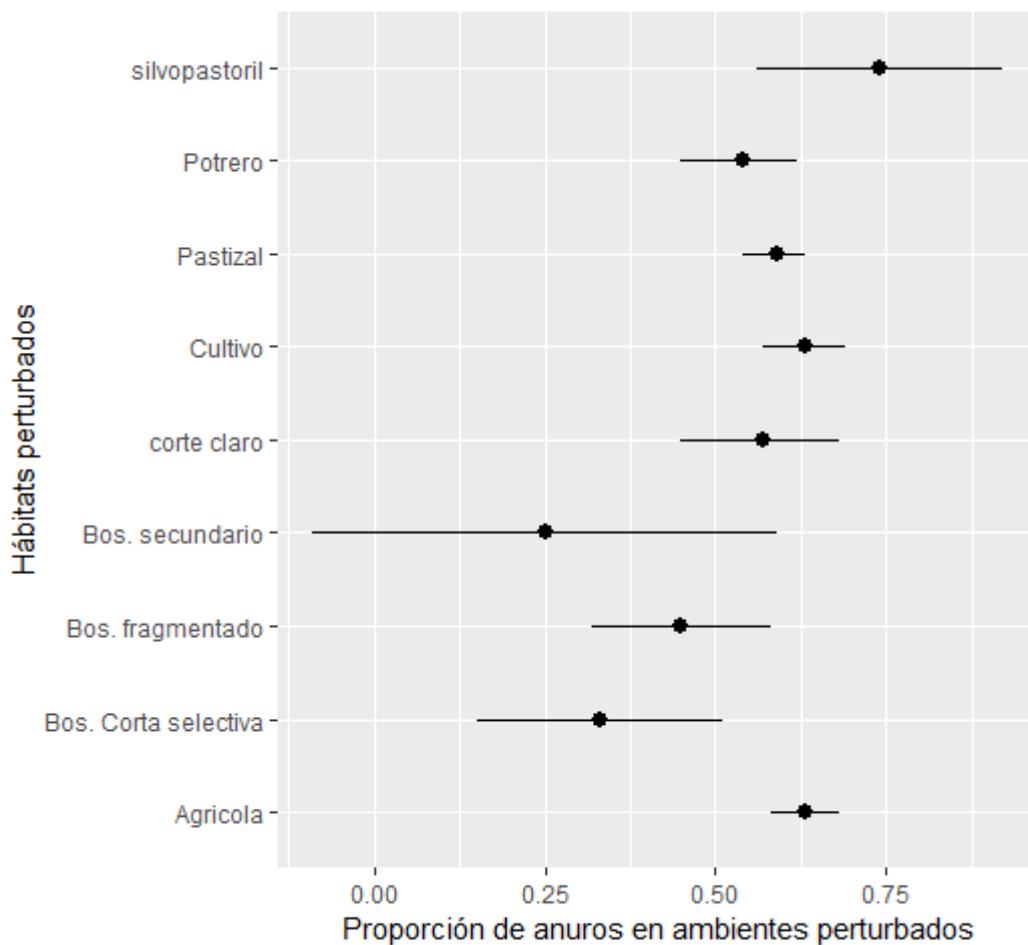


Figura 8: Proporción de anuros según el tipo de perturbación del suelo.

4.1.4 Ciclo de vida y modo reproductivo

Las otras dos variables que aparecen en el análisis multimodal y es necesario considerar son el número de hábitats que requieren las especies de anuros para completar sus ciclos de

vida y el modo reproductivo de la especie (Cuadro 2) aunque estas variables presentan un peso relativo menor (Figura 5).

La abundancia de los anuros se ve más afectada cuando estos tienen ciclos de vida que requieren tres hábitats distintos. Seguido de los anuros que requieren de dos hábitats para terminar su ciclo de vida. Entre las especies que necesitan de un hábitat para completar su ciclo de vida y aquellas con plasticidad de necesitar uno o dos hábitats se comportan de manera similar en sus proporciones cuando se perturba el suelo, en la Figura 9 se detalla la proporción de anuros en ambientes perturbados respecto a la cantidad de hábitat que requieren las especies de anuros ($Q=2130.0641$, $G1= 4$, $p < 0.0001$).

De los 39 modos reproductivos descritos por Haddad y Prado (2005) 24 de estos modos reproductivos fueron encontrados en diferentes especies de la matriz de datos, existen especies que por su plasticidad pueden poseer dos modos reproductivos dependiendo de las condiciones ambientales que se den al momento de realizar la respectiva puesta (Figura 10).

Existen modos reproductivos en anuros que se ven más afectados por la perturbación del hábitat (Figura 10), la proporción de anuros en sitios perturbados en algunos modos reproductivos es cercana al 0, sin embargo, en general los modos reproductivos presentados tienen un intervalo de confianza amplio ($Q= 1186.5271$, $G1=28$, $p < 0.0001$).

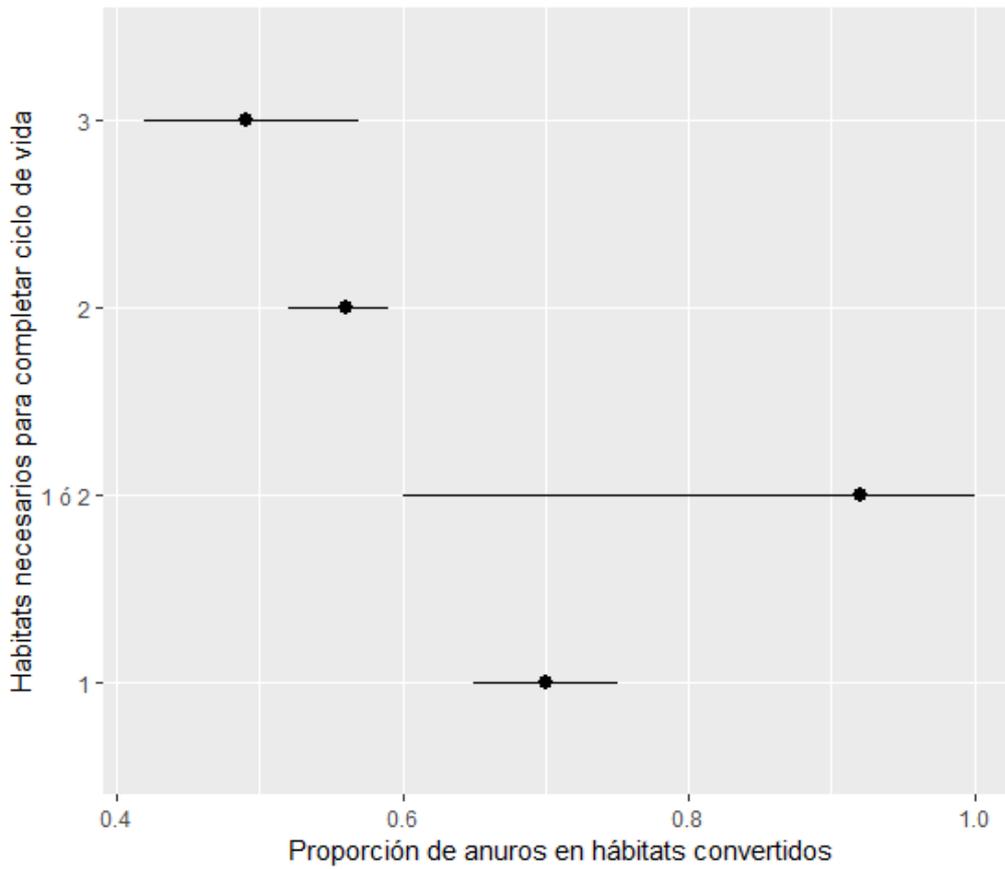


Figura 9: Gráfico de árbol de las proporciones de anuros en los hábitats convertidos respecto al número de hábitats necesarios para completar el ciclo de vida.

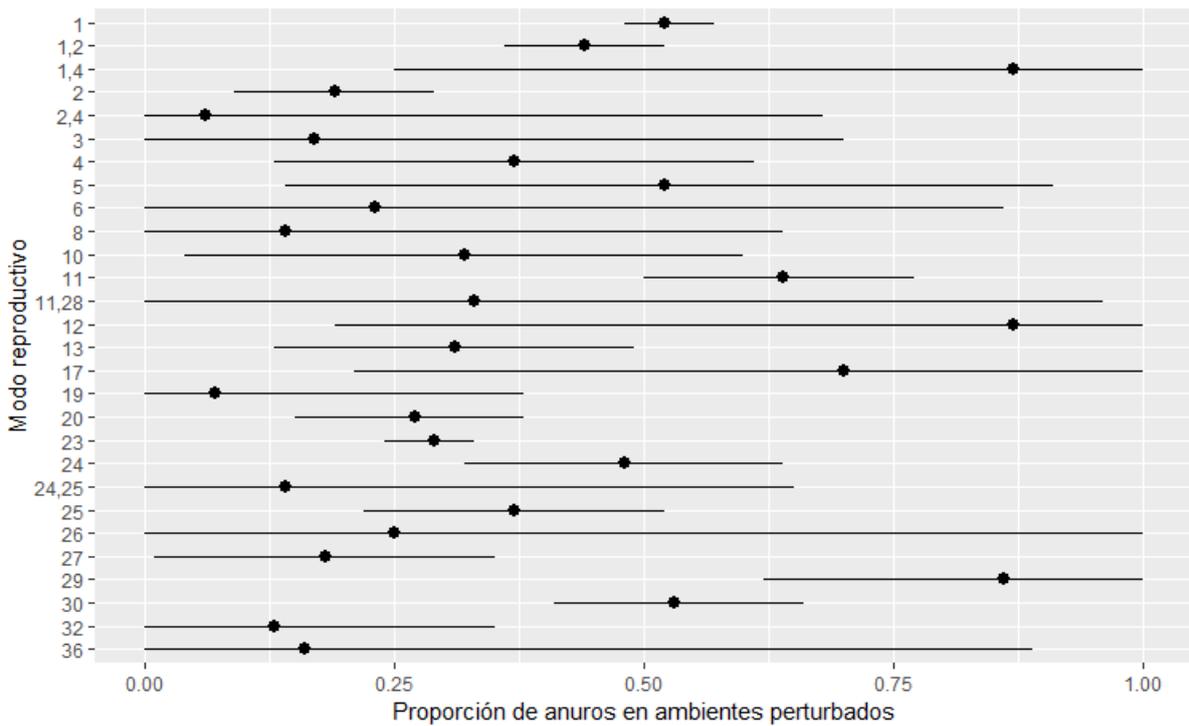


Figura 10: Gráfico de árbol de las proporciones de anuros en ambientes perturbados según su modo reproductivo.

5. Discusión

Se ha demostrado a nivel global que el rango de distribución de las especies, el hábitat que necesitan las larvas para su desarrollo, así como el tipo de modificación que se da al hábitat son variables robustas que permiten explicar el declive de anfibios (Marsh, 2001; Nowakowski *et al.*, 2017). Estas mismas variables han sido comprobadas como variables que influyen en la disminución de la abundancia de anuros en el trópico de América cuando sucede una perturbación del hábitat.

La ventaja de regionalizar el trabajo y emplear solo un orden de la clase anfibia es que permitió comparar con resultados globales como el de Nowakowski *et al.*, (2018) dando un soporte robusto a las variables de rango de distribución, hábitat larval y tipo de perturbación, además permitió incluir otras variables no evaluadas anteriormente y analizar la respuesta de estas variables frente a la perturbación del suelo. Otro punto importante fue la inclusión de más artículos por ampliar las búsquedas en otros dos idiomas.

Trabajos como el de Nowakowski *et al.* (2017) sí encontraron señal filogenética, mientras que en la presente investigación no fue el caso, posiblemente por trabajar únicamente el orden Anura y restringir la investigación a la región tropical del continente americano, lo que puede llevar a concluir que los cambios en las abundancias de anuros cuando se da una perturbación del suelo no está relacionada filogenéticamente, es decir no hay relación de grupos taxonómicos que sean más o menos afectados que otros cuando se da un evento antropogénico de perturbación del suelo más bien depende de la especie y su población, Esto es avalado por lo dicho por Muths, Scherer y Pilliod, (2011). Donde explica que el reclutamiento y sobrevivencia de anfibios después de una perturbación del área tiene una respuesta diferente en cada especie.

La cantidad de hábitats que requieren las especies y el modo reproductivo tienen un peso a considerar cuando se dan declives poblacionales, estas variables fueron propuestas para este trabajo y no habían sido evaluadas previamente, por lo que se propone evaluar estas dos variables a nivel global para determinar qué respuesta van a tener frente a la perturbación del hábitat a nivel global y de esta manera determinar si en los anfibios estas características intrínsecas tienen un comportamiento general. La perturbación del suelo crea modificaciones en el ambiente que son incompatibles con ciertos rasgos funcionales de los anuros para

recolonizar un sitio después de dicha modificación (Whitfield, *et al.*, 2016; Nowakowski, *et al.*, 2018).

A través del análisis del rango de distribución de las especies de anuros, aquellas con un rango de distribución restringido son más propensas al declive de sus poblaciones cuando el suelo es perturbado en estos sitios, lo mismo coincide con los resultados de diversos autores en otras regiones (Marsh, 2001; Wake y Vredenburg, 2008; Nowakowski *et al.*, 2017; Jetz y Pyron, 2018; West, 2018). El análisis multimodal presenta el rango de distribución como una de las variables más relevante y repetitiva en los diferentes modelos por lo que podemos asegurar que las especies con rango de distribución restringido son más propensas a declives (Bury, 1999; Dirzo *et al.*, 2014; Nowakowski *et al.*, 2017).

Para la distribución de la especie los datos obtenidos por la IUCN tuvieron la ventaja de encontrarse para todas las especies de anuros de la región y establecerse mediante una metodología estandarizada para la asignación de las categorías de riesgo de las especies (Peterson, Navarro-Sigüenza y Gordillo, 2018) sin embargo, es sumamente importante reconsiderar emplear la Probabilidad de ocurrencia para determinar la distribución de la especie ya que esta misma puede tener un sesgo al considerar más o menos área de distribución de la que realmente la especie puede utilizar. Con rangos de distribución mejor establecidos es posible que la tendencia de las especies con un rango de distribución restringido tenga una diferencia más significativa comparándose con aquellas especies que poseen distribuciones amplias (Figura 6). El efecto de sesgo al emplear la probabilidad de ocurrencia se evidencia más en especies con rangos de distribución amplios porque entre mayor sea el polígono se van abarcan zonas que posiblemente las especies no sean capaces de utilizar por ejemplo lagos, zonas urbanas o zonas agrícolas (Joppa *et al.*, 2016).

La otra variable global comprobada a nivel regional es el hábitat de la larva, aquellas especies con una larva terrestre son claramente más afectadas por la perturbación del suelo (Figura 7) las larvas terrestres tienen como característica principal el desarrollo directo, donde la larva se mantiene en el huevo hasta que realiza su metamorfosis, las adaptaciones de este tipo de desarrollo han creado una dependencia directa hacia hojarasca u otras zonas húmedas para evitar la desecación de los huevos que carecen de una cáscara que los proteja (Shiels, Johnson y Beard, 2017).

El hábitat de las larvas terrestres cómo se compone de elementos del suelo efímeros y frágiles como la hojarasca se encuentran en constante recambio aportado por los árboles presentes en el bosque, la hojarasca es de los primeros elementos del bosque en verse afectados porque la perturbación remueve los árboles que realizan el aporte de hojas muertas, sumado la remoción intencional por la limpieza del suelo o eventos de erosión (Hernández y Ramos, 2018).

El tipo de perturbación del uso de suelo es otro resultado comprobado a nivel global y que aplica para los anuros del trópico de América, esta variable extrínseca tiene una razón intuitiva ya que en usos de suelos más intensivos esperaríamos tener menor abundancia de especies de anuros por la homogeneización del hábitat y otras actividades asociadas como el empleo de químicos nocivos para estos anfibios (Greenberg, Palen, Chan, Jetz, y Mooers, 2018). Sin embargo, uno de los usos que más afecta a los anuros del trópico de América parece ser la corta selectiva del bosque. Esto concuerda con lo dicho por Burivalova, Şekercioğlu y Koh (2014) en donde estos investigadores realizaron un metaanálisis para evaluar la respuesta de vertebrados e invertebrados frente a la corta selectiva en bosques tropicales y encontraron que talas selectivas de 63 m³/Ha disminuyen las poblaciones de anfibios a la mitad.

Esta disminución de anfibios se puede dar por la variación en los microclimas dentro del bosque que causan calentamiento y la desecación de los microhábitats que ocupan los anfibios para su supervivencia. Además de los individuos en diferentes estados que presentan mortalidad directa por la corta de árboles debido a su poca movilidad que les impide escapar de dicha perturbación (Burivalova, Şekercioğlu y Koh, 2014).

En cuanto al uso de suelo agrícola que fue el tipo de perturbación que fue significativamente diferente entre el uso de suelo anterior se pueden asignar dos categorías de uso de suelo agrícola, el uso intensivo y no intensivo, dependiendo del grado de perturbación que se da en el suelo para obtener mayor producción en menor tiempo, Los suelos agrícolas intensivos se caracterizan principalmente por una perturbación alta y empleo de una cantidad considerablemente alta de agroquímicos (Shriar, 2000).

Los suelos agrícolas no intensivos poseen una perturbación más baja y emplean con menos frecuencia agroquímicos potencialmente nocivos para los anuros. El nivel de perturbación de estos suelos se puede deber al tipo de cultivo o a la demanda de un producto

lo que lleva a una intensificación del suelo para obtener estos productos (Perfecto y Vandermeer, 2010). La importancia de los suelos agrícolas no intensivos es que aún mantienen cierta conectividad con otros elementos del paisaje como pueden ser fragmentos de bosque, pastizales y ríos algo que no sucede en los suelos agrícolas intensivos que pierden por completo esta conectividad de paisaje (Perfecto y Vandermeer, 2010).

Los trabajos incluidos en la matriz de datos poseen una representación mayor de usos de suelo agrícolas no intensivos como el tipo de suelo perturbado donde se hicieron búsquedas de anuros (Germano, Sander, Henderson y Powell, 2003; Machado y Maltchik, 2010; Dixo y Metzger, 2010; Gutierrez-Zuñiga, 2011; Murrieta-Galindo, López-Barrera, González-Romero y Parra-Olea, 2013; Kurz, Nowakowski, Tingley, Donnelly y Wilcove, 2014; Hernández-Ordóñez, Urbina-Cardona y Martínez-Ramos, 2015).

La conectividad de paisaje provocada por los usos de suelo agrícolas no intensivos lleva a pensar que existe una influencia de los otros elementos del paisaje que estaban presentes en el momento del estudio (por ejemplo parches de bosque) y pudo influir en la presencia de anuros en este tipo de uso de suelo y de ahí que posiblemente en el uso de suelo agrícola las poblaciones de anuros no se vean tan afectadas.

Otro punto a considerar con el uso de suelo agrícola son los esfuerzos en conservación que se han dado para mitigar el impacto sobre las poblaciones de anfibios en general, medidas como creación de lagunas artificiales para el mantenimiento de las poblaciones de anfibios, combinación de cultivos, restricción del uso de agroquímicos nocivos para los anfibios, enfocar esfuerzos en las ventajas de los anfibios en los cultivos como controladores biológicos, dispersores de nutrientes y bioindicadores son medidas que posiblemente han surtido cierto efecto en este tipo de uso de suelo y por ello las proporciones de anuros no se han visto tan afectadas como con la tala selectiva por ejemplo (Knutson, Richardson, Reineke, Gray, Parmelee y Weick, 2004; Baker, Bancroft y García, 2013; West, 2018). Es importante entonces evaluar la respuesta de los anfibios frente a los diferentes usos agrícolas que se les da al suelo de manera puntual.

El tipo de perturbación del bosque secundario es donde se presenta un mayor intervalo de confianza, en este caso las abundancias de las especies en los estudios empleados han desaparecido del todo y en otros estudios se han recuperado hasta llegar a ser similares al

ambiente control (Figura 8) dicho intervalo tan amplio se puede relacionar con lo dicho por Suganuma y Durigan (2015) donde explica las 3 teorías sobre el estado final de un ecosistema restaurado, la primera teoría indica que el sistema restaurado tenga atributos similares al “original”, la segunda teoría es donde existen nuevos estados alternativos estables en estructura y función y la última teoría es la composición y funcionalidad completamente diferentes.

Entonces bajo estas teorías si un bosque secundario cumple con la tercera teoría de composición y funcionalidad completamente diferentes se esperaría tener poca representación de anuros, mientras que un bosque secundario que tenga atributos similares al “original” reuniría las condiciones necesarias para encontrar una proporción de anuros similar a la que estuvo previo a la perturbación. Nuevamente a nivel de los trópicos hace falta estudios que evalúen la trayectoria de sucesión ecológica que toma un bosque y cómo influye en la biodiversidad de anuros del sitio.

Otras variables que por los resultados es necesario considerar (Cuadro 2) son el modo reproductivo y la cantidad de hábitats que requieren las especies para completar en el ciclo de vida, aunque con un peso relativo menor (Figura 5). Los modos reproductivos aseguran la supervivencia de la especie evitando competencia intra e interespecífica por el solapamiento de nichos y depredación (Haddad y Prado, 2005; West, 2018). Existen especies con modos reproductivos “simples” cuyos requerimientos de hábitat se pueden encontrar en zonas con uso de suelo perturbado, por el contrario, existen especies cuyos modos reproductivos son muy “específicos” dependiendo de elementos del bosque y que al ser removidos estos elementos también lo son las poblaciones de estos anuros (Anexo 3).

Por efecto de los resultados obtenidos se puede dividir a los anuros del trópico de América en dos grupos, aquellos cuyos modos reproductivos “simples” les permite una amplia distribución a través del trópico americano y especies cuyos modos reproductivos específicos los hacen dependientes de ciertos elementos del bosque y por ello presentan un rango de distribución restringido (Figura 11).

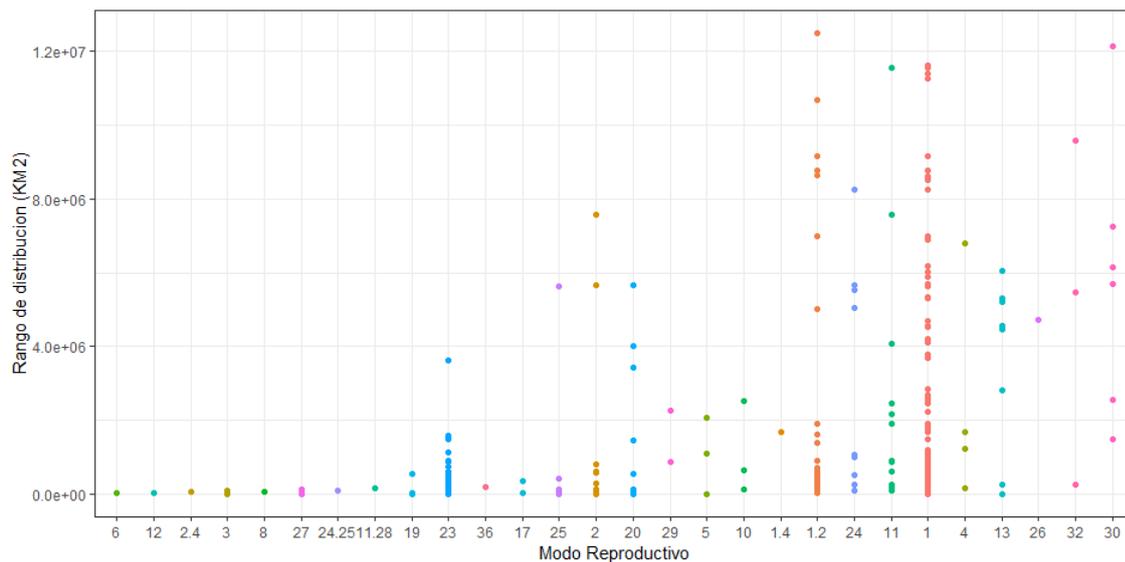


Figura 11: Relación entre los modos reproductivos y los rangos de distribución encontrados en la presente investigación.

En relación con el ciclo de vida (Figura 9) a mayor número de hábitats que requieren las especies para completar su ciclo de vida incrementa las posibilidades que las poblaciones se afecten de manera negativa por la perturbación del hábitat. Considerando que las perturbaciones del hábitat tienen un efecto homogeneizador del paisaje, las especies de anuros que requieren de una menor cantidad de hábitats pueden encontrar dicho hábitat en un sitio posterior a la perturbación como por ejemplo pozas de agua estacionales o artificiales (Pechmann *et al.*, 1991; Matoon, 2000; Marsh, 2001; Becker *et al.*, 2007), por el contrario a mayor número de hábitats requieran las especies para llevar a cabo su proceso de metamorfosis hasta adultos aumentaría la probabilidad que en un ambiente perturbado no encuentre los hábitats necesarios a raíz de la homogeneización (Benitez, 2018). Aquellas especies de anuros con un ciclo de vida “simple” podrían no verse afectadas negativamente.

Existe una relación interesante entre los anfibios en general y las zonas de vida. Jenkins, Pimm, y Joppa (2013) realizaron una serie de mapas para diferentes grupos de vertebrados donde encontraron que los anfibios con rangos de distribución pequeños tienden a focalizarse en zonas altas (Figura 12). Lo dicho por estos autores coincide con el mapeo realizado en esta investigación, donde los anuros con una distribución menor a 10 000 km² tienen una distribución en las zonas de vida tropical o subtropical de montaña.

Pese a que en estos resultados la zona de vida no pareció ser una variable explicativa para el declive de anuros sí podemos señalar la relación entre dos zonas de vida y el rango de

distribución restringido de las especies de anuros en la región. También como el rango de distribución es una de las variables con más peso relativo podemos asegurar que en las zonas tropicales y subtropicales de montaña existe un riesgo mayor de declive de anuros. Acosta-Galvis (2000) señala que en las zonas de montaña el gradiente altitudinal ha provocado la formación de ecosistemas únicos y restringidos en área, ya que el aumento de unos pocos metros cambia por completo el paisaje. Entonces existen especies de anuros que se han adaptado a estos ecosistemas y su alta dependencia provoca que si el ecosistema se ve perturbado las poblaciones de anuros también se verán afectadas.

Es importante evaluar a partir de esta inferencia que factores determinantes existen en estas zonas de vida y en las especies que habitan estas regiones que provocan una mayor probabilidad de riesgo de declive en las poblaciones.

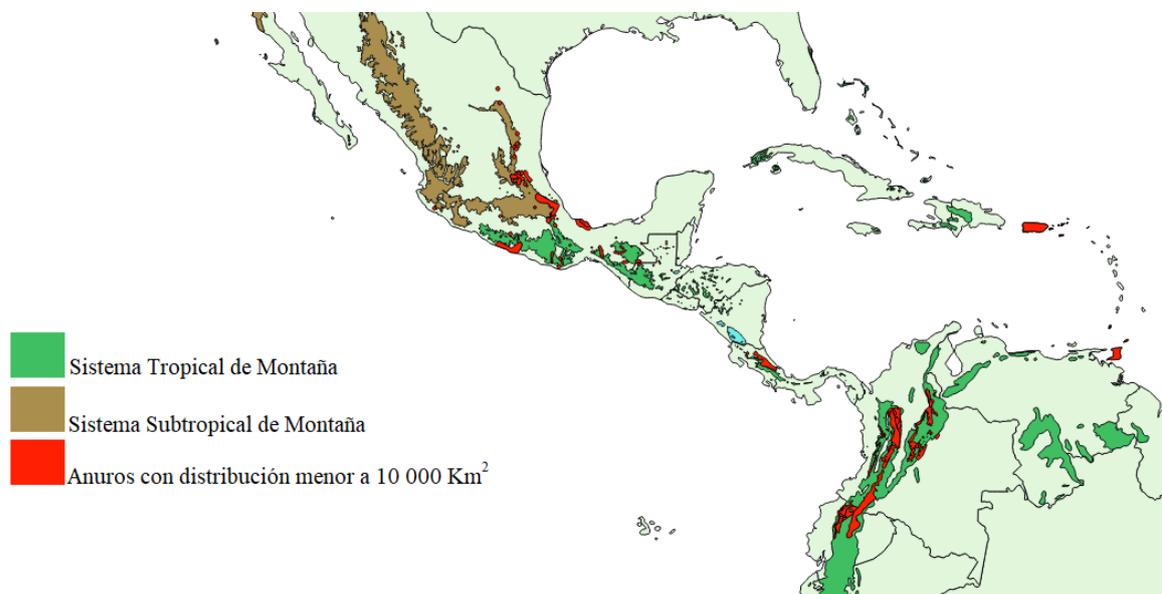


Figura 12: Especies de anuros utilizadas en este trabajo con una distribución menor a 10000 km² y la delimitación de zonas de vida tropical de montaña y subtropical de montaña. Elaboración propia.

La perturbación del hábitat derivada principalmente por el cambio del uso de suelo es uno de los principales causantes de la pérdida de biodiversidad de anuros. Encontrar cuáles grupos y zonas de vida son más sensibles a este tipo de modificaciones es crucial para poder definir medidas de conservación. Existen múltiples estudios sobre la perturbación del suelo y sus efectos para la fauna caso contrario sucede con estudios que evalúen la respuesta o susceptibilidad de los organismos a la perturbación del suelo (Nowakowski *et al.*, 2017).

Como la respuesta a la perturbación del suelo no tiene una razón de señal filogenética entre las especies abordadas en el presente estudio no se puede señalar un grupo o un clado que sea más afectado por la perturbación por lo que las propuestas de conservación deben ser dirigidas a grupos funcionales o variables extrínsecas.

Un primer grupo para desarrollar medidas de conservación son aquellas especies con un rango de distribución restringido, para estas especies es importante la conservación de las áreas donde se encuentren, ya que en apariencia solamente en esas zonas reúne las condiciones necesarias para la perduración de las poblaciones.

Otro grupo son las especies con larva terrestre, para las zonas donde se encuentren las especies con larvas de desarrollo directo lo más importante de proteger es el suelo y los árboles que provean la hojarasca que crean los microhábitats para la puesta de sus huevos. Por lo que no solamente se trata de conservar el bosque también implica minimizar la perturbación del suelo.

Por efecto de vacíos de información en la región se recomienda aumentar los estudios en todos los países que conforman el trópico americano, también que se evalúen usos de suelo más intensivos y especies raras o con poblaciones restringidas para determinar qué factores bióticos y abióticos influyen en la presencia o ausencia de los anuros en los sitios.

6. Conclusiones

Se dividieron los anuros del estudio en dos grandes grupos, aquellos con rangos de distribución amplios y con modos reproductivos “sencillos” y el otro gran grupo conformado por especies de rango restringido con modos reproductivos “complejos”, el segundo grupo es el que parece ser más afectado por las perturbaciones del hábitat y las especies dentro de este grupo son las que merecen especial atención para evitar el declive de sus poblaciones y su posterior extinción.

La perturbación del suelo parece no tener un impacto tan adverso para la mayoría anuros incluidos en este estudio, lo que sugiere que son ciertas especies las que se ven más afectadas por esta actividad y los esfuerzos de conservación se pueden dirigir a especies puntuales.

Los anuros en el trópico de América tienen una respuesta frente a la perturbación del suelo es similar a los encontrado por otros estudios a nivel global. Comprobando que las variables de rango de distribución, hábitat larval y el tipo de perturbación que se da en el suelo son variables explicativas robustas para explicar el cambio en la abundancia de anuros en la región tropical de América.

7. Recomendaciones

Evaluar las variables Modo reproductivo y Complejidad de ciclo de vida a nivel global y con los tres órdenes de anfibios para determinar la respuesta de estas variables frente a la modificación del hábitat en el globo.

Realizar los estudios diferenciando entre los 3 órdenes de anfibios permite una mejor explicación de los fenómenos de declive y contribuye a encontrar vacíos de información.

Los estudios de primer nivel deberían apearse a metodologías estandarizadas y divulgación de los resultados de manera sencilla y completa para poder ser comparados con otros estudios.

Aumentar los trabajos en campo que comparen abundancias en otros ambientes más perturbados como minería, ambientes urbanos, agricultura intensiva, entre otros que no han sido considerados en trabajos previos. Así mismo que se trabaje con búsquedas de más especies de anuros. Existen vacíos de información en Centroamérica y el Caribe por lo que se recomienda empezar a realizar trabajos con anfibios en general.

8. Referencias

- Acosta-Galvis, A. R. (2000). Ranas, salamandras y caecilias (Tetrapoda: Amphibia) de Colombia. *Biota colombiana*, 1(3).
- AmphibiaWeb. (2019). <<https://amphibiaweb.org>> University of California, Berkeley, CA, USA. Accessed 30 Jan 2019.

- Abdala, V., Manzano, A. y Vasallo, A. (2017). I Taller de Morfología de Vertebrados, (March), 1–425.
- Alpízar-Vaglio, E. (2014). Zonificación agroecológica del café (*Coffea arabica*) y el cacao (*Theobroma cacao*, Lin) en Costa Rica, mediante el sistema de zonas de vida (tesis de maestría). Tecnológico de Costa Rica.
- Ángulo, A. (2002). Anfibios y paradojas: perspectivas sobre la diversidad y las poblaciones de anfibios. *Ecología Aplicada*, 1(001), 105–109.
- Arévalo, Y. (2015). Descripción cualitativa y aproximación bibliográfica del impacto antrópico generado a las preferencias de microhábitat de un ensamblaje de anuros en tres hábitats del jardín botánico de Villavicencio (Meta), durante el periodo de lluvias. (Tesis de ingeniería). Universidad Militar Nueva Granada, Bogotá, Colombia.
- Austin, J., Lougheed, S., Neidrauer, L., Chek, A. y Boag, P. (2002). Cryptic lineages in a small frog: the post-glacial history of the spring peeper, *Pseudacris crucifer* (Anura: Hylidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25(2), 316-329.
- Baker, N. J., Bancroft, B. A. y García, T. S. (2013). A meta-analysis of the effects of pesticides and fertilizers on survival and growth of amphibians. *Science of the total environment*, 449, 150-156.
- Barradas, V. L., Cervantes-Pérez, J. y Anyul, C. P. (2004). Evidencia De Un Cambio Climático En La Región De Las Grandes Montañas Del Estado De Veracruz, México, El clima entre el mar y la montaña 4 (1) 213-220.
- Becerra, I. (2011). Ensamblaje de anuros en tres hábitats correspondientes a bosque, potrero y sural en el Parque Agroecológico Merecure, Villavicencio, Meta (tesis de licenciatura) Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.
- Becker, C. G., Fonseca, C. R., Haddad, C. F., Batista, R. F. y Prado, P. I. (2007). Habitat split and the global decline of amphibians. *Science*, 318(5857), 1775–1777. DOI: 10.1126/science.1149374
- Becker, C. G., Loyola, R. D., Haddad, C. F. y Zamudio, K. R. (2010). Integrating species life-history traits and patterns of deforestation in amphibian conservation planning. *Diversity and Distributions*, 16(1), 10-19.
- Beebee, T. J. y Griffiths, R. A. (2005). The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? *Biological Conservation*, 125(3), 271–285.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.04.009>.

- Benítez-Fernández, F. (2018). La importancia de áreas de bosque en paisajes urbanos para la estructuración de metacomunidades de anfibios (tesis de licenciatura). Universidad Federal de integración latinoamericana, Iguazú Brasil.
- Bernal, M. H. y Lynch, J. D. (2013). Thermal tolerance in anuran embryos with different reproductive modes: relationship to altitude. *The Scientific World Journal*, 2013. DOI:10.1155/2013/183212
- Biek, R., Funk, W. C., Maxell, B. A., y Mills, L. S. (2002). What is missing in amphibian decline research: Insights from ecological sensitivity analysis. *Conservation Biology*, 16(3), 728–734. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00433.x>
- Bitar, Y. O., cardoso Pinheiro, L., Abe, P. S. y Santos-Costa, M. (2012). Species composition and reproductive modes of anurans from a transitional Amazonian forest, Brazil. *Zoologia*, 29(1).
- Blaustein, A. R., Romansic, J. M., Kiesecker, J. M. y Hatch, A. C. (2003). Ultraviolet radiation, toxic chemicals and amphibian population declines. *Diversity and distributions*, 9(2), 123-140.
- Blomberg, S. P. y Garland, T. (2002). Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *J. Evol. Biol.* 15:899–910.
- Blomberg, S. P., Garland, T. Jr. y Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57: 717-745.
- Bosch, J. y Carabias, J. (2014). Primeros resultados del programa SARE en anfibios. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp*, 25(2), 11–19.
- Brühl, C. A., Schmidt, T., Pieper, S. y Alscher, A. (2013). Terrestrial pesticide exposure of amphibians: An underestimated cause of global decline? *Scientific Reports*, 3(1), 1135. <https://doi.org/10.1038/srep01135>
- Burivalova, Z., Şekercioğlu, Ç. H. y Koh, L. P. (2014). Thresholds of logging intensity to maintain tropical forest biodiversity. *Current Biology*, 24(16), 1893–1898. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.06.065>
- Bury, R. B. (1999). A historical perspective and critique of the declining amphibian crisis. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 27(4), 1064-1068.
- Cabrera-Guzmán, E. y Reynoso, V. H. (2012). Amphibian and reptile communities of rainforest fragments: minimum patch size to support high richness and abundance. *Biodiversity and Conservation*, 21(12), 3243-3265.
- Calcagno, V. y de Mazancourt, C. (2010). glmulti: an R package for easy automated model selection with (generalized) linear models. *Journal of statistical software*, 34(12), 1-29.

- Caldwell, J. P. (1986). Selection of egg deposition sites: a seasonal shift in the southern leopard frog, *Rana sphenocephala*. *Copeia*, 1986(1), 249-253.
- Campbell, J. A. y Clarke, B. T. (1998). A review of frogs of the genus *Otophryne* (Microhylidae) with the description of a new species. *Herpetologica*, 301-317.
- Cearreta, A. (2015). La definición geológica del Antropoceno según el Anthropocene Working Group (AWG). *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 23(3), 263.
- da Cunha-Bitar, Y., Juen, L., Pinheiro, L. C. y Santos-Costa, M. (2015). Anuran beta diversity in a mosaic anthropogenic landscape in transitional Amazon. *Journal of Herpetology*, 49(1), 75-82.
- da Silva, W. R. y Giaretta, A. A. (2009). On the natural history of *Leptodactylus syphax* with comments on the evolution of reproductive features in the *L. pentadactylus* species group (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Natural History*, 43(3-4), 191-203.
- Daszak, P., Cunningham, A. A. y Hyatt, A. D. (2003). Infectious disease and amphibian population declines. *Diversity and Distributions*, 9(2), 141-150.
- de Almeida-Prado, C., Uetanabaro, M. y Lopes, F. S. (2000). Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *L. podicipinus* in the Pantanal, Brazil. *Journal of Herpetology*, 135-139.
- de Sá, R., Grant, T., Camargo, A., Heyer, W. R., Ponssa, M. L. y Stanley, E. (2014). Systematics of the neotropical genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): phylogeny, the relevance of non-molecular evidence, and species accounts. *South American Journal of Herpetology*, 9(s1).
- Dent, J. N. (1956). Observations on the life history and development of *Leptodactylus albilabris*. *Copeia*, 1956(4), 207-210.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B. y Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 401(6195), 401–406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>
- Dixo, M. y Metzger, J. P. (2010). The matrix-tolerance hypothesis: an empirical test with frogs in the Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, 19(11), 3059-3071.
- Duellman, W. E. (1970) *Hylid frogs of Middle America*. 2nd ed. Society for the Study of Amphibians and Reptiles.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... y Helkowski, J. H. (2005). Global consequences of land use. *science*, 309(5734), 570-574.

- Food and Agriculture Organization [FAO]. (2012). Global ecological zones for FAO forest reporting: 2010 Update. Forest Resources Assessment Working Paper 179, 42.
- Frost, D.R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R. H., Haas, A., Haddad, C.F., de Sá, R., Channing, A., Wilkinson, M. y Donnellan, S. C. (2006). The amphibian tree of life. *Bull Am Mus Nat Hist.*, 297: 1–370.
- Frost, R. (2019). Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0 (accesado enero 2019). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Gangenova, E., Zurita, G. A. y Marangoni, F. (2018). Changes to anuran diversity following forest replacement by tree plantations in the southern Atlantic forest of Argentina. *Forest ecology and management*, 424, 529-535.
- Germano, J.M., Sander, J.M., Henderson, R.W. y Powell, R. (2003). Herpetofaunal communities in Grenada: a comparison of altered sites, with an annotated checklist of Grenadian amphibians and reptiles. *Caribbean Journal of Science*, 39, 68-76.
- Giaretta, A. A., Menin, M., Facure, K. G., Kokubum, M. N. y Oliveira-Filho, J. C. (2008). Species richness, relative abundance, and habitat of reproduction of terrestrial frogs in the Triângulo Mineiro region, Cerrado biome, southeastern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 98(2), 181-188.
- Giménez, A. (2012). ¿Qué es un meta-análisis? y ¿cómo leerlo? *Biomedicina*, (1), 16–27.
- Gisbert, J. P. y Bonfill, X. (2004). ¿Cómo realizar, evaluar y utilizar revisiones sistemáticas y metaanálisis? *Gastroenterología y hepatología*, 27(3), 129-149.
- Grant, E. H., Miller, D. A., Schmidt, B. R., Adams, M. J., Amburgey, S. M., Chambert, T., ... y Walls, S. C. (2016). Quantitative evidence for the effects of multiple drivers on continental-scale amphibian declines, 1–9. <https://doi.org/10.1038/srep25625>
- Green, D. M. (2002). The ecology of extinction: Population fluctuation and decline in amphibians. *Biological Conservation*, 111(3), 331–343. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00302-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00302-6)
- Greenberg, D. A., Palen, W. J., Chan, K. C., Jetz, W. y Mooers, A. Ø. (2018). Evolutionarily distinct amphibians are disproportionately lost from human-modified ecosystems. *Ecology letters*, 21(10), 1530-1540.

- Gutierrez-Zuñiga, R.A. (2011) Impacto de los sistemas agroforestales con cacao (*Theobroma cacao*) en la conservación de herpetofauna de hojarasca, en un paisaje fragmentado del trópico húmedo de Panamá (Tesis de Maestría). CATIE, Costa Rica.
- Gutiérrez, D. (2018) Introductory Chapter: General Features of Reptiles and Amphibians. In *Reptiles and Amphibians*. IntechOpen. DOI: 10.5772/intechopen.76405
- Haddad, C. F. y Prado, C. P. (2005). Reproductive Modes in Frogs and Their Unexpected Diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience*, 55(3), 207. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0207:RMIFAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0207:RMIFAT]2.0.CO;2)
- Hartmann, M. T., Hartmann, P. A. y Haddad, C. F. (2010). Reproductive modes and fecundity of an assemblage of anuran amphibians in the Atlantic rainforest, Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 100(3), 207-215.
- Henle, K. (2018). A Global Database of Anomalies in Natural Populations, with an Illustration of Emerging Patterns Focussing on Countries of the Former Soviet Union. *KnE Life Sciences*, 4(3), 55-64.
- Hernández, J. M. y Ramos, M. S. (2018). Evaluación de servicios ecosistémicos de remoción en masa y erosión, en las cuencas Salitre y Teusacá, Área rural de Bogotá, Colombia. *Revista de Geografía (Recife)*, 35(3).
- Hernández-Ordóñez, O., Urbina-Cardona, N. y Martínez-Ramos, M. (2015). Recovery of Amphibian and Reptile Assemblages During Old-Field Succession of Tropical Rainforests. *Biotropica*, 47, 377-388.
- Höbel, G. (2000). Reproductive ecology of *Hyla rosenbergi* in Costa Rica. *Herpetologica*, 446-454.
- Holdridge, L. R. (1967). *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Hopkins, W. A. (2007). Amphibians as models for studying environmental change. *Iilar Journal*, 48(3), 270-277.
- Houlahan, J. E., Findlay, C. S., Schmidt, B. R., Meyer, D. R. y Kuzmin, S. L. (2000). Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature*, 404, 752–755.
- IUCN (2019). *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2018-2. <<http://www.iucnredlist.org>> downloaded 30 enero 2019.
- Jenkins, C. N., Pimm, S. L. y Joppa, L. N. (2013). Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(28), E2602–E2610. <https://doi.org/10.1073/pnas.1302251110>.

- Jetz, W. y Pyron, R. A. (2018). The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. *Nature Ecology and Evolution*, 2(5), 850–858. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0515-5>
- Jiménez, M., Chain, A. y Locatelli, B. (2010). Efectos del cambio climático en la distribución de zonas de vida en Centroamérica. *Recursos Naturales y Ambiente*, 59–60(59), 32–40 p.
- Joppa, L. N., Butchart, S. H., Hoffmann, M., Bachman, S. P., Akçakaya, H. R., Moat, J. F., ... y Hughes, A. (2016). Impact of alternative metrics on estimates of extent of occurrence for extinction risk assessment. *Conservation Biology*, 30(2), 362–370. <https://doi.org/10.1111/cobi.12591>
- Keck, F., Rimet, F., Bouchez, A. y Franc, A. (2016). phylosignal: an R package to measure, test, and explore the phylogenetic signal. *Ecology and Evolution*, 6(9), 2774-2780.
- Kiesecker, J. M., Blaustein, A. R. y Belden, L. K. (2001). Complex causes of amphibian population declines. *Nature*, 410(6829), 681–684. <https://doi.org/10.1038/35070552>
- Kiesecker, J. M. (2011). Global stressors and the global decline of amphibians: Tipping the stress immunocompetency axis. *Ecological Research*, 26(5), 897–908. <https://doi.org/10.1007/s11284-010-0702-6>.
- Knutson, M. G., Richardson, W. B., Reineke, D. M., Gray, B. R., Parmelee, J. R. y Weick, S. E. (2004). Agricultural ponds support amphibian populations. *Ecological Applications*, 14(3), 669-684.
- Kosch, T. A., Kim, M. y Jang, Y. (2017). Introduced bullfrogs are associated with increased *Batrachochytrium dendrobatidis* prevalence and reduced occurrence of Korean treefrogs, *PloS one*, 12(5), 1–14.
- Krügel, P. y Richter, S. (1995). *Syncope antenori* – a bromeliad breeding frog with free-swimming, nonfeeding tadpoles (Anura, Microhylidae). *Copeia* 1995: 955-963.
- Kurz, D.J., Nowakowski, A.J., Tingley, M.W., Donnelly, M.A. y Wilcove, D.S. (2014). Forest-land use complementarity modifies community structure of a tropical herpetofauna. *Biological Conservation*, 170, 246-255.
- Liberati, A., Altman, D.G., Tetzlaff, J., Mulrow, C., Gøtzsche, P.C., et al. (2009). The PRISMA Statement for Reporting Systematic Reviews and Meta-Analyses of Studies That Evaluate Health Care Interventions: Explanation and Elaboration. *PLoS Med* 6(7): e1000100. doi: 10.1371/journal.pmed.1000100

- Luz, M., Letelier, S., Manríquez, J. J. y Rada, G. (2005). MEDICINA BASADA EN EVIDENCIA Revisiones sistemáticas y metaanálisis: ¿son la mejor evidencia? *Rev Méd Chile*, 133, 246–249. <https://doi.org/10.4067/S0034-98872005000200015>
- Machado, I.F. y Maltchik, L. (2010). Can management practices in rice fields contribute to amphibian conservation in southern Brazilian wetlands? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 20, 39-46.
- Malhi, Y., Gardner, T. A., Goldsmith, G. R., Silman, M. R. y Zelazowski, P. (2014). Tropical Forests in the Anthropocene. *Ssrn*. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-030713-155141>
- Marsh, D. M. (2001). Fluctuations in amphibian populations: A meta-analysis. *Biological Conservation*, 101(3), 327–335. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00076-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00076-3)
- Mattoon, A. (2000). El declive de los anfibios. *Worldwatch Institute*, 23, 11-21.
- Marquez, M. D. (2002). Modelo setar aplicado a la volatilidad de la rentabilidad de las acciones: algoritmos para su identificación, 66–82.
- Menin, M., Waldez, F. y Lima, A. P. (2011). Effects of environmental and spatial factors on the distribution of anuran species with aquatic reproduction in central Amazonia. *The Herpetological Journal*, 21(4), 255-261.
- Molina, M. (2018). El todo es mayor que la suma de las partes. Revisión sistemática y metanálisis. *Revista Electrónica AnestesiaR*, 10(9), 4-4.
- Muths, E., Scherer, R. D. y Pilliod, D. S. (2011). Compensatory effects of recruitment and survival when amphibian populations are perturbed by disease. *Journal of Applied Ecology*, 48(4), 873-879.
- Murrieta-Galindo, R., López-Barrera, F., González-Romero, A. y Parra-Olea, G. (2013) Matrix and habitat quality in a montane cloud-forest landscape: amphibians in coffee plantations in central Veracruz, Mexico. *Wildlife Research*, 40, 25.
- Nowakowski, A. J., Thompson, M. E., Donnelly, M. A. y Todd, B. D. (2017). Amphibian sensitivity to habitat modification is associated with population trends and species traits. *Global Ecology and Biogeography*, 26(6), 700-712.
- Nowakowski, A. J., Frishkoff, L. O., Thompson, M. E., Smith, T. M. y Todd, B. D. (2018). Phylogenetic homogenization of amphibian assemblages in human-altered habitats across the globe, 1–9. <https://doi.org/10.1073/pnas.1714891115>
- Palacios-Rodriguez, L. J., Rengifo-Mosquera, J. T., Panesso, M. R. y Asprilla, Y. P. (2018). Riqueza y distribución de Hílicos (Hylidae: Anura) en zona de bosques pluvial tropical en el

departamento del Chocó, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencia Animal-RECIA*, 154-166.

Palma, S. y Delgado, M. (2007). Consideraciones prácticas acerca de la detección del sesgo de publicación. *Gaceta Sanitaria*, 20(Supl 3), 10–16. <https://doi.org/10.1157/13101085>

Pechmann, J. H., Scott, D. E., Semlitsch, R. D., Caldwell, J. P., Vitt, L. J. y Gibbons, J. W. (1991). Declining Amphibian Populations: The Problem of Separating Human Impacts from Natural Fluctuations. *Science*, 253(5022), 892–895. <https://doi.org/10.1126/science.253.5022.892>

Pérez-Almazán, C., Manríquez-Morán, N. L., Balderas-Plata, M., Antonio-Némiga, X. y López-Alcaide, S. (2017). Implicaciones de la precipitación sobre la evolución del tamaño corporal y distancia interaxilar en el complejo *Aspidoscelis gularis* (Squamata: Teiidae). *Revista de Biología Tropical*, 65(2), 725-733.

Perfecto, I. y Vandermeer, J. (2010). The agroecological matrix as alternative to the land-sparing/agriculture intensification model. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(13), 5786-5791.

Peterson, A. T., Navarro-Sigüenza, A. G. y Gordillo, A. (2018). Assumption-versus data-based approaches to summarizing species' ranges. *Conservation Biology*, 32(3), 568-575.

Piatti, L., Souza, F. L. y Filho, P. L. (2010). Anuran assemblage in a rice field agroecosystem in the Pantanal of central Brazil. *Journal of Natural History*, 44(19-20), 1215-1224.

Powers, R. P. y Jetz, W. (2015). Global habitat loss and extinction risk of terrestrial vertebrates under future land-use-change scenarios. *Nature Climate Change*. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0406-z>

Primack, R.B. 2010. *Essentials of Conservation Biology*. Fifth Edition. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Sunderland, USA. 601 pp.

QGIS Development Team, (2016). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <https://qgis.org>.

R Development Core Team (2008). *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>.

Revell, L. J., Harmon, L. J. y Collar, D. C. (2008). Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. *Systematic biology*, 57(4), 591-601.

Revell, L. J. (2012). phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol. Evol.* 3 217-223. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x

- Rivas, M., Rojas, E. y Madronich, S. (2008). Aumento del índice solar ultravioleta con la altura. *Ingeniare. Revista chilena de ingeniería*, 16(2), 383-388.
- Saldaña, R. (2014) Convergencia y señal filogenética: el caso de los sonidos de ecolocación en murciélagos. *Bol. Red. Latin. Cons. Murc.* 5 (3) 3-8
- Sánchez, D. A. (2010). Larval development and synapomorphies for species groups of *Hyloscirtus* Peters, 1882 (Anura: Hylidae: Cophomantini). *Copeia*, 2010(3), 351-363.
- Santoro, G. R. y Brandao, R. A. (2014). Reproductive modes, habitat use, and richness of anurans from Chapada dos Veadeiros, central Brazil. *North-Western Journal of Zoology*, 10(2).
- Savage, J. M. (2002). *The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas*. University of Chicago press.
- Shriar, A. J. (2000). Agricultural intensity and its measurement in frontier regions. *Agroforestry systems*, 49(3), 301-318.
- Shiels, A., Johnson, S. y Beard, K. (2017). Frogs (Coqui Frogs, Greenhouse Frogs, Cuban Tree Frogs, and Cane Toads). In *Ecology and Management of Terrestrial Vertebrate Invasive Species in the United States* (pp. 163-192). CRC Press.
- Song, X. P., Hansen, M. C., Stehman, S. V., Potapov, P. V., Tyukavina, A., Vermote, E. F. y Townshend, J. R. (2018). Global land change from 1982 to 2016. *Nature*, 560(7720), 639–643. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0411-9>
- Stuart, S.N., Chanson, J.S., Cox, N.A., Young, B.E., R. A. y Fischman, D.L. (2004). Status and Trends of Amphibian Declines and Extinctions Worldwide. *Science*, VOL 306(December), 1783–1786. <https://doi.org/10.1126 / science.1103538>
- Suganuma, M. S., & Durigan, G. (2015). Indicators of restoration success in riparian tropical forests using multiple reference ecosystems. *Restoration Ecology*, 23(3), 238–251. <https://doi.org/10.1111/rec.12168>
- Tapia, E. E., Coloma, L.A., Pazmiño-Otamendi, G. y Peñafiel, N. (2017). "Rediscovery of the nearly extinct longnose harlequin frog *Atelopus longirostris* (Bufonidae) in Junín, Imbabura, Ecuador." *Neotropical Biodiversity*, 3(1), 157-167.
- Venter, O., Sanderson, E. W., Magrath, A., Allan, J. R., Beher, J., Jones, K. R., ... y Watson, J. E. (2016). Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. *Nature Communications*, 7, 1–11. <https://doi.org/10.1038/ncomms12558>

- Viechtbauer, W. (2010). Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software*, 36(3), 1-48. URL: <http://www.jstatsoft.org/v36/i03/>
- Vilá, M., Bache, S., Hulme, P., Kenis, M., Kobelt, M., Nentwig, W. y Solarz, W. (2006). Impactos ecológicos de las invasiones de plantas y vertebrados terrestres en Europa. *Ecosistemas*, 15(2), 13–23.
- Wake, D. B. y Vredenburg, V. T. (2008). Are we in the midst of the sixth mass extinction ? A view from the world of amphibians, 105.
- West, J. (2018). Importance of Amphibians: A Synthesis of Their Environmental Functions, Benefits to Humans, and Need for Conservation.
- Whiles, M. R., Hall, R. O., Dodds, W. K., Verburg, P., Hury, A. D., Pringle, C. M., ... y Peterson, S. (2013). Disease-driven amphibian declines alter ecosystem processes in a tropical stream. *Ecosystems*, 16(1), 146-157.
- Whitfield, S. M., Lips, K. R. y Donnelly, M. A. (2016). Amphibian decline and conservation in Central America. *Copeia*, 104(2), 351-379.
- Whitworth, A., Pillco-huarcaya, R., Downie, R., Villacampa, J., Dominie, L. y Macleod, R. (2018). Long lasting impressions: After decades of regeneration rainforest biodiversity remains differentially affected following selective logging and clearance for agriculture. *Global Ecology and Conservation*, 13, e00375. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00375>
- Wickham. H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- WWF, (2018). *Living Planet Report – 2018: Aiming Higher*. Grooten M, Almond REA (Eds). WWF, Gland, Switserzeland.
- Yandi, B., Carlos, E., Gómez-Díaz, M. A., Gómez-Figueroa, A., Velásquez-Trujillo, D. A. y Bolívar-García, W. (2016). Amphibians Assemblage Present in a Tropical Dry Forest and in Production Systems, in Middle Magdalena Valley, Victoria and La Dorada, Caldas, Colombia. *Revista de Ciencias*, 20(2), 81-93.
- Young, H. S., McCauley, D. J., Galetti, M. y Dirzo, R. (2016). Patterns, Causes, and Consequences of Anthropocene Defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47(1), 333–358. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054142>
- Zimmermann, E. L. (1990). Behavioral signals and reproduction modes in the neotropical frog family Dendrobatidae. *Fortschritte der zoologie*, 38, 61-73.
- Zimmerman, B., & Simberloff, D. (1996). An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian forest. *Journal of biogeography*, 23(1), 27-46.

9. Anexos

Anexo 1. Lista de verificación PRISMA para reportar resultados del metaanálisis.

Sección	#	Elemento verificación	Reportado en página
Título			
Título	1	Identifica el reporte como una revisión sistemática, metaanálisis o ambas	No
Resumen			
Resumen estructurado	2	Provee un resumen estructurado incluido: antecedentes, objetivos, fuentes de datos, criterios de elegibilidad de los estudios, participantes, intervenciones, evaluación del estudio, métodos para la síntesis, síntesis de los métodos, resultados, limitantes, conclusiones e implicaciones de los resultados.	VII
Introducción			
Razón fundamental	3	Describe la razón fundamental de la revisión en el contexto sobre lo que se sabe del tema.	1
Objetivos	4	Provee una declaración explícita de la pregunta a ser respondida con referencias, para participantes, intervenciones, comparaciones, salidas y diseño de estudio.	8
Métodos			
Protocolo y registro	5	Indica si existe un protocolo de revisión, si puede ser accesado (e.g. dirección web) y si está disponible provee información de registro incluido el número de registro.	No

Criterios de elegibilidad	6	Especifica las características del estudio y las características del reporte usadas para la elegibilidad, dando razón fundamental.	16
Fuentes de información	7	Describe todas las fuentes de información (e.g., bases de datos con fechas, contacto con los autores del estudio para identificar estudios adicionales) en la búsqueda y fecha de la última búsqueda.	17
Búsqueda	8	Presenta la estrategia de búsqueda completa para al menos una base de datos, incluidos los límites usados para que así se replicable.	17
Selección de estudios	9	Condiciona el proceso de selección de estudios.	17
Proceso de recolección de datos	10	Describe el método de extracción de datos de los reportes y cualquier proceso obtenido y confirmando datos de otros investigadores.	17
Elementos de los datos	11	Enlista y define todas las variables para que los datos fueron buscados y cualquier suposición y simplificación hecha.	17
Riesgo de sesgo en los estudios individuales	12	Describe los métodos usados para evaluar el riesgo de sesgo de los estudios individuales (incluyendo como se hizo el sesgo de publicación) y como esta información es usada en cualquier síntesis de datos.	17
Medidas de resumen	13	Indica las principales medidas de resumen (e.g., ratio de riesgo, diferencia de la media).	No aplica
Síntesis de resultados	14	Describe los métodos de manipulación de los datos y combinación de los resultados de los diferentes estudios, incluidas las medidas de consistencia para cada metaanálisis.	21
Riesgo de sesgo entre estudios	15	Especifica cualquier evaluación de riesgo de sesgo que puede afectar la evidencia acumulada (e.g. sesgo de publicación, reporte selectivo con algunos estudios).	24

Análisis adicionales	16	Describe los métodos de análisis adicionales (e.g. análisis de sensibilidad de subgrupos, meta regresión) si se realizaron.	No aplica
Resultados			
Selección de estudios	17	Brinda el número de estudios revisados, evaluados para elegibilidad y los incluidos en la revisión, con razones para exclusión en cada estado, idealmente con un diagrama de flujo.	23
Características del estudio	18	Para cada estudio, presenta las características por las que los datos fueron extraídos y provee las citas.	21 y anexo 5
Riesgo de sesgo con estudios	19	Presenta los datos del riesgo de sesgo en cada estudio y si está disponible, cualquier evaluación de nivel de resultado.	24
Resultados de los estudios individuales	20	Para todos los resultados considerados presenta para cada estudio: resumen de datos para cada grupo y el efecto estimado y los intervalos de confianza idealmente en un gráfico de árbol.	26
Síntesis de resultados	21	Presenta los resultados de cada metaanálisis hecho, incluido los intervalos de confianza y las medidas de consistencia.	26 al 30
Riesgo de sesgo a través de estudios	22	Presenta los resultados de cualquier riesgo de sesgo a través de estudios.	No aplica
Análisis adicionales	23	Brinda los resultados de análisis adicionales en caso de que se hubiesen realizado.	No aplica
Discusión			
Resumen de evidencia	24	Resume los principales hallazgos incluido la robustez de la evidencia para cada resultado. Considera la relevancia de los grupos clave.	31

Limitaciones	25	Discute las limitaciones del estudio y los resultados y el nivel de revisión.	36
Conclusiones	26	Provee una interpretación general de los resultados en el contexto de otra evidencia, y las implicaciones para futuras investigaciones.	37
Fondos			
Fondos	27	Describe las fuentes de los fondos para la revisión sistemática y otro soporte, el papel de los financiadores en la revisión sistemática.	No aplica

Anexo 2: valores de AIC y pesos de las combinatorias de variables explicativas del declive de anuros en ambientes perturbados.

Modelo	AIC	Pesos	delta AIC
Hábitat Larval + Habitat convertido + Rango de distribución	422,6178	4,35E-01	0
Hábitat Larval + Habitat convertido + Modo reproductivo + Rango de distribución	423,4785	2,83E-01	1
Hábitat Larval + Habitat convertido + Ciclo de vida + Rango de distribución	424,5469	1,66E-01	1,9291
Hábitat Larval + Habitat convertido + Modo reproductivo + Ciclo de vida + Rango de distribución	425,4254	1,07E-01	2,8076
Hábitat Larval + Rango de distribución	432,4271	3,23E-03	10
Hábitat Larval + Modo reproductivo + Rango de distribución	433,7592	1,66E-03	11
Hábitat Larval + Ciclo de vida + Rango de distribución	434,2237	1,31E-03	11,6059
Hábitat Larval + Habitat convertido	435,1944	8,09E-04	12,5766
Hábitat Larval + Modo reproductivo + Ciclo de vida + Rango de distribución	435,7476	6,13E-04	13

Hábitat Larval + Habitat convertido + Modo reproductivo	436,7575	3,70E-04	14
Habitat convertido + Modo reproductivo + Ciclo de vida + Rango de distribución	437,1218	3,09E-04	14,504
Hábitat Larval + Habitat convertido + Ciclo de vida	437,1936	2,98E-04	14,5758
Hábitat Larval + Habitat convertido + Modo reproductivo + Ciclo de vida	438,6273	1,45E-04	16
Habitat convertido + Modo reproductivo + Rango de distribución	442,0277	2,65E-05	19
Hábitat Larval	443,9274	1,03E-05	21,3096
Habitat convertido + Ciclo de vida + Rango de distribución	444,6234	7,25E-06	22,0056
Hábitat Larval + Modo reproductivo	445,6843	4,27E-06	23
Hábitat Larval + Ciclo de vida	445,8886	3,85E-06	23
Hábitat Larval + Modo reproductivo + Ciclo de vida	447,6838	1,57E-06	25,066

Anexo 3: modos reproductivos encontrados en el presente estudio con su respectiva descripción.

Modo reproductivo (categoría de Haddad y Prado, 2005)	Descripción
1	Huevos y renacuajos exotróficos en aguas lénticas.
2	Huevos y renacuajos exotróficos en aguas lólicas.
3	Huevos y estadios larvales tempranos en cámaras subacuáticas construidas; renacuajos exotróficos en arroyos.
4	Huevos y estadios larvales tempranos en cuencas naturales o construidas; subsecuente a la inundación, renacuajos exotróficos en estanques o arroyos.
5	Huevos y etapas larvales tempranas en nidos subterráneos construidos; subsecuente a la inundación, renacuajos exotróficos en estanques o arroyos.

6	Huevos y renacuajos exotróficos, en agua de hoyos de árboles o plantas aéreas.
8	Huevos y renacuajos endotróficos en agua en hoyos de árboles o plantas aéreas.
10	Nido de burbujas flotando en el estanque; renacuajos exotróficos en estanques.
11	Nido de espuma flotando en el estanque; renacuajos exotróficos en estanques.
12	Nido de espuma flotando en aguas lóaticas; renacuajos exotróficos en arroyos.
13	Nido de espuma flotando en el agua acumulada en cuencas construidas; renacuajos exotróficos en estanques.
17	Huevos y renacuajos tempranos en nidos excavados; Posterior a la inundación, renacuajos exotróficos en estanques o arroyos.
19	Huevos en rocas húmedas, en grietas de roca o en raíces de árboles sobre el agua; Renacuajos semi-terrestres exotróficos que viven en rocas y grietas de rocas en una película de agua o en la interfaz agua-tierra.
20	Huevos que se incuban en renacuajos exotróficos que son llevados al agua por adultos.
23	Desarrollo directo de huevos terrestres.
24	Huevos que se incuban en renacuajos exotróficos que caen en agua lénticas.
25	Huevos que se incuban en renacuajos exotróficos que caen en agua lóaticos.
26	Huevos que se incuban en renacuajos exotróficos que se desarrollan en cavidades llenas de agua en los árboles.
27	Huevos que eclosionan en ranas. pero los huevos no son puestos en el suelo.
28	Nido de espuma en el suelo del bosque húmedo; subsecuente a la inundación, renacuajos exotróficos en estanques.
29	Nido de espuma con huevos y etapas larvales tempranas en cuencas; subsecuente a la inundación, renacuajos exotróficos en estanques o arroyos.
30	Nido de espuma con huevos y etapas larvales tempranas en nidos subterráneos construidos; subsecuente a la inundación, renacuajos

	exotróficos en estanques
32	Nido de espuma en cámaras subterráneas construidas; Los renacuajos endotróficos completan el desarrollo en nidos.
36	Huevos en dorso o en bolsa dorsal de hembra; renacuajos endotróficos en bromelias o bambú

Anexo 4: valores de Q y D para las variables de ciclo de vida, hábitat de la larva y tipo de perturbación (complemento para los gráficos de árbol).

Modo reproductivo	QE = 88310.9307 (GI = 714), p-val < .0001	QM= 1186.5271 (GI = 28), p-val < .0001
	variables	estimado
	Modo 1	0.5296
	Modo 1 y 2	0.4427
	Modo 1 y 4	0.8750
	Modo 2	0.1965
	Modo 2 y 4	0.0625
	Modo 3	0.1740
	Modo 4	0.3735
	Modo 5	0.5285
	Modo 6	0.2353
	Modo 8	0.1443
	Modo 10	0.3281
	Modo 11	0.6458
	Modo 11 y 28	0.3333
	Modo 12	0.8750
	Modo 13	0.3139
	Modo 17	0.7050
	Modo 19	0.0748

	Modo 20	0.2719
	Modo 23	0.2927
	Modo 24	0.4866
	Modo 24 y 25	0.1437
	Modo 25	0.3784
	Modo 26	0.2500
	Modo 27	0.1848
	Modo 29	0.8641
	Modo 30	0.5382
	Modo 32	0.1392
	Modo 36	0.1667
Rango de distribución	QE= 180781.8554 (G1 = 741), p-val < .0001	
	variable	estimado
	rango de distribución	0.0
Ciclo de vida	QE= 150809.9418 (G1 = 738), p-val < .0001	QM= 2130.0641 (G1 = 4), p-val < .0001
	variable	estimado
	Tipo a	0.7079
	Tipo ab	0.9252
	Tipo b	0.5609
	Tipo c	0.4990
Hábitat de la larva	QE= 102665.4530 (G1 = 736), p-val < .0001	QM= 17926.0488 (G1 = 4), p-val < .0001
	variable	estimado
	Acuaticogeneralista	0.3008
	Lentico	0.5287
	Lotico	0.5587
	Terrestre	0.0129

Hábitat perturbado	QE= 128721.3026 (G1 = 733), p-val < .0001	QM= 2075.9234 (G1 = 9), p-val < .0001
	variable	estimado
	Agrícola	0.6343
	Bos. corta selectiva	0.3339
	Bos. fragmentado	0.4582
	Bos. secundario	0.2511
	Claros	0.5709
	Cultivo	0.6372
	Pastizal	0.5945
	Potrero	0.5422
	Silvopastoril	0.7461

Anexo 5: Bibliografía empleada para realizar la matriz de datos.

- Almeida-Gomes, M. y Rocha, C.F.D. (2015). Habitat Loss Reduces the Diversity of Frog Reproductive Modes in an Atlantic Forest Fragmented Landscape. *Biotropica*, 47, 113- 118.
- AmphibiaWeb. (2019.) <<http://amphibiaweb.org>> University of California, Berkeley, CA, USA. Accessed 8 Apr 2019.
- Arroyo, S. B., Jerez, A., y Ramírez-Pinilla, M. P. (2003). Anuros de un bosque de niebla de la Cordillera Oriental de Colombia. *Caldasia*. 25:153-167.
- Austin, J. D., Loughheed, S. C., Neidrauer, L., Chek, A. A., y Boag, P. T. (2002). Cryptic lineages in a small frog: the post-glacial history of the spring peeper, *Pseudacris crucifer* (Anura: Hylidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25(2), 316-329.
- de Almeida Prado, C. P., Uetanabaro, M. y Lopes, F. S. (2000). Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *L. podicipinus* in the Pantanal, Brazil. *Journal of Herpetology*, 135-139.
- Arévalo, Y. (2015). Descripción cualitativa y aproximación bibliográfica del impacto antrópico generado a las preferencias de microhábitat de un ensamblaje de anuros en tres hábitats del jardín botánico de Villavicencio (Meta), durante el periodo de lluvias.

- Becerra, I. (2011). Ensamblaje de anuros en tres hábitats correspondientes a bosque, potrero y rural en el Parque Agroecológico Merecure, Villavicencio, Meta (tesis de pregrado, Facultad de Ciencias).
- Bennett, S.H., Gibbons, J.W. y Glanville, J. (1980). Terrestrial Activity, Abundance and Diversity of Amphibians in Differently Managed Forest Types. *American Midland Naturalist*, 103, 412-416.
- Bernal, M. H., y Lynch, J. D. (2013). Thermal tolerance in anuran embryos with different reproductive modes: relationship to altitude. *The Scientific World Journal*, 2013.
- Bernal-González, V. A. (2014). Respuesta de los ensamblajes de anfibios y reptiles a los cambios en la cobertura del suelo, en localidades del departamento del Cesar-Colombia (tesis doctoral, Universidad Nacional de Colombia).
- Bernarde, P.S. y Macedo, L.C. (2008) Impacto do desmatamento e formação de pastagens sobre a anurofauna de serapilheira em Rondônia. *Iheringia*, 98, 454-459.
- Bitar, Y. O., Cardoso Pinheiro, L., Abe, P. S. y Santos-Costa, M. C. (2012). Santos-Costa. Species composition and reproductive modes of anurans from a transitional Amazonian forest, Brazil. *Zoologia*, 29(1).
- Cabrera-Guzmán, E. y Reynoso, V. H. (2012). Amphibian and reptile communities of rainforest fragments: minimum patch size to support high richness and abundance. *Biodiversity and Conservation*, 21(12), 3243-3265.
- Cáceres, S. y Urbina, J. N. (2009). Ensamblajes de anuros de sistemas productivos y bosques en el piedemonte llanero, departamento del Meta, Colombia. *Caldasia*, 31(1).
- Caldwell, J. P. (1986). Selection of egg deposition sites: a seasonal shift in the southern leopard frog, *Rana sphenoccephala*. *Copeia*, 1986(1), 249-253.
- Campbell, J. A. y Clarke, B. T. (1998). A review of frogs of the genus *Otophryne* (Microhylidae) with the description of a new species. *Herpetologica*, 301-317.
- Cortés-Suárez, J. E. (2009). Requerimientos de hábitat en un ensamblaje de anuros en dos tipos de cobertura, en el municipio de Villa de Leyva (Departamento de Boyacá) (tesis de pregrado, Facultad de Ciencias).
- Cruz-Elizalde, R., Berriozabal-Islas, C., Hernandez-Salinas, U., Martínez-Morales, M. A. y Ramirez-Bautista, A. (2016). Amphibian species richness and diversity in a modified tropical environment of central Mexico. *Tropical Ecology*, 57(3), 407-417.

- da Cunha-Bitar, Y.O., Juen, L., Pinheiro, L.C. y Santos-Costa, M.C. (2015). Anuran Beta Diversity in a Mosaic Anthropogenic Landscape in Transitional Amazon. *Journal of Herpetology*, 49, 75-82.
- da Silva, W. R. y Giaretta, A. A. (2009). On the natural history of *Leptodactylus sypfax* with comments on the evolution of reproductive features in the *L. pentadactylus* species group (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Natural History*, 43(3-4), 191-203.
- Dent, J. N. (1956). Observations on the life history and development of *Leptodactylus albilabris*. *Copeia*, 1956(4), 207-210.
- Duellman, W. E. (1970). *Hylid frogs of Middle America*. 2nd ed. Society for the Study of Amphibians and Reptiles.
- Frost, D. (2019). *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 6.0 (Date of access). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Giaretta, A. A., Menin, M., Facure, K. G., Kokubum, M. N. y Oliveira Filho, J. C. (2008). Species richness, relative abundance, and habitat of reproduction of terrestrial frogs in the Triângulo Mineiro region, Cerrado biome, southeastern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 98(2), 181-188.
- Haddad, C. F. y Prado, C. P. (2005). Reproductive Modes in Frogs and Their Unexpected Diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience*, 55(3), 207. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0207:RMIFAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0207:RMIFAT]2.0.CO;2)
- Hartmann, M. T., Hartmann, P. A. y Haddad, C. F. (2010). Reproductive modes and fecundity of an assemblage of anuran amphibians in the Atlantic rainforest, Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 100(3), 207-215.
- Höbel, G. (2000). Reproductive ecology of *Hyla rosenbergi* in Costa Rica. *Herpetologica*, 446-454.
- IUCN (2019). *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2018-2. <<http://www.iucnredlist.org>> downloaded 30 enero 2019.
- Da Rocha, M., Ribeiro, C., Garcez., R. (2016). Riqueza y abundancia de anuros (anfibia) en zonas de pasturas y bosque secundario cerca de Porto Velho (Rodondia, Brasil). *Rev colombiana Cienc Anim*, 8(1): 7-13.
- Oliveira, S. H. (2004). *Diversidade de anuros de serapilheira em fragmentos de Floresta Atlântica e plantios de Eucalyptus saligna no município de Pilar do Sul, SP* (tesis doctoral, Universidade de São Paulo).

- de Sá, R. O., Grant, T., Camargo, A., Heyer, W. R., Ponssa, M. L. y Stanley, E. (2014). Systematics of the neotropical genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): phylogeny, the relevance of non-molecular evidence, and species accounts. *South American Journal of Herpetology*, 9(s1).
- Díaz-García, J. M., Pineda, E., López-Barrera, F. y Moreno, C. E. (2017). Amphibian species and functional diversity as indicators of restoration success in tropical montane forest. *Biodiversity and conservation*, 26(11), 2569-2589.
- Dixo, M. y Metzger, J.P. (2010). The matrix-tolerance hypothesis: an empirical test with frogs in the Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, 19, 3059-3071.
- Duarte-Marín, S., González-Acosta, C. y Vargas-Salinas, F. (2018). Estructura y composición de ensamblajes de anfibios en tres tipos de hábitat en el Parque Nacional Natural Selva de Florencia, Cordillera Central de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 42(163), 227-236.
- Enge, K.M. y Marion, W.R. (1986). Effects of clearcutting and site preparation on herpetofauna of a north Florida flatwoods. *Forest Ecology and Management*, 14, 177-192.
- Folt, B. y Reider, K.E. (2013). Leaf-litter herpetofaunal richness, abundance, and community assembly in mono-dominant plantations and primary forest of northeastern Costa Rica. *Biodiversity and Conservation*, 22, 2057-2070.
- Furlani, D., Francesco Ficetola, G., Colombo, G., Ugurlucan, M. y De Bernardi, F. (2009). Deforestation and the structure of frog communities in the Humedale Terraba-Sierpe, Costa Rica. *Zoological Science*, 26, 197-202.
- Gangenova, E., Zurita, G. A. y Marangoni, F. (2018). Changes to anuran diversity following forest replacement by tree plantations in the southern Atlantic forest of Argentina. *Forest ecology and management*, 424, 529-535.
- Gardner, T.A., Fitzherbert, E.B., Drewes, R.C., Howell, K.M. y Caro, T. (2007). Spatial and temporal patterns of abundance and diversity of an East African leaf litter amphibian fauna. *Biotropica*, 39, 105-113.
- Germano, J.M., Sander, J.M., Henderson, R.W. y Powell, R. (2003). Herpetofaunal communities in Grenada: a comparison of altered sites, with an annotated checklist of Grenadian amphibians and reptiles. *Caribbean Journal of Science*, 39, 68-76.
- González-Garzón, D. C. (2010). Ensamblaje de anfibios y su relación con variables del microhábitat en un gradiente potrero-borde-interior de bosque en la Reserva Forestal San José en la

Laguna Protectora y Productora de Pedro Palo (Tena, Cundinamarca) (tesis de pregrado, Facultad de Ciencias).

- Gray, M.J., Smith, L.M. y Brenes, R. (2004). Effects of agricultural cultivation on demographics of Southern High Plains amphibians. *Conservation Biology*, 18, 1368-1377.
- Gutierrez-Zuñiga, R.A. (2011). Impacto de los sistemas agroforestales con cacao (*Theobroma cacao*) en la conservación de herpetofauna de hojarasca, en un paisaje fragmentado del trópico húmedo de Panamá. CATIE, Costa Rica.
- Gutiérrez-Lamus, D. L., Serrano, V. H. y Ramírez-Pinilla, M. P. (2004). Composición y abundancia de anuros en dos tipos de bosque (natural y cultivado) en la cordillera oriental colombiana/ Composition and abundance of Anura in two forest types (natural and planted) in the Eastern Cordillera of Colombia. *Caldasia*, 245-264.
- Hernández-Ordóñez, O., Urbina-Cardona, N. y Martínez-Ramos, M. (2015). Recovery of Amphibian and Reptile Assemblages During Old-Field Succession of Tropical Rain Forests. *Biotropica*, 47, 377-388.
- Herrera-Montes, A. y Brokaw, N. (2010). Conservation value of tropical secondary forest: A herpetofaunal perspective. *Biological Conservation*, 143, 1414-1422.
- Isaacs-Cubides, P.J. y Urbina-Cardona, J.N. (2011). Anthropogenic Disturbance and Edge Effects on Anuran Assemblages Inhabiting Cloud Forest Fragments in Colombia. *Natureza & Conservação*, 9, 39-46.
- Jongsma, G.F., Hedley, R.W., Durães, R. y Karubian, J. (2014). Amphibian Diversity and Species Composition in Relation to Habitat Type and Alteration in the Mache-Chindul Reserve, Northwest Ecuador. *Herpetologica*, 70, 34-46.
- Krügel, P. y Richter, S. (1995). *Syncope antenori* – a bromeliad breeding frog with free-swimming, nonfeeding tadpoles (Anura, Microhylidae). *Copeia* 1995: 955-963
- Kurz, D.J., Nowakowski, A.J., Tingley, M.W., Donnelly, M.A. y Wilcove, D.S. (2014). Forest-land use complementarity modifies community structure of a tropical herpetofauna. *Biological Conservation*, 170, 246-255.
- Lopes, P. C., Marques, T. S., Martin, P. S., Gheler-Costa, C. y Verdade, L. M. (2016). 14. Patterns of Leaf-litter Amphibian Diversity in a Silvicultural Landscape of Southeastern Brazil. In *Biodiversity in Agricultural Landscapes of Southeastern Brazil*(pp. 226-242). *Sciend Migration*.

- Machado, I.F. y Maltchik, L. (2010). Can management practices in rice fields contribute to amphibian conservation in southern Brazilian wetlands? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 20, 39-46.
- Medina-Rangel, G. F. y López-Perilla, Y. R. (2014). Diversidad de anfibios y reptiles en la alta montaña del suroriente de la sabana de Bogotá, Colombia. *Herpetotropicos*, 10, 17-30.
- Menin, M., Waldez, F. y Lima, A. P. (2011). Effects of environmental and spatial factors on the distribution of anuran species with aquatic reproduction in central Amazonia. *The Herpetological Journal*, 21(4), 255-261.
- Mitchell, J.C., Rinehart, S.C., Pagels, J.F., Buhlmann, K.A. y Pague, C.A. (1997). Factors influencing amphibian and small mammal assemblages in central Appalachian forests. *Forest Ecology and Management*, 96, 65-76.
- Murrieta-Galindo, R., López-Barrera, F., González-Romero, A. y Parra-Olea, G. (2013). Matrix and habitat quality in a montane cloud-forest landscape: amphibians in coffee plantations in central Veracruz, Mexico. *Wildlife Research*, 40, 25.
- Orozco, L., Molinares, B., Soto, G., Deheuvels, O., Rojas, J., López, A. y Vásquez, F. (2015). Diversidad de herpetofauna (anfibios y reptiles) en cacaotales y fragmentos de bosque en Waslala, Nicaragua. *Revista Agroforestería Neotropical*, 1(5).
- Palacios-Rodríguez, L. J., Rengifo-Mosquera, J. T., Panesso, M. R. y Asprilla, Y. P. (2018). Riqueza y distribución de Hílidos (Hylidae: Anura) en zona de bosques pluvial tropical en el departamento del Chocó, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencia Animal-RECIA*, 154-166.
- Patrick, D.A., Hunter, M.L. y Calhoun, A.J. (2006). Effects of experimental forestry treatments on a Maine amphibian community. *Forest Ecology and Management*, 234, 323-332.
- Perison, D., Phelps, J., Pavel, C. y Kellison, R. (1997). The effects of timber harvest in a South Carolina blackwater bottomland. *Forest Ecology and Management*, 90, 171-185.
- Piatti, L., Souza, F. L. y Filho, P. L. (2010). Anuran assemblage in a rice field agroecosystem in the Pantanal of central Brazil. *Journal of Natural History*, 44(19-20), 1215-1224.
- Pineda, E. y Halffter, G. (2004). Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation*, 117, 499-508.
- Pineda, E., Moreno, C., Escobar, F. y Halffter, G. (2005). Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, 19, 400-410.

- Popescu, V.D., Patrick, D.A., Hunter, M.L. y Calhoun, A.J. (2012). The role of forest harvesting and subsequent vegetative regrowth in determining patterns of amphibian habitat use. *Forest Ecology and Management*, 270, 163-174.
- Quiroga, G.S. (2009). Contribución al conocimiento del paisaje de cacaotales, como hábitat para el mantenimiento de la diversidad de herpetofauna en Talamanca, Costa Rica. CATIE, Costa Rica
- Rodriguez-Mendoza, C. y Pineda, E. (2010). Importance of riparian remnants for frog species diversity in a highly fragmented rainforest. *Biology Letters*, 6, 781-784.
- Roth-Monzón, A. J., Mendoza-Hernández, A. A. y Flores-Villela, O. (2018). Amphibian and reptile biodiversity in the semi-arid region of the municipality of Nopala de Villagrán, Hidalgo, Mexico. *PeerJ*, 6, e4202.
- Gallegos, G. V. (2015). Respuesta de anfibios y reptiles a los cambios en la estructura espacial del hábitat en la selva Lacandona, Chiapas (tesis doctoral, Instituto de Biología).
- Saccol, S. D., Bolzan, A. M. y dos Santos, T. G. (2017). In the Shadow of Trees: Does Eucalyptus Afforestation Reduce Herpetofaunal Diversity in Southern Brazil?. *South american journal of herpetology*, 12(1), 42-57.
- Santoro, G. R. y Brandao, R. A. (2014). Reproductive modes, habitat use, and richness of anurans from Chapada dos Veadeiros, central Brazil. *North-Western Journal of Zoology*, 10(2).
- Santos-Barrera, G. y Urbina-Cardona, J.N. (2011). The role of the matrix-edge dynamics of amphibian conservation in tropical montane fragmented landscapes. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 679-687.
- Schivo, F. M. (2015). Modelos de respuestas de anfibios frente a cambios ambientales en humedales de Corrientes.
- Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J., Mendoza, E., López-Toledo, L., Lara-Urbe, N., Márquez-Camargo, C., Paz-Gutiérrez, J.G. y Rangel-Orozco, J.D. (2015). High resilience of herpetofaunal communities in a human-modified tropical dry forest landscape in western Mexico. *Tropical Conservation Science*, 8, 396-423.
- Toral, E., Feinsinger, P. y Crump, M.L. (2002). Frogs and a Cloud-Forest Edge in Ecuador. *Conservation Biology*, 16, 735-744.
- Urbina-Cardona, J.N., Olivares-Pérez, M. y Reynoso, V.H. (2006). Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture–edge–interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 132, 61-75.

- Vargas, F., y Bolaños, M. E. (1999). Anfibios y reptiles presentes en hábitats perturbados de selva lluviosa tropical en el bajo Anchicayá, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23, 499-511.
- Vargas-Salinas, F. y Aponte-Gutiérrez, A. (2016). Diversidad y recambio de especies de anfibios y reptiles entre coberturas vegetales en una localidad del valle del Magdalena medio, departamento de Antioquia, Colombia. *Biota Colombiana*, 17(2).
- Vonesh, J.R. (2001). Patterns of Richness and Abundance in a Tropical African Leaf-litter Herpetofauna. *Biotropica*, 33, 502-510.
- Whiles, M. R., Hall, R. O., Dodds, W. K., Verburg, P., Huryn, A. D., Pringle, C. M., ... y Peterson, S. (2013). Disease-driven amphibian declines alter ecosystem processes in a tropical stream. *Ecosystems*, 16(1), 146-157.
- Whitworth, A., Pillco-huarcaya, R., Downie, R., Villacampa, J., Dominie, L., & Macleod, R. (2018). Long lasting impressions: After decades of regeneration rainforest biodiversity remains differentially affected following selective logging and clearance for agriculture. *Global Ecology and Conservation*, 13, e00375. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00375>
- Yandi, B., Carlos, E., Gómez Díaz, M. A., Gómez Figueroa, A., Velásquez Trujillo, D. A. y Bolívar García, W. (2016). Amphibians Assemblage Present in a Tropical Dry Forest and in Production Systems, in Middle Magdalena Valley, Victoria and La Dorada, Caldas, Colombia. *Revista de Ciencias*, 20(2), 81-93
- Zimmerman, B. y Simberloff, D. (1996). An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian forest. *Journal of biogeography*, 23(1), 27-46.