



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
ECOLOGÍA

Respuesta de anfibios y reptiles a los cambios en la
estructura espacial del hábitat en la selva Lacandona,
Chiapas

TESIS

Que para optar por el grado de :
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Presenta:
Giovanni Vicente Russildi Gallegos

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:
Dr. Víctor Arroyo Rodríguez
Centro de Investigaciones en Ecosistemas

COMITÉ TUTOR:
Dr. Eduardo Octavio Pineda Arredondo
Posgrado en ciencias biológicas
Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales
Instituto de Biología, UNAM

MÉXICO, D.F. Enero 2015



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
ECOLOGÍA

Respuesta de anfibios y reptiles a los cambios en la
estructura espacial del hábitat en la selva Lacandona,
Chiapas

TESIS

Que para optar por el grado de :
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Presenta:
Giovanni Vicente Russildi Gallegos

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:
Dr. Víctor Arroyo Rodríguez
Centro de Investigaciones en Ecosistemas

COMITÉ TUTOR:
Dr. Eduardo Octavio Pineda Arredondo
Posgrado en ciencias biológicas
Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales
Instituto de Biología, UNAM

MÉXICO, D.F. Enero 2015



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente.-

Por medio de la presente, me permito informar a usted, que en reunión ordinaria del Subcomité por Campo de Conocimiento de (Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas) del Posgrado en Ciencias Biológicas, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de Maestro en Ciencias Biológicas del alumno **Giovanni Vicente Russildi Gallegos** con número de cuenta **512015525** con la tesis titulada: **"Respuesta de anfibios y reptiles a los cambios en la estructura espacial del hábitat en la selva Lacandona, Chiapas"** bajo la dirección del **Dr. Víctor Arroyo Rodríguez**, Tutor principal:

Presidente: Dr. Miguel Martínez Ramos
Vocal: Dra. Ellen Andresen
Secretario: Dr. Eduardo Pineda Arredondo
Suplente: Dr. Federico Escobar Sarria
Suplente: Dr. José Jaime Zúñiga Vega

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 07 de enero de 2015

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por darme una valiosa formación académica así como la posibilidad de seguir creciendo como profesional.

A CONACyT por el apoyo económico, sin el cual no habría sido posible la realización de mis estudios de maestría.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, DGAPA, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM (proyectos IA-203111 e IB-200812) y al Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, por haber financiado este proyecto.

El Scott Neotropical Fund (Cleveland Metroparks Zoo) también me proporcionó un apoyo financiero muy valioso en el año 2012.

Al Dr. Víctor Arroyo Rodríguez, mi director de tesis, por su apoyo, su dirección y reflexiones a lo largo de este proceso. Vic!! Muchísimas gracias por tu paciencia a lo largo de mi aprendizaje con la escritura.

Al comité tutorial, Dr. Eduardo Pineda Arredondo y el Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales por su apoyo y colaboración a lo largo de este proceso, y por las críticas y sugerencias que ayudaron a mejorar este manuscrito.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi gran compañera de aventura, Emilia Carrara tu apoyo y compañía me sirvió muchísimo para poder cumplir y disfrutar de mi trabajo, tu presencia en mi vida me hizo madurar mucho tanto en el sentido profesional como en el sentido personal.

A mi maestro Omar Hernández Ordoñez, por haberme abierto las puertas al mundo de los anfibios y reptiles y por las enseñanzas con respecto al muestreo y las sugerencias bibliográficas.

A mis compañeros de laboratorio. Adriana, Alex, Miriam, Karina, Hilda, Carolina, al Negro por todos los momentos compartidos durante el trabajo de campo y en el laboratorio. Compartimos tanto sudor y estrés, como fiestas y risas, que en lo particular, me ayudaron mucho a disfrutar mi tesis de maestría.

Un agradecimiento muy especial a las personas de Loma Bonita, Chiapas. A Audón, Marta, Gil, Jorge, José, Mary, Hiromi, Jeny y Yuni, por hacernos parte de sus familias y su vida durante nuestra estancia. Y de manera especial a mis compañeros de trabajo de campo: Miguel Antonio y Fermín Jamangape. También quiero agradecer a Natura y Ecosistemas Mexicanos, por todo su apoyo cuando trabajé en la Estación Chajúl.

DEDICATORIA

A mi familia, incluyendo a mis abuelitos, tíos, primos y amigos quienes han sido una parte fundamental de mi formación, inculcándome los principios que ahora sostengo. En particular, agradezco a mis papás Flora y Giovanni y a mis hermanos Florencia y Maurizio, quienes siempre han sido mi refugio cuando debo de recuperarme, mi bastón cuando debo sostenerme y mi catapulta cuando debo impulsarme.

ÍNDICE

Resumen.....	I
Abstract.....	II
1. Introducción.....	1
2. Objetivos.....	4
2.1. General.....	4
2.2. Particulares.....	4
3. Hipótesis.....	5
4. Antecedentes.....	6
4.1. Impacto de la estructura del paisaje sobre la biodiversidad: algunos retos.....	6
4.2. Impacto de la estructura del paisaje sobre la biodiversidad: algunas evidencias.....	8
4.3. Respuesta de anfibios y reptiles a los cambios espaciales del hábitat.....	12
4.4. Anfibios y reptiles en la selva Lacandona, Chiapas.....	15
5. Métodos.....	17
5.1. Área de estudio.....	17
5.2. Diseño experimental.....	18
5.3. Evaluación de la estructura del paisaje.....	19
5.4. Muestreo de anfibios y reptiles.....	21
5.5. Análisis de datos.....	22
6. Resultados.....	26
6.1. Respuesta de los anfibios a los atributos del fragmento y del paisaje	34

7. Discusión.....	39
7.1. Los anfibios: ¿Son realmente poco sensibles a los cambios en el hábitat?.....	40
7.2. Respuesta de reptiles a los cambios en la estructura espacial del hábitat.....	43
8. Conclusión.....	45
9. Literatura citada.....	48

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1. Localización del área de estudio en la selva Lacandona, Chiapas. Se muestra la ubicación de los nueve paisajes fragmentados en la región de Marqués de Comillas y tres áreas control dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas. El patrón espacial de los paisajes fue descrito considerando un área de 100 ha alrededor de cada uno de los sitios de estudio. En la parte superior derecha se muestra un ejemplo de la composición y configuración espacial de uno de los paisajes (mapa modificado de Garmendía et al., 2013).

Figura 2. Número de individuos (transformado a logaritmo) de las familias de anfibios y reptiles colectadas en fragmentos ordenados por tamaño, tres pequeños (2.8-20.3 ha), tres fragmentos medianos (20.6-33.4 ha), tres fragmentos grandes (37.8-91.9 ha) y tres sitios control (Reserva de la Biosfera Montes Azules) en la selva Lacandona, Chiapas. Las tres familias de anfibios con mayor número de individuos fueron Eleutherodactylidae (Ele), Hylidae (Hyl), Ranidae (Ran), Centrolenidae (Cen), Plethodontidae (Ple) y Craugastoridae (Cra). Las tres familias de reptiles con mayor número de individuos fueron Polichrotidae (Pol), Corytophanidae (Cor), Teiidae (Tei), Sincidae (Sin) y Colubridae (Col).

Figura 3. Número de individuos (transformado a logaritmo) de las especies de anfibios y reptiles colectadas en fragmentos ordenados por tamaño, tres pequeños (2.8-20.3 ha), tres fragmentos medianos (20.6-33.4 ha), tres fragmentos grandes (37.8-91.9 ha) y tres sitios control (Reserva de la Biosfera Montes Azules) en la selva Lacandona, Chiapas. Las especies de anfibios con mayor número de individuos fueron *Eleutherodactylus leprus* (Ele), *Smilisca baudinii* (Sba), *Hyalinobatrachium fleischmanni* (Hfl), y *Bolitoglossa rufecens* (Bru). Las especies de reptiles con mayor número de individuos fueron *Anolis uniformis* (Aun), *Anolis lemurinus* (Ale), *Corytophanes cristatus* (Ccr), *Basiliscus vittatus* (Bvi), *Holcosus festivus* (Hfe), *Scincella cherriei* (Sch) y *Anolis capito* (Aca).

Figura 4. Relación entre diferentes atributos de la comunidad de anfibios y las características espaciales del fragmento (a-e) y del paisaje (f-j). Los atributos de la comunidad incluyen el número de individuos, la riqueza de especies (0D), el exponencial de Shannon (1D), el inverso de Simpson (2D) y la equitatividad de la comunidad. Estos fueron medidos en 9 fragmentos y 3 sitios control dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, selva Lacandona, Chiapas. Los atributos espaciales a escala de fragmento incluyen la forma (F), el tamaño (TF) y la distancia media de los individuos muestreados al cuerpo de agua más cercano (DCA). Los atributos a escala del paisaje incluyen el porcentaje de bosque maduro en el paisaje (BM), el porcentaje de la matriz compuesta por pastizales (P) y el número efectivo de fragmentados (EN). En gris se muestra la suma de los pesos de Akaike (W_i) para cada atributo espacial considerando todos los modelos en los que fue incluido dicho atributo y que, en conjunto, presentaron una suma de Akaike ($\sum W_i$) > 0.95. En negro se muestra la suma de los pesos de Akaike para los atributos que aparecieron en los modelos que tuvieron un $\Delta(q)AICc < 2$. El signo de cada atributo indica la dirección de la asociación que tiene con cada variable de respuesta. Finalmente, se indica también el porcentaje de devianza explicado por el modelo completo en relación al modelo nulo (i.e., modelo que sólo presentaba el intercepto).

Figura 5. Relación entre diferentes atributos de la comunidad de reptiles y las características espaciales del fragmento (a-e) y del paisaje (f-j). Los atributos de la comunidad incluyen el número de individuos, la riqueza de especies (0D), el exponencial de Shannon (1D), el inverso de Simpson (2D) y la equitatividad de la comunidad. Estos fueron medidos en 9 sitios fragmentados y 3 sitios control dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, selva Lacandona, Chiapas. Los atributos espaciales a escala de fragmento incluyen la forma (F), el tamaño (TF) y la distancia media de los individuos muestreados al cuerpo de agua más cercano (DCA). Los atributos a escala del paisaje incluyen el porcentaje de bosque maduro en el paisaje (BM), el porcentaje de la matriz compuesta por pastizales (P) y el número efectivo de fragmentados (EN). En gris se muestra la suma de los pesos de Akaike (Σw_i) para cada atributo espacial considerando el set de modelos con $\Sigma w_i > 0.95$. En negro se muestra la suma de los pesos de Akaike para el set de modelos con $\Delta(q)AICc < 2$. El signo de cada atributo indica la dirección de la asociación que tiene con cada variable de respuesta. También se indica el porcentaje de devianza explicado por el modelo completo en relación al modelo nulo (ver detalles en Métodos).

Tabla 1. Número total de especies (S), individuos (N), singletons (f_1 , especies representadas por un solo individuo) y doubletons (f_2 , especies representadas por dos individuos) de anfibios y reptiles en cada sitio. Se muestra también la cobertura de cada muestra (en porcentaje). Los fragmentos están indicados con F y están ordenados de menor a mayor tamaño. Los sitios dentro del bosque continuo están indicados con BC.

Tabla 2. Especies de anfibios registradas en 9 fragmentos (FF) y tres sitios dentro del bosque continuo (BC) de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, selva Lacandona, México. Se indica el número de individuos de cada especie y el porcentaje de sitios ocupados (entre paréntesis).

Tabla 3. Especies de reptiles registradas (incluidas las tortugas) en 9 fragmentos (FF) y tres sitios dentro del bosque continuo (BC) de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, selva Lacandona, México. Se indica el número de individuos de cada especie y el porcentaje de sitios ocupados (entre paréntesis).

Tabla 4. Parámetros promediados (β) y su varianza incondicional (VI) de la asociación entre las características de los fragmentos y la diversidad y número de individuos de anfibios y reptiles en la selva Lacandona, México. La diversidad fue evaluada como: 0D = riqueza total de especies, 1D = exponencial de Shannon, 2D = inverso de Simpson y equitatividad de la comunidad. El signo del parámetro indica la dirección de la asociación entre cada atributo espacial y cada variable de respuesta.

Tabla 5. Parámetros promediados (β) y su varianza incondicional (VI) de la asociación entre las características de los paisajes y la diversidad y número de individuos de anfibios y reptiles en la selva Lacandona, México. La diversidad fue evaluada como: 0D = riqueza total de especies, 1D = exponencial de Shannon, 2D = inverso de Simpson y equitatividad de la comunidad. El signo del parámetro indica la dirección de la asociación entre cada atributo espacial y cada variable de respuesta.

RESUMEN

Los bosques tropicales son los ecosistemas más deforestados a nivel mundial, y su destrucción continúa avanzando a tasas muy elevadas. Esta situación está forzando a un número cada vez mayor de especies a habitar paisajes fragmentados con diferente composición y configuración espacial. Por tanto, entender cómo responden las especies a estos cambios espaciales en el paisaje es crucial para diseñar estrategias de conservación adecuadas. Desafortunadamente, la mayoría de los estudios sobre este tema se enfocan en mamíferos, aves, algunos grupos de insectos y plantas, por lo que sabemos muy poco acerca del impacto que tienen los cambios espaciales en el paisaje sobre otros grupos diversos y de gran valor ecológico, como son los anfibios y los reptiles. En el presente estudio se evalúa la respuesta de las comunidades de anfibios y reptiles a los cambios en la estructura espacial del paisaje en la selva Lacandona, Chiapas. En particular, se prueba si el número de individuos y de especies de anfibios y reptiles están más fuertemente asociados con cambios locales en el hábitat (i.e. con atributos espaciales como son el tamaño y la forma del fragmento, y la distancia promedio de los individuos a los cuerpos de agua), o con cambios espaciales del paisaje (i.e. porcentaje de cobertura forestal remanente, grado de fragmentación y calidad de la matriz). Para ello se muestrearon los anfibios y reptiles en 9 fragmentos y 3 sitios de referencia dentro de un bosque continuo, y se caracterizó tanto la configuración espacial de los fragmentos, como la del paisaje que los rodea (i.e. dentro de un buffer de 100 ha). En total se registraron 26 especies de anfibios, de las cuales 22 especies se encontraron en la zona fragmentada y 19 en los sitios de referencia. En relación a los reptiles, se registraron 32 especies, de las cuales 25 se encontraron en la zona fragmentada y 21 en los sitios de referencia. Utilizando una aproximación de inferencia de modelos múltiples, se encontró que, contrario a lo esperado, los reptiles estuvieron más fuertemente relacionados con los cambios espaciales en el hábitat que los anfibios. Sin embargo, sólo el número de individuos de reptiles incrementó en fragmentos más grandes rodeados por mayor cobertura forestal, lo que sugiere que la pérdida de hábitat tiene un impacto negativo mayor sobre los reptiles que la fragmentación *per se*, ya que el número de individuos y de especies de reptiles estuvieron débilmente asociados con la fragmentación. La fragmentación estuvo más fuertemente asociada con el número de individuos y especies de anfibios. Así, dado que este grupo no se vio afectado de manera importante por los cambios en el tamaño del fragmento ni en la cobertura forestal, estos hallazgos sugieren que los anfibios son más sensibles a la fragmentación *per se* que a la pérdida de hábitat. Finalmente, tanto la forma de los fragmentos como el porcentaje de la matriz cubierta por pastizales se relacionaron negativamente con el número de individuos y la riqueza de especies de reptiles, pero positivamente con el número de especies dominantes. Esto sugiere que los efectos de borde asociados a fragmentos más irregulares y rodeados por matrices dominadas por pastizales limitan el número de reptiles dentro de los fragmentos, afectando particular y negativamente el número de especies raras. Aunque los hallazgos sugieren que los niveles actuales de cambio de uso de suelo en la región no han resultado en cambios drásticos en la diversidad de ambos grupos, para evitar la pérdida de especies raras e incrementar el número de individuos de anfibios y reptiles es necesario evitar la pérdida de cobertura forestal a nivel regional.

ABSTRACT

Tropical forests are the most deforested ecosystems worldwide, and its destruction advances at alarming rates. This situation is forcing an increasing number of species to inhabit fragmented landscapes with different composition and spatial configuration. Therefore, understanding how species respond to such spatial changes in the landscape is crucial for designing appropriate conservation strategies. Unfortunately, most studies on this topic have been focused on mammals, birds, some groups of insects, and plants. Thus, the available information on the impact that habitat spatial changes may have on other species-rich and ecologically valuable groups such as amphibians and reptiles is very scarce. In the present study, I evaluate the response of amphibians and reptiles to changes in the spatial structure of the landscape in the Lacandona rainforest, Chiapas, Mexico. In particular, I test whether the number of individuals and species of amphibians and reptiles are most strongly associated with local habitat changes (i.e. with spatial attributes such as the size and shape of the fragments, and the average distance of individuals to water bodies), or with landscape-scale spatial changes (i.e. percentage of remaining forest cover, degree of fragmentation, and matrix quality). The amphibians and reptiles were sampled in 9 fragments and 3 reference sites within a continuous forest, and the spatial configuration of the fragments, as well as of the surrounding landscape (i.e. within a 100-ha buffer) was characterized. In total, 26 species of amphibians (22 in the fragmented area and 19 in reference sites) were recorded. Regarding the reptiles, 32 species were recorded, 25 in the fragmented area and 21 in reference sites. Using a multi-model averaging approach, I found that, contrary to my expectations, the reptiles were more strongly related to habitat spatial changes than the amphibians. Nevertheless, only the number of individuals of reptiles increased in larger fragments surrounded by a higher forest cover, suggesting that habitat loss has a greater negative impact on reptiles than fragmentation per se, as the number of individuals and species of reptiles was weakly associated with fragmentation. The fragmentation was more strongly associated with the number of individuals and species of amphibians. Because this group was poorly related to changes in fragment size or landscape forest cover, these findings suggest that amphibians are more sensitive to fragmentation per se than to habitat loss. Finally, both fragment shape and the percentage of the matrix covered by cattle pastures were negatively related to the number of individuals and species richness of reptiles, but positively related to the number of dominant species. This suggests that edge effects associated with more irregular fragments and surrounded by open matrices limit the number of reptiles within forest fragments, particularly affecting (negatively) the number of rare species. Although these findings suggest that current levels of land-use change in the region have not resulted in drastic changes in the diversity of both communities, to prevent the loss of rare species and increase the number of individuals of amphibians and reptiles is necessary to avoid the loss of forest cover at the regional level.

1. INTRODUCCIÓN

La Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO, por sus siglas en inglés) estimó en el año 2011, que la pérdida anual de ecosistemas forestales a nivel mundial entre 2000 y 2010 fue de 52,110 km² (FAO, 2011). Aunque esta cifra es menor que la reportada para la década de los 90's, la deforestación de los bosques tropicales continúa avanzando a tasas muy elevadas (e.g. 1.2% anual en Mesoamérica, 0.5% anual en Sudamérica, 0.3% en México; FAO, 2011). Este proceso de deforestación es consecuencia del acelerado crecimiento poblacional y del aumento de la demanda de alimento y combustibles, lo que ha promovido la expansión de la agricultura y la ganadería (Butler & Laurance, 2008; Gibbs et al., 2010; Aide et al., 2013; Ellis, 2013).

América Latina contiene la mayor área de bosque tropical húmedo en el mundo (FAO, 2011). Esta región alberga una proporción mayoritaria de la biodiversidad global y cuenta con grandes áreas naturales protegidas (Eva et al., 2004; Wright, 2005; Houghton, 2007). Desafortunadamente, incluso las áreas tropicales más grandes del planeta están experimentando una degradación biológica dentro y fuera las reservas (Laurance et al., 2012). Además, la sobreexplotación de los bosques neotropicales está forzando a un número cada vez mayor de especies a habitar paisajes fragmentados con diferente estructura espacial, esto es, con diferente composición (i.e. con diferentes tipos de coberturas) y configuración espacial (i.e. arreglo espacial de cada cobertura). Por tanto, el adecuado manejo y conservación de la diversidad en estos paisajes dependerá de nuestro entendimiento acerca de la respuesta de las especies a los cambios estructurales en el paisaje (Wright, 2005; Chazdon et al., 2009; Gardner et al., 2009; Melo et al., 2013).

En este sentido, la pérdida del hábitat es considerada la amenaza más importante para la biodiversidad en paisajes modificados por actividades humanas (Fahrig, 2003), por lo que se ha convertido en un tema central en biología de la conservación (Fahrig, 2013; Villard & Metzger, 2014). Sin embargo, a medida que disminuye la cantidad de hábitat se producen otros cambios en la configuración y composición de los paisajes (e.g. fragmentación del hábitat, pérdida de conectividad, incremento en la densidad de borde), cuyos efectos sobre la diversidad son menos conocidos (Fahrig, 2003; Arroyo-Rodríguez et al., 2013a; Villard & Metzger, 2014). Este vacío de conocimiento se debe en gran medida al hecho de que la mayoría de los estudios no miden de manera independiente y controlada el impacto que tienen diferentes atributos espaciales del paisaje sobre la biodiversidad (Fahrig, 2003; Arroyo-Rodríguez et al., 2013a; Arroyo-Rodríguez & Fahrig, 2014). Para ello se requieren estudios a escala del paisaje, i.e. donde el paisaje sea la unidad de análisis. Sin embargo, la mayoría de estudios en paisajes fragmentados son a escala de fragmento y no evalúan el efecto de la estructura del paisaje sobre la biodiversidad (McGarigal & Cushman, 2002; Fahrig, 2003). De hecho, los pocos estudios a escala del paisaje que evalúan los cambios en diversidad asociados a características del paisaje han mostrado patrones muy variables, con respuestas contrastantes entre especies, incluso dentro de los mismos grupos (Debinski & Holt, 2000; Pardini, 2004; Gardner et al., 2007; Villard & Metzger, 2014).

Bajo este escenario, es urgente evaluar el impacto independiente de diferentes atributos del paisaje sobre la biodiversidad, para poder así elaborar estrategias de manejo y conservación más efectivas. Este objetivo es particularmente urgente en grupos taxonómicos con baja vagilidad, como son los anfibios y reptiles, los cuales pueden ser particularmente vulnerables a los cambios en la estructura espacial del paisaje (Vallan,

2000; Driscoll, 2004; Pineda & Halfter, 2004). Los anfibios y reptiles son animales de gran valor ecológico ya que se encuentran en la mitad de las cadenas tróficas; i.e. muchas especies son depredadoras de organismos que pueden convertirse en plaga (particularmente insectos), y a su vez, son depredados por una gran diversidad de vertebrados de mayor tamaño (Reagan, 1996; Whitfield & Donnelly, 2006). Por otro lado, pueden ser buenos indicadores ambientales, debido a que muchas especies son altamente sensibles a los cambios en las condiciones micro-climáticas en donde habitan (Hartwell & Ollivie, 1998). Por lo tanto, entender los factores que determinan su distribución y abundancia en paisajes fragmentados nos permitirá diseñar estrategias de manejo que contribuyan al mantenimiento de su diversidad biológica, así como al buen funcionamiento de los ecosistemas.

2. OBJETIVOS

2.1 General

Evaluar la respuesta de las comunidades de anfibios y reptiles a los cambios en la estructura espacial del hábitat en la selva Lacandona, Chiapas.

2.2 Particulares

- Probar si la diversidad y número de individuos de anfibios y reptiles están más fuertemente asociadas con cambios locales en el hábitat (i.e. con atributos espaciales como son el tamaño y forma del fragmento y la distancia a cuerpos de agua), o con cambios espaciales del paisaje (i.e. porcentaje de cobertura forestal remanente, grado de fragmentación y calidad de la matriz).
- Evaluar si los anfibios son más sensibles a las alteraciones del fragmento y del paisaje que los reptiles.
- Probar si la pérdida de hábitat (i.e. disminución de la cobertura forestal en el paisaje) resulta en una pérdida de especies mayor que la fragmentación *per se*.
- Probar si la diversidad de especies dentro de los fragmentos depende en mayor medida de la cobertura forestal en el paisaje que del tamaño o aislamiento de los fragmentos (i.e. hipótesis de la cantidad de hábitat).
- Evaluar la importancia relativa de la composición de la matriz (i.e. porcentaje de matriz dominada por pastizales) sobre la diversidad y el número de individuos de anfibios y reptiles dentro de los fragmentos.

3. HIPÓTESIS

- La respuesta de las especies a los cambios en la estructura espacial del hábitat variará entre escalas de análisis (Smith et al., 2011; Thornton et al., 2011a; Martin & Fahrig, 2012; Jackson & Fahrig, 2012; Fahrig, 2013). Dado que los grupos de estudio tienen áreas de actividad menores, se espera que estén más fuertemente influenciados por atributos medidos a escalas locales que por atributos medidos a escala de paisaje.
- Dado que los anfibios tienen una menor capacidad de movimiento y mayor vulnerabilidad a los cambios en las condiciones micro-ambientales que los reptiles (Gibbons et al., 2000), se espera que los anfibios sean más sensibles a las alteraciones del fragmento y del paisaje que los reptiles, ya que a medida que disminuye la cobertura forestal en el paisaje, el tamaño de los fragmentos se reduce, incrementa significativamente su aislamiento y se producen cambios bruscos en las condiciones micro-climáticas dentro de los fragmentos (i.e. aumento de luz y temperatura, reducción de humedad; Saunders et al., 1991).
- Dado que la pérdida de hábitat representa una amenaza mayor para la biodiversidad que la fragmentación per se (Fahrig, 2003), se espera que ambos grupos de organismos estén más fuertemente asociados con cambios en el tamaño del fragmento y en la cobertura forestal a escala de paisaje, que con variaciones en el grado de fragmentación.
- Con base en la hipótesis de la cantidad de hábitat (*habitat amount hypothesis*; sensu Fahrig, 2013), se espera que la diversidad de especies dentro de los fragmentos dependa en mayor medida de la cobertura forestal en el paisaje que del tamaño o aislamiento de los fragmentos.
- El tipo de matriz que rodea a los fragmentos tendrá un impacto tan importante (o mayor) que la pérdida y fragmentación del hábitat (Fahrig et al., 2011).

4. ANTECEDENTES

4.1. Impacto de la estructura del paisaje sobre la biodiversidad: algunos retos

Evidencias recientes indican que las regiones tropicales estarán cada vez más dominadas por paisajes conformados por fragmentos de vegetación nativa embebidos en matrices antropogénicas (Aide et al., 2013; Ellis, 2013). Debido a esta realidad, es urgente comprender cómo la composición y configuración espacial de estos paisajes afectan la diversidad de especies (Fahrig, 2003; Wright, 2005; Chazdon et al., 2009; Gardner et al., 2009; Fahrig et al., 2011; Melo et al., 2013). Desafortunadamente, existen importantes limitantes teóricas y metodológicas en estudios de fragmentación (Fahrig, 2003; Arroyo-Rodríguez et al., 2013a; Arroyo-Rodríguez & Fahrig, 2014), que han resultado en contradicciones y conclusiones ambiguas sobre el impacto que tiene la fragmentación del hábitat sobre las poblaciones y comunidades de plantas y animales (Lindenmayer & Fischer, 2007; Arroyo-Rodríguez & Mandujano, 2009). Una limitación importante está relacionada con el hecho de que la fragmentación ocurre a escala de paisaje, pero la mayoría de los estudios sobre este tema utilizan escalas de análisis pequeñas (i.e. generalmente utilizan el fragmento como unidad de análisis; Fahrig, 2003; Arroyo-Rodríguez et al., 2013a). Así, estos estudios no pueden hacer inferencias a escala de paisaje (McGarigal & Cushman, 2002).

En este sentido, los factores más frecuentemente evaluados en estudios de fragmentación son el tamaño y aislamiento de los fragmentos. Esto puede ser debido al hecho de que tanto la teoría de biogeografía de islas (MacArthur & Wilson, 1967) como la

teoría metapoblacional (Hanski & Gilpin, 1991; Hanski, 1999) destacan la importancia de estos dos factores para el mantenimiento de la diversidad o la persistencia de metapoblaciones en paisajes fragmentados, respectivamente (Haila, 2002). Sin embargo, los estudios enfocados en evaluar el impacto del tamaño y/o aislamiento de los fragmentos no permiten hacer inferencias sobre el papel que juega la estructura del paisaje en el mantenimiento de la diversidad (Fahrig, 2003). Para ello se requiere cambiar la escala de investigación, de una escala local o de fragmento, a una escala de paisaje (McGarigal & Cushman, 2002). Es sólo a través de esta clase de estudios que podemos evaluar la respuesta de las especies a los cambios en la configuración y composición espacial de los paisajes (McGarigal & Cushman, 2002; Fahrig, 2003).

Aunado al problema de la escala, es importante señalar que los estudios de fragmentación han estado típicamente basados en el modelo fragmento-matriz (donde la matriz representa un área inhóspita e inutilizable por las especies; Haila, 2002). Así, los estudios basados en este modelo conceptual evalúan el impacto de la configuración espacial de los fragmentos de hábitat sobre la biodiversidad, ignorando (o menospreciando) el impacto potencial que tiene la composición y configuración espacial de la matriz sobre los patrones y procesos que ocurren dentro de los fragmentos de hábitat (Haila, 2002; McGarigal & Cushman, 2002). Sin embargo, actualmente sabemos que la matriz puede ser muy heterogénea, y en muchos casos puede ofrecer recursos para las especies y/o facilitar la conectividad del paisaje (Dunning et al., 1992; Fahrig et al., 2011). Por tanto, además de evaluar el impacto de la configuración espacial de los remanentes de hábitat, es muy importante conocer la respuesta de las especies a los cambios en las características de la matriz.

4.2. Impacto de la estructura del paisaje sobre la biodiversidad: algunas evidencias

A pesar de los retos señalados arriba, el esfuerzo realizado para entender la distribución, abundancia y diversidad de especies en paisajes fragmentados ha sido enorme. Sirva de ejemplo una búsqueda realizada en la base de datos de SCOPUS. Considerando los artículos con las palabras “habitat fragmentation” y “biodiversity” en el título, el resumen o en las palabras clave de los artículos, el 20 de enero de 2014 existían 1898 artículos. Aunque es cierto que, como se indicó arriba, la mayoría de los trabajos realizados hasta la fecha están enfocados a escalas locales (Fahrig, 2003), y están sesgados a pocos grupos taxonómicos, como son las aves (e.g. Banks-Leite et al., 2010), algunos grupos de insectos (e.g. Collinge & Forman, 1998) y mamíferos terrestres (e.g. Estrada & Coantes-Estrada, 2002), algunos patrones generales pueden ser destacados a partir de este conjunto de evidencias.

En primer lugar cabe destacar que, como demuestra Fahrig (2003), la pérdida de hábitat tiene impactos negativos sobre la diversidad, mientras que la fragmentación *per se* (i.e. el incremento en el número de fragmentos controlando el efecto de la pérdida de hábitat) puede tener efectos positivos, negativos o neutros (Fahrig, 2003). Los hallazgos con respecto a la pérdida de hábitat no son sorprendentes, ya que al reducirse la cantidad de hábitat se reduce la disponibilidad de recursos para muchas especies (e.g. Arroyo-Rodríguez & Mandujano, 2006). Además, es bien conocido que la pérdida de hábitat limita el tamaño de las poblaciones y disminuye el tamaño de su territorio, lo que reduce el éxito de reproducción de muchas especies (Kurki et al., 2000), al limitar su dispersión (Bélisle et

al., 2001), incrementando así su vulnerabilidad a la extinción (Bergin et al., 2000; Fischer & Lindenmayer, 2007).

En relación al impacto de la fragmentación *per se*, la revisión de Ewers & Didham (2006) muestra que la respuesta de las especies a este patrón del paisaje depende de su vulnerabilidad al aislamiento generado por la fragmentación. Además, estos autores señalan que la fragmentación puede tener efectos sinérgicos con otras amenazas, como la contaminación o la presencia de enfermedades, lo que puede ocasionar un aumento en la vulnerabilidad de las especies a la fragmentación. Así, la historia de vida de las especies puede afectar el tipo de asociación que existe entre éstas especies y la fragmentación del hábitat (Fahrig, 2003; Ewers & Didham, 2006).

Respecto al tamaño de los fragmentos, un gran número de estudios han mostrado que a medida que aumenta el área del hábitat, se incrementa la riqueza de especies (Lovejoy et al., 1986; Souza & Brown, 1994; Didham, 1997a; Gilbert & Setz, 2001). Además, diversos trabajos con diferentes grupos taxonómicos (e.g., aves, primates y mariposas) han demostrado que la tasa de extinción local puede acelerarse en fragmentos menores a 10 ha (Lovejoy et al., 1986; Stouffer & Bierregaard, 1995; Brown & Hutchings, 1997; Stratford & Stouffer, 1999). Este proceso de extinción puede estar relacionado, al menos en parte, con el incremento de los efectos de borde en los fragmentos más pequeños (ver abajo).

De hecho, un resultado evidente en paisajes fragmentados es el incremento en la cantidad de bordes forestales en el paisaje. En estos ecotonos ocurren cambios climáticos tales como la reducción en la humedad ambiental y el aumento en la incidencia de luz y en la temperatura (Kapos, 1989). Estos cambios ambientales puede incrementar la mortalidad de árboles cerca de los bordes (Laurance et al., 2002), lo que puede generar cambios

importantes en las comunidades de plantas y animales (Lovejoy et al., 1986). De hecho, estos cambios pueden ocasionar modificaciones en el comportamiento de las especies, ya que muchas especies tienden a evitar estos ambientes (Laurence et al., 2002), mientras que otras especies tienden a usarlos de manera más intensa (McGeoch & Gaston, 2000; Ries & Fagan, 2003). Así, el impacto que tiene el incremento de la cantidad de borde en el paisaje sobre las especies puede ser muy variable.

La forma de los fragmentos determina la cantidad de borde que habrá en el paisaje. Aunque fragmentos más irregulares sufrirán un mayor efecto de borde, es conocido que fragmentos de forma compleja (i.e. más irregulares), tienen una mayor probabilidad de ser colonizados por organismos en dispersión que los fragmentos con forma compacta (Game, 1980). Esto ocurre porque los fragmentos con formas complejas tienen una mayor cantidad de borde expuesta a la matriz, lo que incrementa la probabilidad de que un individuo que se mueve por la matriz se encuentre con el fragmento de manera aleatoria (Collinge & Palmer, 2002).

Una de las consecuencias más evidentes de la fragmentación es la pérdida de conectividad y el incremento del aislamiento entre los fragmentos de hábitat remanente. Esta situación puede forzar a las especies a cruzar la matriz que separa los fragmentos de hábitat. Sin embargo, no todas las especies tienen la capacidad de atravesar la matriz, y en muchas ocasiones, incluso el claro más pequeño dentro del bosque puede llegar a ser una barrera difícil de atravesar para algunas especies (Laurence et al., 2002). Por ejemplo, estudios en la selva amazónica han demostrado que diferentes taxones que poseen la capacidad de atravesar los claros, prefieren evitarlos (Powell & Powell, 1987; Kalko, 1998; Gilbert & Setz, 2001). Las especies amazónicas evitan los claros debido a que en su historia evolutiva los claros no han formado parte de su hábitat, por lo que su evasión podría darse

de manera innata (Greenberg, 1989). En estos casos, la recolonización de fragmentos tras la desaparición de este grupo de especies puede ser muy difícil, o imposible en muchos casos.

Sin embargo, algunas especies pueden moverse a través de la matriz, (Ricketts, 2001) e incluso habitarla y/o hacer uso de algunos recursos (Asensio et al., 2009). En general, las matrices conformadas por coberturas más similares al hábitat original serán más permeables para las especies (i.e. proveerán de mayor conectividad), mientras que las matrices más abiertas y con condiciones más diferentes al hábitat original serán menos permeables ya que ofrecen menos recursos y cobertura para las especies (Fahrig et al., 2011).

De hecho, las características de la matriz afectan la magnitud de los efectos de borde sobre las especies (Baskent & Jordan, 1995; Mesquita et al., 1999). Por ejemplo, cuando los fragmentos de bosque maduro están rodeados por bosques secundarios sufren menos cambios en las condiciones micro-climáticas que los fragmentos de bosque maduro rodeados por pastizales para ganado (Didham & Lawton, 1999). Para el caso de las plantas, también se ha reportado una menor mortalidad en árboles ocasionada por los efectos de borde cuando la matriz es más arbolada (Mesquita et al., 1999), probablemente porque este tipo de matrices amortigua los cambios ambientales que existen entre el exterior e interior del fragmento.

Por tanto, la composición de la matriz es esencial para el mantenimiento de la biodiversidad en paisajes fragmentados (Ewers & Didham, 2006; Fahrig et al., 2011). De hecho, para muchas especies los fragmentos de hábitat remanente no son la única fuente de recursos, ya que tienen la capacidad de utilizar de manera complementaria o suplementaria los recursos que encuentran en la matriz (Dunning et al., 1992; Ewers & Didham, 2006; Fahrig et al., 2011). En particular, muchos recursos en la matriz pueden estar ausentes

dentro los fragmentos de hábitat, por lo que el uso de estos recursos puede ser fundamental para la supervivencia de las especies en estos paisajes (Dunning et al., 1992; Ries & Sisk, 2004; Asensio et al., 2009).

En general, numerosos trabajos han reportado que la vulnerabilidad de las especies a los cambios en el hábitat depende fuertemente del tipo de alimentación. Las especies frugívoras, insectívoras y carnívoras suelen ser las más vulnerables, ya que requieren áreas de actividad más grandes y su alimento es más escaso y disperso dentro del hábitat, comparado con las especies herbívoras (Kattan et al., 1994; Michalski & Peres, 2005; Kumar & O'Donnell, 2007; Arriaga-Weiss et al., 2008). Los anfibios y reptiles, además de depender de micro-hábitats específicos, son tanto insectívoros como carnívoros, y tienden a tener baja vagilidad, lo que los hace mucho más sensibles a perturbaciones como el aumento de temperatura, reducción de humedad (Zug et al., 2001). Por lo tanto, deberían ser grupos altamente vulnerables a los cambios en la configuración espacial del paisaje.

4.3. Respuesta de anfibios y reptiles a los cambios espaciales del hábitat

Los anfibios y reptiles están entre los grupos de vertebrados menos estudiados en paisajes fragmentados (Vetter et al., 2011). En una búsqueda filtrada de la revisión de literatura antes mencionada, para obtener sólo los trabajos que además de las palabras “habitat fragmentation” y “biodiversity”, contengan las palabras “reptiles” o “amphibians”, sólo se encontraron 164 artículos (9%). A pesar de que estos grupos son muy diversos, para un gran porcentaje de las especies de anfibios (23%) y de reptiles (21%) no existe información sobre el estado de conservación de las especies; además, el 38% de las especies de anfibios

y el 15% de las especies de reptiles se encuentran dentro de alguna categoría de riesgo (Stuart et al., 2008; Böhm et al., 2013).

Evaluaciones globales de anfibios han identificado al 35% de las especies neotropicales y neárticas en categorías de bajo riesgo (Young et al., 2004). Para el caso de los reptiles, aunque han sido pobremente estudiados, se estima que deben encontrarse en condiciones de conservación similar a la de los anfibios, ya que son vulnerables a amenazas similares (Gibbons et al., 2000; IUCN, 2006).

Por todo esto, cada vez más autores han buscado entender las causas del declive de la herpetofauna, y como resultado, ha habido un incremento en el tipo de amenazas reportadas que alteran la estructura poblacional de anfibios y reptiles (Collins & Storfer, 2003; Beebee & Griffiths, 2005; Frías-Álvarez et al., 2010). Collins & Storfer (2003) separan éstas amenazas en dos categorías: (1) factores directos como la transformación del hábitat, la sobre-explotación e introducción de especies exóticas y (2) factores indirectos como el calentamiento global, contaminación y enfermedades infecciosas. Gardner et al. (2007) mencionan que la mayoría de las investigaciones realizadas con comunidades herpetofaunísticas se enfocan en los factores indirectos, a pesar de que la transformación del hábitat ha sido reconocida como la causa principal de pérdida de biodiversidad a nivel mundial (Sala et al., 2000; Fahrig, 2003).

Además de ser escasos, los estudios realizados sobre el impacto que tiene la pérdida de hábitat sobre las comunidades herpetofaunísticas están sesgados a pocos grupos y países de estudio. Por ejemplo, Gardner et al. (2007) reportan que, de 112 trabajos revisados donde se relacionan las comunidades de anfibios y/o de reptiles con algún tipo de cambio en la estructura del hábitat, el 48% se enfocan en anfibios, mientras que 22% estudian reptiles (de estos, 16% estudian sólo lagartijas) y el 30% evalúan el impacto del cambio de

uso del suelo sobre ambos grupos (anfibios y reptiles). De esos 112 trabajos, el 67% son de América, de los cuáles el 45% son estudios realizados en Norteamérica, 9% en Centroamérica y 13% en Sudamérica. Este sesgo es particularmente preocupante debido a que estas dos últimas regiones presentan una mayor diversidad herpetofaunística.

En estos estudios se ha reportado una gran variedad de respuestas a los cambios en el uso del suelo. En particular, las especies de anfibios y reptiles típicas de ambientes conservados (que habitan el interior del bosque y que evitan el borde) son las más vulnerables a los cambios espaciales en el hábitat (Lehtinen et al., 2003). El cambio en las condiciones micro-climáticas en los fragmentos de hábitat remanente es considerada una de las principales causas del declive de las poblaciones de estos grupos; incluso hay reportes de especies que no pueden habitar fragmentos menores a 100 ha (Laurence et al., 2002). En contraste, las especies que usan habitualmente los bordes y la matriz son menos susceptibles a estos cambios, e incluso pueden verse favorecidas por ellos (Gascon et al., 1999; Suazo-Ortuño, 2007). Así, dependiendo de las necesidades de hábitat de cada especie, la respuesta a la fragmentación puede ser muy variable (Urbina-Cardona et al., 2006).

Para el caso de los anfibios, se han reportado respuestas negativas a la alteración del hábitat en términos de una menor diversidad (Vallan, 2000; Pineda & Halffter, 2004), menor abundancia (Marsh & Pearman, 1997), evasión de bordes (Schlaepfer & Gavin, 2001), alteración de la composición de la comunidad (Pineda & Halffter, 2004; Urbina-Cardona et al., 2006), o el declive de las especies con mayor capacidad de dispersión y la persistencia de especies sedentarias (Gibbs, 1998). Estudios en el noreste de Costa Rica y en la región de Los Tuxtlas, México, han reportado que al fragmentarse un hábitat la abundancia de anfibios aumenta dentro de los fragmentos de vegetación menos alterados,

mientras la abundancia de reptiles aumenta en la zona fragmentada (Bell & Donnelly, 2006; Cabrera-Guzmán & Reynoso, 2012). Sin embargo, también hay evidencias que demuestran que incluso las especies típicas de hábitats conservados pueden moverse entre fragmentos de hábitat para poder encontrar sitios específicos para la reproducción (Becker et al., 2010).

Aunque la mayoría de los trabajos con anfibios y reptiles apoyan la idea de que existe una relación positiva especie-área, es decir, los fragmentos más grandes contienen una mayor diversidad de especies que los fragmentos pequeños (Vallan, 2000; Bell & Donnelly, 2006; Watling & Donnelly, 2006), otros estudios indican que la riqueza y abundancia de ranas puede ser similar en fragmentos y hábitat continuo (e.g. Lima & Gascon, 1999). De hecho, Tocher et al. (1997) encuentran más especies en los fragmentos de hábitat remanente que en el hábitat continuo. Por otra parte, Cabrera-Guzmán & Reynoso (2012) muestran que las abundancias de anfibios y reptiles en Los Tuxtlas, México, no dependen del tamaño del fragmento, y sugieren que pueden existir otras características en los fragmentos (e.g. presencia y/o cantidad de cuerpos de agua) que pueden ser más importantes para la comunidad herpetofaunística.

4.4. Anfibios y reptiles en la selva Lacandona, Chiapas

La selva Lacandona, en Chiapas, México, y particularmente la región de Marqués de Comillas, representa un sitio ideal para evaluar la respuesta de los anfibios y reptiles a los cambios en el uso del suelo. Esto porque presenta dos condiciones de hábitat contrastante (continuo y fragmentado) en un área relativamente pequeña y bajo las mismas condiciones ambientales (mismo clima, tipo de suelo y topografía). La región de Marqués de Comillas muestra una cobertura muy heterogénea, que incluye parches de vegetación madura,

vegetación secundaria, campos de cultivo, pastizales y asentamientos humanos. Así, este lugar puede ser usado para evaluar el impacto que tiene el tipo de matriz sobre las comunidades herpetofaunísticas dentro de los fragmentos.

Aunque la selva Lacandona representa el mayor remanente de bosque tropical húmedo de México y uno de los más importantes en Mesoamérica (Dirzo, 1994), ha sufrido una extensa y acelerada deforestación durante los últimos 40 años (Mendoza & Dirzo, 1999). Sólo en la región de Marqués de Comillas, con 204,440 ha de extensión (Castillo-Santiago 2009), se estima que se ha perdido cerca del 60% de la cobertura forestal original. Sin embargo, nuestro entendimiento acerca de la respuesta de las especies a los cambios de uso de suelo sufridos en la región es muy escaso (pero ver estudios recientes con mamíferos terrestres medianos y grandes: Garmendia et al., 2013; roedores: San-José et al., 2014; primates: Arroyo-Rodríguez et al., 2013b; plantas: Hernández-Ruedas et al., 2014).

Para el caso de la herpetofauna, una revisión reciente indica que existen 34 especies de anfibios y 89 especies de reptiles en la región, siendo una de las regiones con mayor diversidad herpetofaunística de México (Hernández-Ordóñez et al., 2014). Sin embargo, ningún estudio hasta la fecha ha evaluado el impacto de atributos espaciales de los fragmentos, y del paisaje que rodea a cada fragmento, sobre las comunidades de anfibios y reptiles en la región. Esta información es urgente dado que: (1) 9 especies de anfibios (26% de las reportadas para la región) y 2 especies de reptiles (2%) son endémicas de la región y de zonas aledañas; (2) 4 especies de anfibios (11%) y 3 de reptiles (3%) parecen estar restringidas a la Reserva de la Biosfera Montes Azules, por lo que podrían ser particularmente vulnerables a la extinción dentro de los fragmentos; (3) la región comparte, en promedio, menos del 60% de las especies con bosques tropicales mexicanos cercanos, lo que implica que es particularmente valiosa para mantener la diversidad total (gamma) de

anfibios y reptiles en México y América; y (4) el 20% de las especies de anfibios y reptiles están en alguna categoría de amenaza según la lista publicada por el gobierno mexicano (ver Hernández-Ordóñez et al., 2014).

5. MÉTODOS

5.1. Área de estudio

El estudio se realizó en la selva Lacandona, Chiapas, México (Figura 1). El clima de la región es cálido-húmedo con una temperatura media anual de 18-24 °C y una precipitación de 2,881 mm. La altitud va desde los 100 hasta los 1,500 m s.n.m, pero el presente trabajo se realizó en las tierras bajas cercanas al río Lacantún, entre los 100 y los 200 m s.n.m (Figura 1). El suelo se compone principalmente por material aluvial formado en el pleistoceno (INE, 2000). Según la clasificación de Miranda & Hernández X (1963), la selva alta perennifolia es la vegetación dominante en la región. El estudio se llevó a cabo en la zona núcleo de la Reserva de la Biósfera Montes Azules (ZNR) que tiene una extensión de 331,200 ha (Carabias et al., 2000) y en la región de Marqués de Comillas (RMC) con más de 200,000 ha como se mencionó anteriormente (Castillo-Santiago 2009). Esta última ha venido explotándose desde finales de los años 70's, y más intensamente en los años 80's, y actualmente se estima que se ha perdido aproximadamente el 60% de la cobertura forestal original (Bezaury-Creel & Gutiérrez-Carbonell, 2009).

5.2. Diseño experimental

Al igual que un número creciente de estudios (e.g. Smith et al., 2011; Thornton et al., 2011a; Garmendia et al., 2013), este estudio se basa en la aproximación fragmento-paisaje (sensu McGarigal & Cushman 2002), pero siguiendo la modificación propuesta por Fahrig (2013), y recientemente recomendada por Arroyo-Rodríguez & Fahrig (2014). La modificación consiste en que las variables de respuesta se obtienen del muestreo de sitios independientes (i.e. no se muestrea todo el fragmento, sino que se toma una muestra del mismo), y las variables explicativas incluyen atributos tanto del fragmento, como del paisaje que rodea a los sitios de muestreo.

En particular, se muestrearon 12 sitios (9 ubicados en fragmentos de bosque maduro dentro de RMC y 3 sitios independientes dentro de ZNR). Los fragmentos fueron seleccionados con al menos 2 km de separación para incrementar su independencia en los análisis. Los sitios dentro de ZNR estuvieron separados al menos 4 km entre sí. Con ayuda de un Sistema de Información Geográfica (SIG), se trazó un buffer de 546 m de radio desde el centro geográfico de cada sitio de muestreo para delimitar un paisaje de 100 ha alrededor de cada sitio, obteniendo así 12 paisajes (Figura 1). Los nueve paisajes de RMC variaron en porcentaje de cobertura forestal, entre 3.1% y 91.9%. Los tres paisajes control dentro de la reserva tuvieron 100% de cobertura forestal y fueron ubicados a 1 km del borde del río Lacantún para evitar posibles efectos de borde (Laurance et al., 2002).

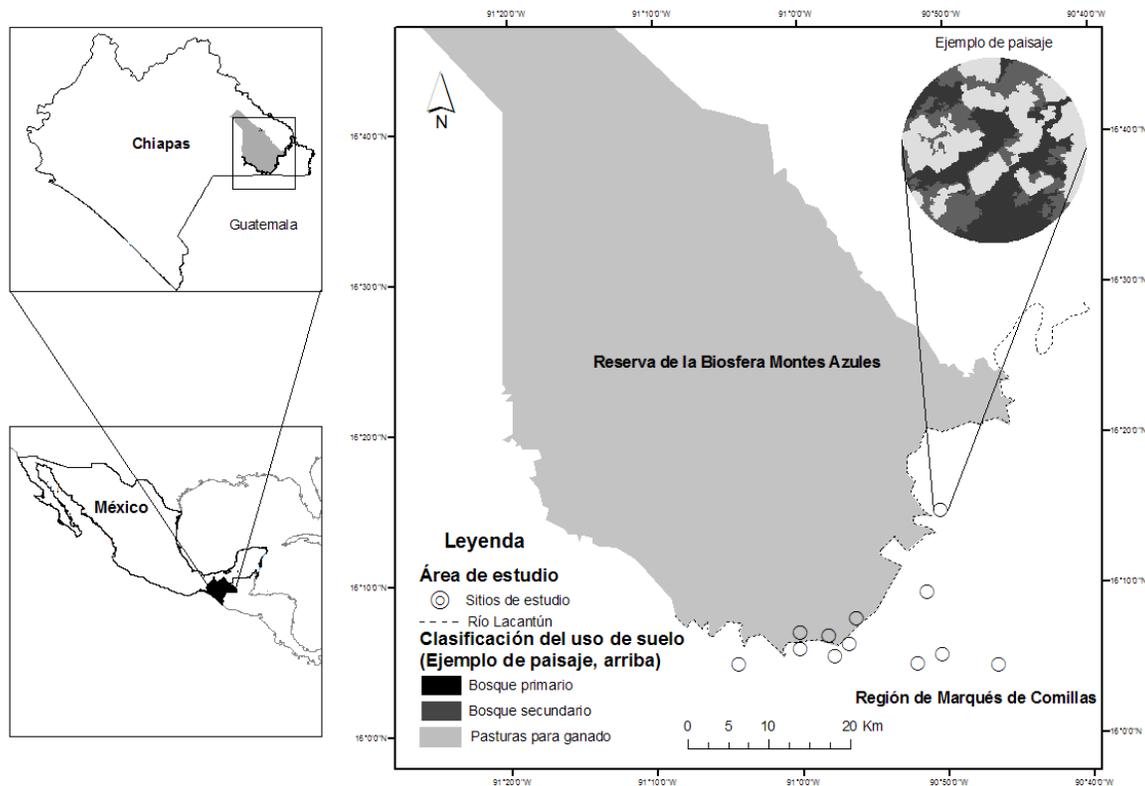


Figura 1. Localización del área de estudio en la selva Lacandona, Chiapas. Se muestra la ubicación de los nueve paisajes fragmentados en la región de Marqués de Comillas y tres áreas control dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas. El patrón espacial de los paisajes fue descrito considerando un área de 100 ha alrededor de cada uno de los sitios de estudio. En la parte superior derecha se muestra un ejemplo de la composición y configuración espacial de uno de los paisajes (mapa modificado de Garmendia et al., 2013).

5.3. Evaluación de la estructura del paisaje

Para evaluar la estructura espacial de cada paisaje, se utilizaron imágenes SPOT (marzo 2011) y el programa GIS GRASS (GRASS, 2001). Dentro de cada paisaje de 100 ha se utilizó la aplicación GIS SPRING (Camara et al., 1996) para identificar los tipos de coberturas. Estas se clasificaron en bosque maduro, bosque secundario, cultivos arbóreos (e.g. plantaciones de hule, cítricos y de palma de aceite), cultivos anuales (e.g. maíz, arroz chile y frijol), pastizales para el ganado y asentamientos humanos. La clasificación fue

adecuada, con una precisión del 77% (ver detalles de la clasificación en Garmendía et al. 2013). Una vez clasificadas las coberturas, dentro de cada paisaje se estimó: (1) cantidad de hábitat (i.e. porcentaje de cobertura de bosque maduro en el paisaje), (2) grado de fragmentación (ver abajo), (3) distancia media entre el fragmento focal y todos los fragmentos dentro del paisaje, (4) densidad de borde (suma del borde bosque-matriz de todos los fragmentos que hay en el paisaje dividido por el tamaño del paisaje, medido en m/ha), y (5) porcentaje de la matriz cubierta sólo por pastizales. Para evaluar el grado de fragmentación se utilizó una medida de fragmentación que es independiente de la cobertura forestal remanente en el paisaje, o sea que es una medida de fragmentación *per se*. La medida se denomina “número efectivo de fragmentos de hábitat” (J. Jaeger, datos no publicados):

$$EN = \frac{A_{hab}^2}{\sum_{i=1}^n A_i^2}$$

donde A_{hab} se refiere al área total de hábitat en el paisaje (i.e. área del paisaje cubierta por bosque maduro) y A_i es el área de cada uno de los n fragmentos de bosque maduro en el paisaje. EN es el recíproco de la probabilidad de que dos puntos al azar en el paisaje se localicen en el mismo fragmento.

Además, a escala de fragmento se estimó su tamaño, aislamiento y forma. El aislamiento del fragmento se estimó como la distancia mínima (euclidiana) al fragmento más cercano sin importar su tamaño (borde-borde). Para evaluar la forma del fragmento se consideró el índice propuesto por Patton (1975): $IF = P/\sqrt{A\pi}$, donde P es el perímetro del fragmento y A es el área. Este índice es igual a 1 cuando los fragmentos tienen una forma

circular y aumentan de valor conforme se incrementa la irregularidad de la forma del fragmento. Los sitios dentro del bosque continuo fueron considerados de 100 ha, con cero aislamiento y forma completamente circular ($IF = 1$). Adicionalmente, para todos los anfibios y reptiles colectados (ver abajo el método de muestreo), se estimó la distancia de cada individuo al cuerpo de agua más cercano (e.g. arroyos, pozos, estanques). Después, se promedió la distancia al cuerpo de agua más cercano de todos los individuos registrados en cada sitio. Esta variable a escala de fragmento se incluyó en los análisis que se describen abajo ya que se sabe que tiene importancia sobre estos grupos taxonómicos (Suazo-Ortuño et al., 2007).

5.4. Muestreo de anfibios y reptiles

El muestreo se realizó desde mediados de mayo a principios de septiembre de 2012, abarcando la mayor parte de la temporada de lluvias. Dentro de cada uno de los 12 sitios se establecieron 6 transectos diferentes (i.e. no fijos) por tiempo (3 horas por transecto) (Crump & Scott, 1994). Se buscó cubrir la mayor área posible dentro de cada fragmento y sitio control, excluyendo los claros del bosque para evitar efectos de confusión relacionados con la presencia de claros dentro de los transectos. La captura de individuos se realizó mediante el método de registro por conteos visuales, es decir, búsqueda directa. Esta técnica es ampliamente empleada en estudios de ecología de comunidades herpetofaunísticas, y es más efectivo que el muestreo por cuadrantes y por líneas de desvío para el registro de especies e individuos (Doan, 2003). Se realizaron seis transectos diferentes (un transecto por día, en días no consecutivos), intentando cubrir la mayor área posible de cada sitio. Dos personas recorrieron cada transecto dos veces, en la mañana de

10:00 a 13:00 h y en la noche de 19:00 a 22:00 h. Cada sitio se volvió a muestrear una vez que ya se habían muestreado los demás sitios (6 transectos diurnos y 6 nocturnos = 36 horas de registro por sitio; 432 horas x 2 personas = 864 horas de esfuerzo de muestreo). Se identificaron los individuos directamente en campo. Se midieron, pesaron y marcaron (en el caso de los reptiles) para evitar el conteo duplicado.

5.5. Análisis de datos

Los análisis estadísticos se realizaron de manera independiente para anfibios y reptiles. Para el caso de los reptiles, se excluyeron las tortugas ya que las especies que habitan en la zona son principalmente acuáticas y su presencia en los transectos fue azarosa. Para evaluar la suficiencia muestral dentro de cada sitio se estimó la cobertura de cada muestra utilizando el índice propuesto por Chao y Jost (2012):

$$\hat{C}_n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right]$$

donde n es el número total de individuos colectados, f_1 es el número de especies con un individuo colectado y f_2 el número de especies con dos individuos colectados. La cobertura del muestreo superó el 80% en todos los sitios (Tabla 1).

Como variables de respuesta se consideró el número de individuos y la diversidad de especies. Para el caso de la diversidad, se utilizaron medidas de diversidad verdadera, que son ampliamente recomendadas debido a que cumplen con el principio de replicación (Jost, 2006; Chao & Jost, 2012). En particular, se consideraron las diversidades de orden 0 (0D ,

riqueza de especies), orden 1 (1D , exponencial de la entropía de Shannon) y orden 2 (2D , inverso de Simpson). 0D representa el número total de especies, sin importar el número de individuos, por lo que da el mismo peso a todas las especies. 1D es interpretado como el número de especies típicas o comunes de la comunidad, ya que el peso que le da a cada especie es directamente proporcional al número relativo de individuos dentro de la comunidad. Finalmente, 2D es interpretado como el número de especies dominantes dentro de la comunidad, ya que da un peso mayor a las especies dominantes (Jost, 2006). Después, se estimó la equitatividad de cada comunidad utilizando el factor de equitatividad (EF) sugerido por Jost (2010): $EF = {}^2D/{}^0D$. Este índice toma valores de 1 cuando la comunidad es completamente equitativa, y se aproxima a 0 a medida que la comunidad es más inequitativa. De hecho, puede interpretarse como la proporción de especies dominantes dentro de una comunidad (Jost, 2010). También se construyeron curvas de rango-abundancia para cada grupo taxonómico para evaluar variaciones entre fragmentos en la distribución del número de individuos por familia de anfibios y reptiles.

Para evitar problemas de multicolinealidad en los modelos de regresión múltiple, primero se realizaron pruebas de correlación lineal (r-Pearson) entre todos los factores. Además, se calcularon los valores del factor de inflación de la varianza (VIF, por sus siglas en inglés). Valores de $VIF > 4$ indican que existe una posible colinialidad entre variables explicativas, mientras que valores > 10 indican una colinialidad severa (Neter et al., 1990; Chatterjee et al., 2000).

Puesto que algunas variables a escala de fragmento fueron coliniales con variables a escala de paisaje (e.g. índice de forma y densidad de borde, $r = 0.903$; tamaño de fragmento y cantidad de hábitat, $r = 0.995$), se realizaron dos análisis diferentes, uno considerando los factores a escala de fragmento y otro considerando los factores a escala del paisaje. En

particular, a escala de fragmento se incluyeron el tamaño del fragmento, la forma y la distancia al cuerpo de agua más cercano. Se excluyó el aislamiento del fragmento porque este factor fue colineal con varios atributos a escala de fragmento y del paisaje ($VIF > 4$). A escala de paisaje, se incluyeron la cantidad de hábitat, el grado de fragmentación y el porcentaje de la matriz cubierta por pastizales, ya que la distancia media entre fragmentos mostró un VIF de 4.52, lo que indica que era colineal con nuestra medida de fragmentación.

Para evaluar qué atributos del fragmento y del paisaje estaban más fuertemente asociados con el número de individuos y diversidad de anfibios y reptiles se realizaron modelos lineales generalizados (GLM) y el método de inferencia de modelos múltiples (multimodel averaging approach; Burnham & Anderson, 2002). Para las variables de respuesta tipo conteo (número de individuos y 0D) se fijó un error tipo Poisson, y para las variables 1D , 2D y EF se fijó un error tipo normal después de verificar que los errores de estas variables se distribuían normalmente (prueba de Shapiro-Wilk).

El método de inferencia de modelos múltiples utiliza el Criterio de Información Akaike (AIC) para evaluar la plausibilidad de cada uno de los modelos posibles a partir de todas las combinaciones de factores, siendo el modelo con menor AIC el más plausible. Para el presente proyecto se utilizó el AIC corregido para muestras pequeñas (AICc), y para el caso de los modelos con error Poisson, se utilizó el qAICc, como es recomendado para GLMs con error Poisson (Burnham & Anderson, 2002). El qAICc permite corregir la sobredispersión de los datos típicamente asociada a GLMs con error Poisson (Crawley, 2007).

Tabla 1. Número total de especies (S), individuos (N), singletons (f_1 , especies representadas por un solo individuo) y doubletons (f_2 , especies representadas por dos individuos) de anfibios y reptiles en cada sitio. Se muestra también la cobertura de cada muestra (en porcentaje). Los fragmentos están indicados con F y están ordenados de menor a mayor tamaño. Los sitios dentro del bosque continuo están indicados con BC.

Taxón	Sitio	S	N	f_1	f_2	%CM ^a
Anfibios	F1	7	55	1	0	98.2
	F2	9	49	2	0	95.9
	F3	10	42	3	2	93.1
	F4	9	26	5	2	81.4
	F5	13	84	5	2	94.1
	F6	13	54	5	2	90.9
	F7	6	43	0	1	100
	F8	13	58	2	5	96.8
	F9	6	21	4	0	81.0
	BC1	15	71	5	2	93.0
	BC2	12	91	3	1	96.7
	BC3	8	37	3	1	92.0
	Reptiles	F1	10	75	5	0
F2		14	52	7	3	86.8
F3		10	64	4	0	93.8
F4		11	60	3	1	95.1
F5		10	46	3	1	93.6
F6		9	50	3	0	94.0
F7		8	51	1	3	98.2
F8		8	103	1	3	99.1
F9		7	59	1	1	98.4
BC1		9	73	0	2	100
BC2		13	111	3	2	97.3
BC3		16	90	7	2	92.3

Además de los valores de AIC de cada modelo, se calcularon los pesos de Akaike (w_i), que son interpretados como la probabilidad que tiene cada modelo de ser el mejor modelo explicativo para cada variable de respuesta. Así, los modelos se ordenaron de mayor a menor w_i y se identificaron todos los modelos plausibles para cada variable de respuesta de manera que, al sumar sus pesos, la suma ($\sum w_i$) fuese de al menos 0.95. Así se tiene una confianza del 95% de que el set de modelos seleccionados incluye el “mejor modelo” que explica cada variable de respuesta. De manera complementaria, para identificar los factores que están más fuertemente asociados con cada variable de respuesta, se consideró el set de modelos cuyos valores de AICc (o qAICc) fuesen parecidos al mejor modelo [i.e. con menor (q)AICc]. En particular, diferencias en AICc menores a dos (i.e. $\Delta(q)AICc < 2$) indican que ambos modelos son igualmente plausibles (Burnham & Anderson, 2002; Grey et al., 2008). Así, se identificaron todos los modelos con $\Delta(q)AICc < 2$. Para conocer la importancia relativa de cada factor (variable explicativa), es decir, la probabilidad de que forme parte del “mejor modelo”, se sumaron todos los pesos de Akaike ($\sum w_i$) de los modelos en donde aparecía cada factor (Grey et al., 2008). Para conocer la asociación entre cada factor y la variable de respuesta se calculó el promedio de sus estimadores en todos los modelos y su varianza incondicional (Burnham & Anderson, 2002; Whittingham et al., 2005), lo que nos permite conocer la dirección de la asociación (positiva o negativa). De esta manera, en lugar de obtener un solo modelo adecuado, obtenemos un set de modelos plausibles que explican cada variable de respuesta. Para validar estos modelos se calculó la bondad de ajuste del modelo completo (i.e. aquel que incluye todas las variables explicativas) comparado con el modelo nulo (i.e. aquel que incluye sólo el intercepto). Para ello se calculó la devianza explicada por el modelo

completo en comparación con el modelo nulo (Crawley, 2007). Todos los análisis fueron realizados con las paqueterías *glmulti*, *leaps*, *car* y *MASS* del programa R 2.15.3.

6. RESULTADOS

En total se registraron 1,465 individuos pertenecientes a 58 especies: 631 anfibios (43% de los individuos) pertenecientes a 26 especies (9 familias; Tabla 2), y 834 reptiles (57% de los individuos) pertenecientes a 32 especies (11 familias; Tabla 3). Además, se registraron 4 especies de tortugas que fueron excluidas de los análisis (ver Métodos): *Chelydra serpentina*, *Trachemys scripta*, *Kinosternon acutum* y *Kinosternon leucostomum*.

Aunque la familia Hylidae fue dominante en todos los sitios por el gran número de individuos colectados de *Smilisca baudinii*. Los fragmentos estuvieron además dominados por una sola especie de la familia Eleutherodactylidae (*Eleutherodactylus leprus*), por dos especies de la familia Ranidae (*Lithobates maculatus* y *Lithobates vaillanti*) y por la única especie de Centrolenidae registrado hasta la fecha en la zona (*Hyalinobatrachium fleischmanni*). Los sitios control estuvieron dominados por individuos de las familias Plethodontidae (*Bolitoglossa mexicana* y *Bolitoglossa rufecens*) y Craugastoridae (Figura 2 y 3). El 15% de las especies de anfibios fueron exclusivas del bosque continuo (*Bolitoglossa mexicana*, *Craugastor alfredi*, *Gastrophryne elegans*, *Smilisca cyanosticta*; Tabla 2), mientras que el 26% sólo fueron registradas en los fragmentos (*Dendropsophus microcephalus*, *Scinax staufferi*, *Tlalocohyla picta*, *Trachycephalus typhonius*, *Leptodactylus fragilis*, *Lepthodactylus melanonotus*, *Bolitoglossa mulleri*; Tabla 2). En los fragmentos, las especies de anfibios con mayor número de individuos fueron *Eleutherodactylus leprus* (125 individuos, 29% de los individuos registrados en

fragmentos), *Smilisca baudinii* (82 ind., 19%), *Hyalinobatrachium fleischmanni* (68 ind., 16%), *Lithobates vaillanti* (37 ind., 9%) y *Bolitoglossa rufecens* (25 ind., 6%). Las especies con mayor número de individuos en el bosque continuo fueron *Bolitoglossa rufecens* (62 ind., 31%), *Smilisca baudinii* (30 ind., 15%), *Eleutherodactylus leprus* (25 ind., 13%), *Craugastor loki* (16 ind., 8%) y *Bolitoglossa mexicana* (12 ind., 6%). Es importante señalar que algunas especies dominantes en el bosque continuo, como *Craugastor loki* y *Bolitoglossa mexicana*, que ocuparon el cuarto y quinto lugar en número de individuos, respectivamente, fueron extremadamente raras (*C. loki*, 1 ind.) o ausentes (*B. mexicana*) en los fragmentos (Tabla 2), a pesar de que el número de fragmentos muestreados fue tres veces mayor al número de sitios dentro del bosque continuo.

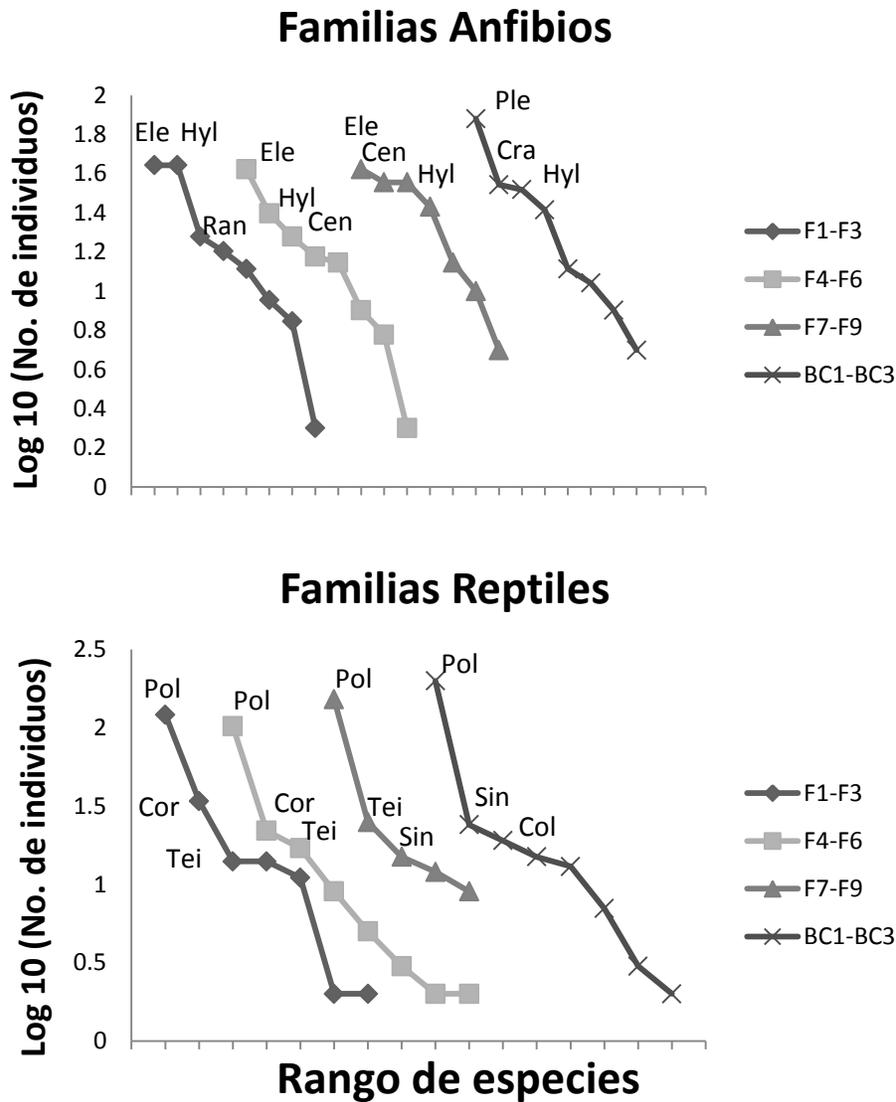


Figura 2. Número de individuos (transformado a logaritmo) de las familias de anfibios y reptiles colectadas en fragmentos ordenados por tamaño, tres pequeños (2.8-20.3 ha), tres fragmentos medianos (20.6-33.4 ha), tres fragmentos grandes (37.8-91.9 ha) y tres sitios control (Reserva de la Biosfera Montes Azules) en la selva Lacandona, Chiapas. Las tres familias de anfibios con mayor número de individuos fueron Eleutherodactylidae (Ele), Hylidae (Hyl), Ranidae (Ran), Centrolenidae (Cen), Plethodontidae (Ple) y Craugastoridae (Cra). Las tres familias de reptiles con mayor número de individuos fueron Polichrotidae (Pol), Corytophanidae (Cor), Teiidae (Tei), Sincidae (Sin) y Colubridae (Col).

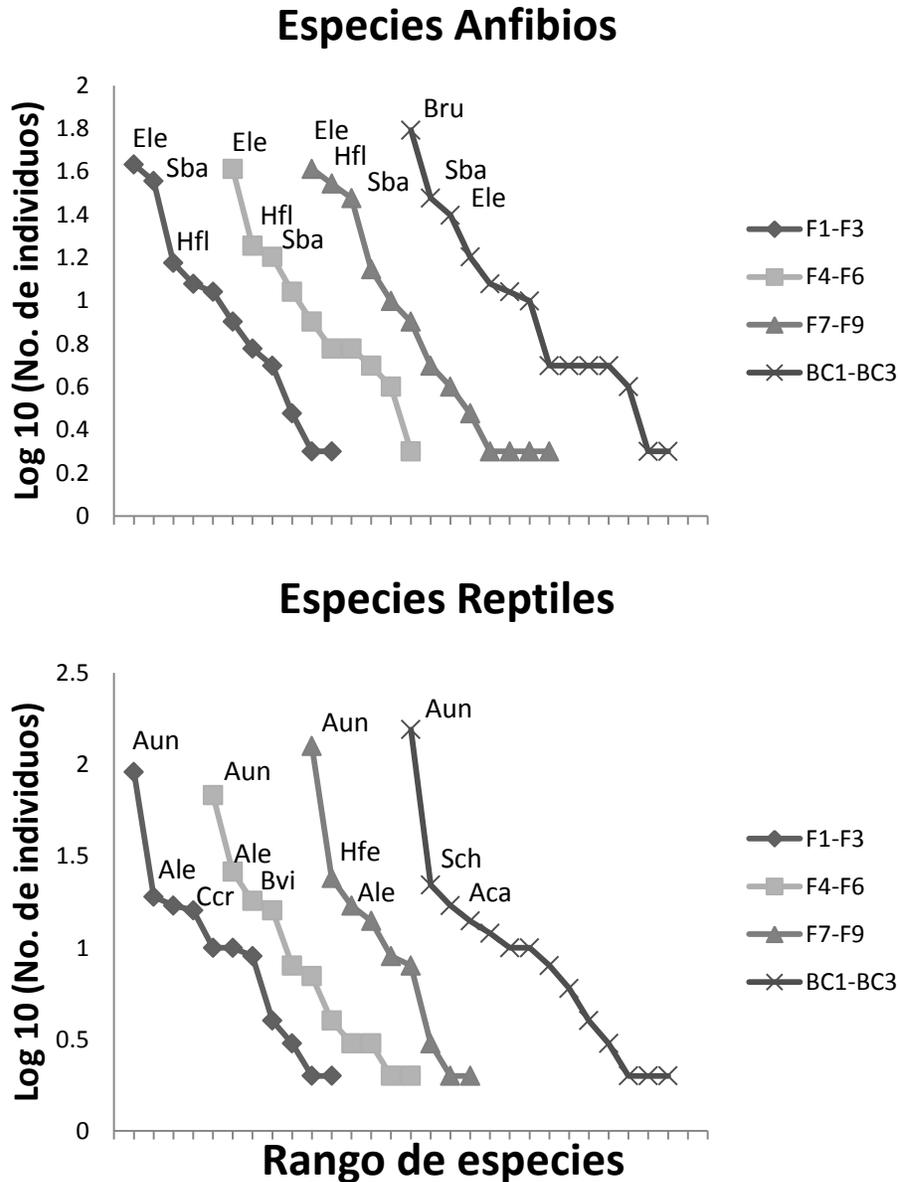


Figura 3. Número de individuos (transformado a logaritmo) de las especies de anfibios y reptiles colectadas en fragmentos ordenados por tamaño, tres pequeños (2.8-20.3 ha), tres fragmentos medianos (20.6-33.4 ha), tres fragmentos grandes (37.8-91.9 ha) y tres sitios control (Reserva de la Biosfera Montes Azules) en la selva Lacandona, Chiapas. Las especies de anfibios con mayor número de individuos fueron *Eleutherodactylus leprus* (Ele), *Smilisca baudinii* (Sba), *Hyalinobatrachium fleischmanni* (Hfl), y *Bolitoglossa rufecens* (Bru). Las especies de reptiles con mayor número de individuos fueron *Anolis uniformis* (Aun), *Anolis lemurinus* (Ale), *Corytophanes cristatus* (Ccr), *Basiliscus vittatus* (Bvi) *Holcosus festivus* (Hfe), *Scincella cherriei* (Sch) y *Anolis capito* (Aca).

Tabla 2. Especies de anfibios registradas en 9 fragmentos (FF) y tres sitios dentro del bosque continuo (BC) de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, selva Lacandona, México. Se indica el número de individuos de cada especie y el porcentaje de sitios ocupados (entre paréntesis).

Orden	Familia	Especies	FF	BC	Total	
Anura	Bufonidae	<i>Incilius campbelli</i>	10(66.6%)	2(66.6%)	12(66.6%)	
		<i>Incilius valliceps</i>	13(66.6%)	5(33.3%)	18(58.3%)	
		<i>Rhinella marina</i>	6(22.2%)	5(66.6%)	11(33.3%)	
	Centrolenidae	<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i>	68(55.5%)	10(66.6%)	78(58.3%)	
	Craugastoridae	<i>Craugastor alfredi</i>	0(0.0%)	11(33.3%)	11(25%)	
		<i>Craugastor laticeps</i>	3(33.3%)	2(66.6%)	5(41.6%)	
		<i>Craugastor loki</i>	1(11.1%)	16(66.6%)	17(25%)	
		<i>Craugastor palenque</i>	6(22.2%)	3(100%)	9(41.6%)	
	Eleutherodactylidae	<i>Eleutherodactylus leprus</i>	125(100%)	25(100%)	150(100%)	
	Hylidae	<i>Agalychnis callidryas</i>	7(22.2%)	1(33.3%)	8(25%)	
		<i>Dendropsophus microcephalus</i>	1(11.1%)	0(0.0%)	1(8.3%)	
		<i>Scinax staufferi</i>	4(44.4%)	0(0.0%)	4(33.3%)	
		<i>Smilisca baudinii</i>	82(100%)	30(100%)	112(100%)	
		<i>Smilisca cyanosticta</i>	0(0.0%)	1(33.3%)	1(8.3%)	
		<i>Tlalocohyla picta</i>	3(33.3%)	0(0.0%)	3(25%)	
		<i>Trachycephalus typhoni</i>	5(22.2%)	0(0.0%)	5(16.6%)	
		Leptodactylidae	<i>Leptodactylus fragilis</i>	1(11.1%)	0(0.0%)	1(8.3%)
			<i>Leptodactylus melanonotus</i>	8(22.2%)	0(0.0%)	8(16.6%)
		Microhylidae	<i>Gastrophryne elegans</i>	0(0.0%)	4(33.3%)	4(8.3%)
	Ranidae	<i>Lithobates brownorum</i>	2(11.1%)	1(33.3%)	3(16.6%)	
<i>Lithobates maculatus</i>		18(66.6%)	1(33.3%)	19(58.3%)		
<i>Lithobates vaillanti</i>		37(88.8%)	5(66.6%)	42(83.3%)		
Caudata	Plethodontidae	<i>Bolitoglossa mexicana</i>	0(0.0%)	12(100%)	12(25%)	
		<i>Bolitoglossa mulleri</i>	5(44.4%)	0(0.0%)	5(33.3%)	
		<i>Bolitoglossa rufecens</i>	25(88.8%)	62(100%)	87(91.6%)	
		<i>Oedipina elongata</i>	2(22.2%)	1(33.3%)	3(25%)	

De manera interesante, observando las gráficas de rango-abundancia es claro que la comunidad de reptiles fue más inequitativa que la comunidad de anfibios (Figura 2). A diferencia de los anfibios, la comunidad de reptiles en todos los sitios estuvo dominada por una sola familia (Polichrotidae). La familia Teiidae también fue dominante en todos los fragmentos. Sin embargo, los fragmentos más pequeños (F1-F6) estuvieron también dominados por individuos de la familia Corytophanidae, mientras que los tres fragmentos

más grandes y los tres sitios control estuvieron dominados por la familia Sincidae. Los sitios control estuvieron también dominados por individuos de la familia Colubridae (Figura 2).

El 25% de las especies de reptiles sólo se encontraron en el bosque continuo (*Celestus rozellae*, *Plestiodon sumichrasti*, *Anolis capito*, *Anolis pentaprion*, *Adelphicos visoninum*, *Sibon dimidiatus*, *Porthidium nasutum*, *Kinosternon acutum*; Tabla 3), mientras que el 22% de las especies fueron exclusivas de bosques fragmentados (*Coleonyx elegans*, *Holcosus undulatus*, *Boa constrictor*, *Coniophanes imperialis*, *Leptophis ahaetulla*, *Leptophis mexicanus*, *Ninia diademata*, *Oxyrhopus petola*, *Pseustes poecilonotus*, *Scaphiodontophis annulatus*, *Micrurus diastema*, *Chelydra serpentine*, *Trachemys scripta*, *Kinosternon leucostomum*; Tabla 3). El número de individuos de cada especie varió entre condiciones de bosque, con excepción de *Anolis uniformis* que fue (por mucho) la especie con mayor número de individuos tanto en bosque fragmentado (285 ind., 51%) como en bosque continuo (155 ind., 57%). Las siguientes especies con mayor número de individuos en los fragmentos fueron: *Anolis lemurinus* (62 ind., 11%), *Holcosus festivus* (50 ind., 9%), *Basiliscus vittatus* (43 ind., 8%) y *Scincella cherriei* (32 ind., 6%); mientras que en el bosque continuo fueron: *Scincella cherriei* (22 ind., 8%), *Anolis capito* (17 ind., 6%), *Anolis lemurinus* (14 ind., 5%) y *Corytophanes cristatus* (10 ind., 4%; Tabla 3).

Tabla 3. Especies de reptiles registradas (incluidas las tortugas) en 9 fragmentos (FF) y tres sitios dentro del bosque continuo (BC) de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, selva Lacandona, México. Se indica el número de individuos de cada especie y el porcentaje de sitios ocupados (entre paréntesis).

Orden/Suborden	Familia	Especies	FF	BC	Total	
Squamata						
Lacertilia	Diploglossidae	<i>Celestus rozellae</i>	0	1(33.3%)	1(8.3%)	
	Corytophanidae	<i>Basiliscus vittatus</i>	43(100%)	4(33.3%)	47(83.3%)	
		<i>Corytophanes cristatus</i>	22(55.5%)	10(100%)	32(66.6%)	
	Eublepharidae	<i>Coleonyx elegans</i>	5(33.3%)	0	5(25%)	
	Scincidae	<i>Plestiodon sumichrasti</i>	0	1(33.3%)	1(8.3%)	
		<i>Scincella cherriei</i>	32(100%)	22(100%)	54(100%)	
	Teiidae	<i>Holcosus festivus</i>	50(100%)	12(100%)	62(100%)	
		<i>Holcosus undulatus</i>	3(11.1%)	0	1(8.3%)	
	Dactyloidae	<i>Anolis biporcatus</i>	1(11.1%)	1(33.3%)	2(16.6%)	
		<i>Anolis capito</i>	0	17(100%)	17(25%)	
		<i>Anolis lemurinus</i>	62(88.8%)	14(100%)	76(91.6%)	
		<i>Anolis pentaprion</i>	0	1(33.3%)	1(8.3%)	
		<i>Anolis rodriguezii</i>	24(100%)	10(100%)	34(100%)	
		<i>Anolis uniformis</i>	285(100%)	155(100%)	440(100%)	
	Xantusiidae	<i>Lepidophyma flavimaculatum</i>	1(11.1%)	2(33.3%)	3(25%)	
	Serpentes	Boidae	<i>Boa constrictor</i>	1(11.1%)	0	1(8.3%)
		Colubridae	<i>Adelphicos visoninum</i>	0	1(33.3%)	1(8.3%)
			<i>Coniophanes bipunctatus</i>	2(22.2%)	1(33.3%)	3(25%)
			<i>Coniophanes imperialis</i>	5(33.3%)	0	5(25%)
			<i>Imantodes cenchoa</i>	6(33.3%)	8(100%)	14(50%)
<i>Leptodeira septentrionalis</i>			2(22.2%)	2(33.3%)	4(25%)	
<i>Leptophis ahaetulla</i>			1(11.1%)	0	1(8.3%)	
<i>Leptophis mexicanus</i>			1(11.1%)	0	1(8.3%)	
<i>Ninia diademata</i>			1(11.1%)	0	1(8.3%)	
<i>Ninia sebae</i>			5(33.3%)	3(33.3%)	8(33.3%)	
<i>Oxyrhopus petola</i>			1(11.1%)	0	1(8.3%)	
<i>Pseustes poecilonotus</i>			1(11.1%)	0	1(8.3%)	
<i>Scaphiodontophis annulatus</i>			2(22.2%)	0	2(16.6%)	
<i>Sibon dimidiatus</i>			0	1(33.3%)	1(8.3%)	
<i>Sibon nebulatus</i>			1(11.1%)	2(33.3%)	3(25%)	
Elapidae		<i>Micrurus diastema</i>	3(22.2%)	0	3(16.6%)	
Viperidae		<i>Porthidium nasutum</i>	0	6(66.6%)	6(16.6%)	
Testudines		Chelydridae	<i>Chelydra rossignonii</i>	1(11.1%)	0(0.0%)	1(8.3%)
		Emydidae	<i>Trachemys scripta</i>	1(11.1%)	0(0.0%)	1(8.3%)
		Kinosternidae	<i>Kinosternon acutum</i>	0	2(33.3%)	2(8.3%)
<i>Kinosternon leucostomum</i>	1(11.1%)		0	1(8.3%)		

6.1. Respuesta de los anfibios a los atributos del fragmento y del paisaje

Los atributos espaciales del fragmento y del paisaje estuvieron débilmente asociados con la diversidad y con el número de individuos de las comunidades de anfibios, ya que en la mayoría de los casos los modelos explicaron menos del 10% de la devianza (Figura 3). Únicamente el número de individuos tendió a disminuir en paisajes más fragmentados ($\Sigma w_i = 0.27$; Figura 3f; Tabla 4).

En contraste con los anfibios, el número de individuos y diversidad de reptiles estuvo más fuertemente relacionada con las características espaciales de los fragmentos y los paisajes, con porcentajes de devianza explicada superior al 30% en la mayoría de los casos (Figura 4). En particular, a escala de fragmento, el número de individuos y diversidad de reptiles estuvo particularmente asociada con la forma de los fragmentos: fragmentos más irregulares presentaron menos individuos, menor número total de especies (0D) y mayor número de especies dominantes (2D), resultando en comunidades más equitativas (Figura 4a, 4b, 4d y 4e; Tabla 4). El tamaño del fragmento también estuvo asociado con la diversidad y el número de individuos de reptiles: fragmentos más grandes presentaron un mayor número de individuos, pero menor número de especies dominantes, siendo estos fragmentos los que presentaron comunidades menos equitativas (Figura 4a, 4d, y 4e; Tabla 4).

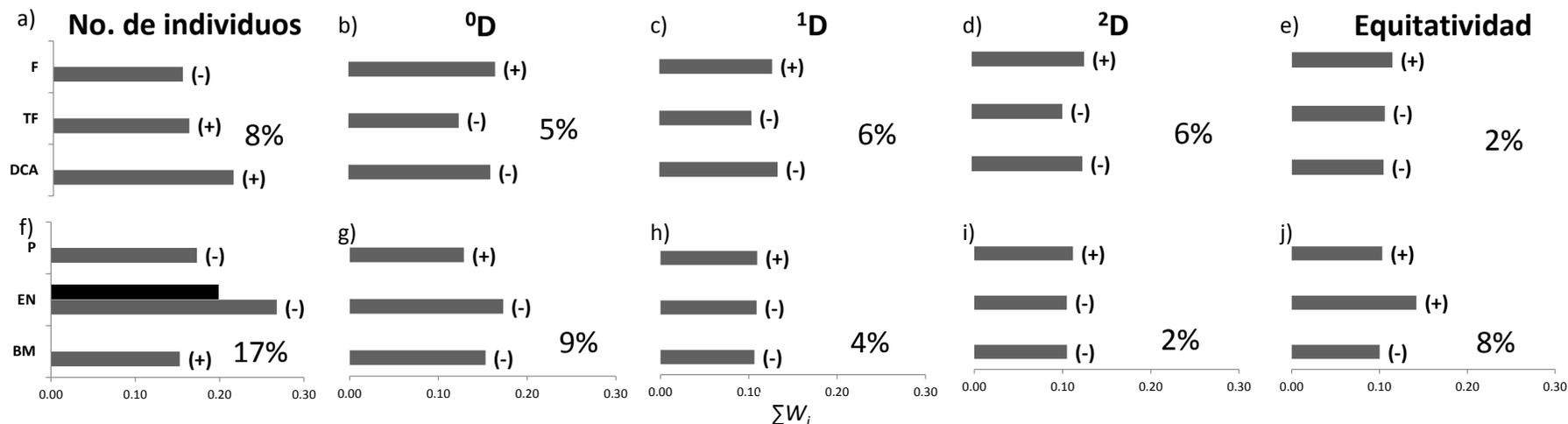


Figura 4. Relación entre diferentes atributos de la comunidad de anfibios y las características espaciales del fragmento (a-e) y del paisaje (f-j). Los atributos de la comunidad incluyen el número de individuos, la riqueza de especies (⁰D), el exponencial de Shannon (¹D), el inverso de Simpson (²D) y la equitatividad de la comunidad. Estos fueron medidos en 9 fragmentos y 3 sitios control dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, selva Lacandona, Chiapas. Los atributos espaciales a escala de fragmento incluyen la forma (F), el tamaño (TF) y la distancia media de los individuos muestreados al cuerpo de agua más cercano (DCA). Los atributos a escala del paisaje incluyen el porcentaje de bosque maduro en el paisaje (BM), el porcentaje de la matriz compuesta por pastizales (P) y el número efectivo de fragmentados (EN). En gris se muestra la suma de los pesos de Akaike (W_i) para cada atributo espacial considerando todos los modelos en los que fue incluido dicho atributo y que, en conjunto, presentaron una suma de Akaike (ΣW_i) > 0.95. En negro se muestra la suma de los pesos de Akaike para los atributos que aparecieron en los modelos que tuvieron un $\Delta(q)AICc < 2$. El signo de cada atributo indica la dirección de la asociación que tiene con cada variable de respuesta. Finalmente, se indica también el porcentaje de devianza explicado por el modelo completo en relación al modelo nulo (i.e., modelo que sólo presentaba el intercepto).

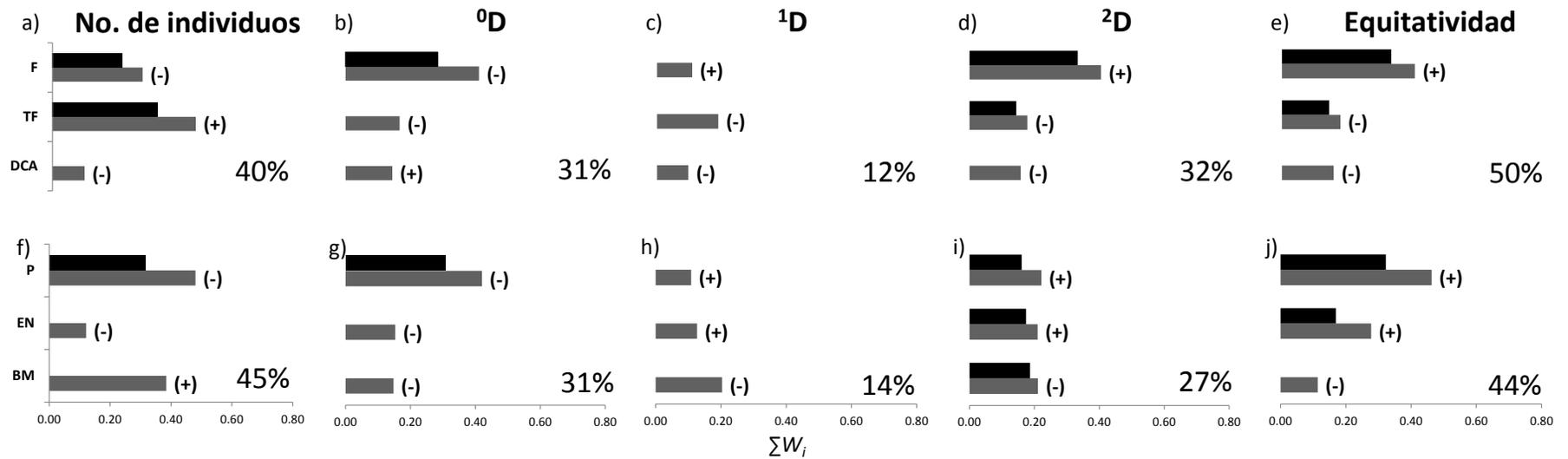


Figura 5. Relación entre diferentes atributos de la comunidad de reptiles y las características espaciales del fragmento (a-e) y del paisaje (f-j). Los atributos de la comunidad incluyen el número de individuos, la riqueza de especies (⁰D), el exponencial de Shannon (¹D), el inverso de Simpson (²D) y la equitatividad de la comunidad. Estos fueron medidos en 9 sitios fragmentados y 3 sitios control dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, selva Lacandona, Chiapas. Los atributos espaciales a escala de fragmento incluyen la forma (F), el tamaño (TF) y la distancia media de los individuos muestreados al cuerpo de agua más cercano (DCA). Los atributos a escala del paisaje incluyen el porcentaje de bosque maduro en el paisaje (BM), el porcentaje de la matriz compuesta por pastizales (P) y el número efectivo de fragmentados (EN). En gris se muestra la suma de los pesos de Akaike (Σw_i) para cada atributo espacial considerando el set de modelos con $\Sigma w_i > 0.95$. En negro se muestra la suma de los pesos de Akaike para el set de modelos con $\Delta(q)AICc < 2$. El signo de cada atributo indica la dirección de la asociación que tiene con cada variable de respuesta. También se indica el porcentaje de devianza explicado por el modelo completo en relación al modelo nulo (ver detalles en Métodos).

A escala de paisaje, el factor más importante fue el porcentaje de la matriz cubierto por pastizales, seguido del grado de fragmentación (Figura 4). En particular, los sitios rodeados por matrices dominadas por pastizales presentaron un menor número de reptiles, menor riqueza total de especies, mayor número de especies dominantes y mayor equitatividad (Figura 4f, 4g, 4i y 4j; Tabla 4). El número de especies dominantes también fue mayor en paisajes más fragmentados y con menor cobertura forestal, lo que resultó en comunidades más equitativas en los paisajes más fragmentados (Figura 4i y 4j; Tabla 5).

Tabla 4. Parámetros promediados (β) y su varianza incondicional (VI) de la asociación entre las características de los fragmentos y la diversidad y número de individuos de anfibios y reptiles en la selva Lacandona, México. La diversidad fue evaluada como: 0D = riqueza total de especies, 1D = exponencial de Shannon, 2D = inverso de Simpson y equitatividad de la comunidad. El signo del parámetro indica la dirección de la asociación entre cada atributo espacial y cada variable de respuesta.

	ANFIBIOS		REPTILES	
	β	VI	β	VI
<i>Número de individuos</i>				
Forma	-0.0039	0.0002	-0.0224	0.0011
Tamaño Fragmento	0.0003	0.0000	0.0022	0.0000
Dist. Cuerpo agua	0.0019	0.0000	-0.0001	0.0000
0D				
Forma	0.0057	0.0004	-0.0245	0.0017
Tamaño Fragmento	-0.0001	0.0000	-0.0002	0.0000
Dist. Cuerpo agua	-0.0008	0.0000	0.0002	0.0000
1D				
Forma	0.0417	0.0431	0.0106	0.0048
Tamaño Fragmento	-0.0005	0.0001	-0.0024	0.0000
Dist. Cuerpo agua	-0.0086	0.0015	-0.0012	0.0001
2D				
Forma	0.0339	0.0281	0.1054	0.0231
Tamaño Fragmento	-0.0002	0.0001	-0.0021	0.0000
Dist. Cuerpo agua	-0.0057	0.0009	-0.0054	0.0003
<i>Equitatividad</i>				
Forma	0.0006	0.0000	0.0281	0.0004
Tamaño Fragmento	-0.0000	0.0000	-0.0000	0.0000
Dist. Cuerpo agua	-0.0000	0.0000	-0.0008	0.0000

Tabla 5. Parámetros promediados (β) y su varianza incondicional (VI) de la asociación entre las características de los paisajes y la diversidad y número de individuos de anfibios y reptiles en la selva Lacandona, México. La diversidad fue evaluada como: 0D = riqueza total de especies, 1D = exponencial de Shannon, 2D = inverso de Simpson y equitatividad de la comunidad. El signo del parámetro indica la dirección de la asociación entre cada atributo espacial y cada variable de respuesta.

	ANFIBIOS		REPTILES	
	β	VI	β	VI
<i>Número de individuos</i>				
% Bosque maduro	0.0002	0.0000	0.0019	0.0000
No. Efectivo Fragmentos	-0.2081	0.1313	-0.0466	0.0244
Pastizales	-0.0006	0.0000	-0.0029	0.0000
0D				
% Bosque maduro	-0.0002	0.0000	-0.0001	0.0000
No. Efectivo Fragmentos	-0.0819	0.0662	-0.0359	0.0489
Pastizales	0.0003	0.0000	-0.0019	0.0000
1D				
% Bosque maduro	-0.0010	0.0001	-0.0023	0.0000
No. Efectivo Fragmentos	-0.2338	3.9527	0.1981	0.7170
Pastizales	0.0016	0.0002	0.0001	0.0000
2D				
% Bosque maduro	-0.0005	0.0001	-0.0026	0.0000
No. Efectivo Fragmentos	-0.0936	2.2836	0.4719	1.3368
Pastizales	0.0014	0.0001	0.0031	0.0001
<i>Equitatividad</i>				
% Bosque maduro	-0.0000	0.0000	-0.0001	0.0000
No. Efectivo Fragmentos	0.0166	0.0040	0.0819	0.0255
Pastizales	0.0000	0.0000	0.0011	0.0000

7. DISCUSIÓN

La presente tesis aporta información valiosa y novedosa sobre la ecología y conservación de anfibios y reptiles en paisajes tropicales fragmentados. Entre los hallazgos principales, merecen ser destacados los siguientes. En primer lugar, considerando los factores evaluados, los resultados sugieren que los reptiles son más sensibles a los cambios espaciales del fragmento y del paisaje que los anfibios, un hallazgo contrario a lo esperado. En relación al debate sobre el efecto relativo de la pérdida y fragmentación del hábitat (Fahrig, 2003; Thronton et al., 2011b), los resultados indican que sólo el número de individuos de reptiles incrementó en fragmentos más grandes rodeados por mayor cobertura forestal, lo que sugiere que la pérdida de hábitat tiene un impacto negativo mayor sobre los reptiles que la fragmentación *per se*. Esto es consistente con lo reportado para muchos otros organismos (revisado por Fahrig, 2003). Aunque la fragmentación *per se* estuvo débilmente asociada con ambos grupos, las relaciones fueron más fuertes para el caso de los anfibios. En particular, la fragmentación se relacionó negativamente con el número de individuos de anfibios. Puesto que este grupo no se vio afectado de manera importante por los cambios en el tamaño del fragmento ni en la cobertura forestal, estos hallazgos sugieren que los anfibios son más sensibles a la fragmentación *per se* que a la pérdida de hábitat, como se ha propuesto para ecosistemas tropicales (ver más detalles abajo). Finalmente, tanto la forma de los fragmentos como el porcentaje de la matriz cubierta por pastizales se relacionaron negativamente con el número de individuos y riqueza de reptiles, pero positivamente con el número de especies dominantes (2D). Esto sugiere que los efectos de borde asociados a fragmentos más irregulares y rodeados por matrices dominadas por pastizales limitan el

número de reptiles dentro de los fragmentos, afectando particular y negativamente el número de especies raras. Por todo lo anterior, es claro que los anfibios y reptiles responden de manera diferente a los cambios espaciales en el hábitat, por lo que a continuación se discuten estos resultados de manera separada para cada grupo.

7.1. Los anfibios: ¿Son realmente poco sensibles a los cambios en el hábitat?

Los anfibios tienen una menor capacidad de movimiento y son más dependientes de las condiciones micro-ambientales que los reptiles (Gibbons et al., 2000). Dado que estas condiciones pueden estar dadas por las características de los fragmentos y del paisaje (Laurance et al., 2002; Pinto et al., 2010), se esperaba que los anfibios estuviesen más fuertemente asociados con los atributos del fragmento y del paisaje que los reptiles. Sin embargo, esta débil asociación de la comunidad de anfibios con las características espaciales del hábitat es consistente con Cabrera-Guzman & Reynoso (2012), quienes tampoco encuentran asociaciones significativas entre la comunidad de anfibios y el tamaño del fragmento en Los Tuxtlas, Veracruz. Aunque estos hallazgos podrían sugerir que estos animales son poco sensibles a los cambios espaciales en el hábitat, existen importantes limitaciones que deben ser consideradas antes de llegar a conclusiones definitivas.

Como demuestra Pinto et al. (2010), las condiciones microclimáticas dependen de las características del paisaje, en particular, de la cobertura forestal remanente. En este sentido, la región de estudio aún mantiene un porcentaje relativamente alto (ca. 40%) de cobertura forestal, y la matriz es muy heterogénea, incluyendo un gran porcentaje de área cubierta por cultivos arbolados y bosques secundarios, los cuales pueden amortiguar los cambios microclimáticos entre el interior y exterior de los fragmentos (Didham & Lawton,

1999). Así, es probable que las condiciones microclimáticas no difirieran significativamente entre sitios de estudio, como demostró Santos (2011) al comparar la temperatura y humedad entre fragmentos y sitios control dentro del bosque continuo de la región. Las condiciones microclimáticas también dependen de la estructura de la vegetación, y una investigación reciente llevada a cabo en los mismos sitios de estudio demuestra que la estructura de la vegetación no varía entre sitios (Hernández-Ruedas et al., 2014). Además, el estudio fue realizado en época de lluvias, lo que pudo incrementar la disponibilidad de agua en todos los sitios. Así, quizás el agua no resultó ser un factor limitante en este caso.

Aunado al tema del clima, existen evidencias de que los cambios en configuración del paisaje afectan principalmente a los organismos que se desplazan por el paisaje, i.e., aquellos que tienen rangos territoriales más grandes (Gibbs, 1998). Sin embargo, las especies más sedentarias o con rangos territoriales pequeños (como es el caso de muchos anfibios), suelen ser las menos afectadas por los cambios espaciales en la configuración del hábitat (Gibbs, 1998). En conjunto, todas estas evidencias pueden ayudar a explicar por qué la diversidad y número de individuos de anfibios no estuvo fuertemente relacionada con las características espaciales del hábitat. Esto no quiere decir que estos organismos no dependen de la estructura espacial de su hábitat. Más bien, apoya la idea de que la transformación del hábitat en la región ha sido moderada, ya que no ha causado cambios drásticos en las condiciones bióticas y abióticas dentro de los fragmentos (ver Santos, 2011; Garmendía et al., 2013; Hernández-Ruedas et al., 2014; San-José et al., 2014).

A pesar de lo anterior, los resultados sugieren que los anfibios son más sensibles a la fragmentación *per se* que a la pérdida de hábitat. Fahrig (2003) demuestra que la fragmentación *per se* resulta en un incremento en la cantidad de bordes forestales. Dado

que las especies tropicales suelen responder de manera negativa a los efectos de borde (ver Laurance et al., 2002), Fahrig (2003) sugiere que, contrario a los bosques templados donde las especies son más vulnerables a la pérdida de hábitat, en los trópicos las especies podrían ser más sensibles a la fragmentación *per se*. La presente tesis apoya parcialmente esta idea para los anfibios, ya que aunque el número de individuos de anfibios disminuyó en paisajes más fragmentados, y se ha reportado que los anfibios son sensibles a los efectos de borde (Pearman, 1997; Suazo-Ortuño et al., 2007), ni el número de individuos ni la diversidad de anfibios estuvieron asociados con el tamaño o la forma de los fragmentos, atributos que son comúnmente relacionados con los efectos de borde (Laurance et al., 2002). Por tanto, más estudios son necesarios para poner a prueba esta idea, con un enfoque paisajístico pero que considere también las condiciones microclimáticas, como temperatura, humedad, incidencia solar etc. Esto permitirá comprobar si el tamaño y la forma de los fragmentos, no resulta en cambios en las condiciones microclimáticas. Ya que la devianza explicada por los modelos fue muy baja, lo que sugiere precaución al interpretar estos resultados. Por otro lado debemos reconocer que una debilidad importante de este trabajo, fue que no obtuvimos los datos de abundancia de manera correcta, es decir conteo de individuos/probabilidad de detección. Por lo que toda la información obtenida en éste trabajo debe de ser tomada con precaución, futuros trabajos también deberán de considerar este aspecto para obtener resultados más claros y poder realizar sugerencias de manejo más precisas.

Además, aunque los cambios a nivel de la comunidad no parecen ser muy notorios, es posible que estén ocurriendo cambios importantes en las poblaciones de algunas especies particulares en el área fragmentada de Marqués de Comillas. Por ejemplo, la salamandra *Bolitoglossa mexicana* y la rana *Craugastor alfredi* fueron muy abundantes en el bosque

continuo, pero no fueron registradas en los fragmentos a pesar de que el esfuerzo de muestreo fue tres veces superior en los fragmentos. Otras especies como *C. loki* y *Bolitoglossa rufecens* fueron registradas en ambos tipos de bosque, pero fueron mucho más abundantes en el bosque conservado (Tabla 2). Esto sugiere que estas especies podrían ser particularmente sensibles a los cambios en el hábitat que ocurren en paisajes fragmentados, como lo demuestra también una revisión reciente para la misma región (Hernández-Ordóñez et al., 2014). Por tanto, estudios futuros a nivel poblacional serán necesarios para evaluar con precisión los factores que determinan el número de individuos y distribución de estas especies, para poder diseñar estrategias de manejo adecuadas para su conservación.

7.2. Respuesta de reptiles a los cambios en la estructura espacial del hábitat

Los resultados indican que los reptiles fueron muy sensibles a los cambios en las características de los fragmentos y del paisaje, ya que en la mayoría de los casos los modelos estadísticos explicaron un alto porcentaje de devianza (entre 30 y 50%). Esto puede estar asociado con el hecho de que, en general, los reptiles poseen un área de actividad más amplia que los anfibios (Gibbons et al., 2000), lo que puede contribuir a explicar por qué están más relacionados con las características espaciales del hábitat (Gibbs, 1998).

Consistente con lo reportado para muchos otros organismos (ver Fahrig, 2003), los resultados sugieren que la pérdida de hábitat tiene un impacto negativo mayor sobre los reptiles que la fragmentación *per se*. En particular, el número de individuos de reptiles incrementó en fragmentos más grandes rodeados por mayor cobertura forestal. Otros estudios han encontrado que los fragmentos más grandes presentan mayor número de

individuos y riqueza (Souza & Brown, 1994) y menor pérdida de especies (Lovejoy et al., 1986; Gilbert & Setz, 2001). Además de presentar más individuos, los fragmentos más grandes presentaron un menor número de especies dominantes (2D), lo que resultó en comunidades menos equitativas. Este hallazgo puede ser explicado por la dominancia de *Basiliscus vittatus*, *Holcosus festivus* y *Anolis lemurinus* en fragmentos más pequeños, especies que comúnmente ocupan áreas abiertas.

De manera interesante, la diversidad y número de individuos de reptiles estuvieron asociadas de manera similar a la forma de los fragmentos y a la cobertura de pastizales en la matriz. En particular, fragmentos más irregulares y rodeados por matrices dominadas por pastizales presentaron menos individuos, menor riqueza total de especies, pero un mayor número de especies dominantes y mayor equitatividad. Fragmentos con formas más irregulares presentan una mayor cantidad de borde expuesta a la matriz, lo que puede incrementar los efectos de borde (Laurance & Yensen, 1991; Collinage & Palmer, 2002), particularmente cuando el fragmento está rodeado por pastizales, ya que este tipo de cobertura es la de mayor contraste comparado con el bosque del fragmento. Esto puede limitar el número de especies e individuos dentro de los fragmentos, ya que como se discutió arriba, muchas especies evitan estos ambientes de borde (Ries & Sisk 2004; Urbina-Cardona et al., 2006), como *Anolis capito*. Sin embargo, especies generalistas como *Basiliscus vittatus*, *Ameiva festiva* y *Anolis lemurinus*, pueden verse beneficiadas por estos ecotonos, lo que puede explicar que el número de especies dominantes aumente en fragmentos más irregulares y bordeados por pastizales, lo que incrementa la equitatividad de la comunidad. Estos cambios en dominancia de algunas especies cerca de los bordes, y la desaparición de algunas especies sensibles a los efectos de borde han sido también

reportados para reptiles y anfibios (Gascon et al., 1999; Urbina-Cardona et al., 2006; Suazo-Ortuño, 2007).

8. CONCLUSIONES

Este trabajo muestra que, de manera general, el actual cambio de uso de suelo en la región de Marqués de Comillas no ha resultado en la desaparición de un número significativo de especies de anfibios y reptiles dentro de los fragmentos de bosque remanente. Así, parece que la región aún no ha sufrido un cambio drástico a nivel de la comunidad herpetofaunística. Sin embargo, considerando algunas poblaciones de especies particulares, parece que la región ya comienza a sufrir cambios importantes, ya que las especies que dominaron la comunidad del área fragmentada fueron notablemente diferentes a las que dominaron el área de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules. Aunque el esfuerzo de muestreo fue tres veces mayor en la zona fragmentada que en el bosque continuo, varias especies de anfibios y reptiles no lograron ser detectadas en los fragmentos. Ejemplo de ello fue una especie de anfibio (*Bolitoglossa mexicana*) y una de reptil (*Anolis capito*); especies que se encontraron entre las cinco más abundantes dentro de la reserva. Por tanto, estudios a nivel poblacional que se basen en la estimación de probabilidad de detección/captura son necesarios para identificar las especies más sensibles a los cambios de uso de suelo, así como las estrategias de conservación y manejo más urgentes para su conservación.

Por otro lado, la mayor vulnerabilidad de los reptiles a los cambios en la estructura del paisaje nos sugiere que, a diferencia de lo encontrado en otras regiones (e.g. Hartwell & Ollivier, 1998), este grupo podría ser mejor indicador de las condiciones del hábitat que los

anfibios, al menos para la selva Lacandona. Este resultado es muy novedoso y sorprendente, ya que siempre se han propuesto a los anfibios como especies indicadoras de la calidad del hábitat. Sin embargo, debido a que este trabajo fue realizado únicamente durante la época de lluvias, sería importante desarrollar estudios a más largo plazo (al menos cubriendo un ciclo anual) para identificar patrones más precisos y generalizables. Por ejemplo, el hecho de que la distancia a los cuerpos de agua no tuvo un efecto importante sobre las comunidades de anfibios puede estar relacionado con la gran disponibilidad de agua en la región en esta temporada de estudio, y no tanto al hecho de que los anfibios no dependan de estos cuerpos de agua, como ha sido previamente demostrado en varios trabajos (e.g. Jellinek et al., 2004).

Cabe señalar que para conservar la comunidad herpetofaunística de esta región, y particularmente la comunidad de reptiles, es necesario evitar la pérdida de cobertura forestal a nivel regional. Esta medida reducirá los efectos negativos que tiene la pérdida de hábitat sobre el número de individuos y sobre el número de especies raras de reptiles, y permitirá la persistencia de muchas especies que parecen depender de áreas boscosas de mayor tamaño, como *Bolitoglossa mexicana* y *Anolis capito*. Por lo tanto, como ha sido previamente sugerido para conservar otros grupos taxonómicos, como roedores (San-José et al., 2014), mamíferos terrestres medianos y grandes (Garmendia et al., 2013), primates (Arroyo-Rodríguez et al., 2013) y plantas (Hernández-Ruedas et al., 2014), es urgente promover la conservación de tantos fragmentos de bosque como sea posible, particularmente los de mayor tamaño.

Finalmente, un aspecto de la presente tesis que merece particular atención es la estimación de la abundancia de individuos. La presente tesis evalúa simplemente el número de individuos observados por especie. Esta medida no refleja la abundancia real de cada

población, ya que no controla el efecto que tiene la probabilidad de detección de cada especie (Yoccoz et al., 2001). Por tanto, para tener un mejor entendimiento acerca del impacto que tiene la pérdida y fragmentación del hábitat sobre las poblaciones de anfibios y reptiles, se recomienda que estudios futuros utilicen medidas de abundancia de individuos más precisas, como son las medidas basadas en frecuencia y probabilidad de detección (Yoccoz et al., 2001). A pesar de esta limitación, es importante señalar que la estructura de la vegetación no difiere entre sitios (Hernández-Ruedas et al., 2014) y el esfuerzo de muestreo fue similar en todos los sitios, lo que contribuye a evitar los sesgos relacionados con la probabilidad de detección. Además, en los análisis se excluyeron todas las especies y grupos taxonómicos que tienen probabilidades de detección muy bajas (e.g. tortugas, ver Métodos). En conjunto, estos detalles metodológicos contribuyeron a tener mayor precisión sobre las variaciones entre sitios en el número de individuos y de especies.

9. LITERATURA CITADA

- Aide, T.M., Clark, L.M., Grau, H.R., López-Carr, D., Levy, M.A., Redo, D., Bonilla-Moheno, M., Riner, G., Andrade-Núñez, M.J., Muñiz, R., 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica* 45, 262–271.
- Arriaga-Weiss, S. L., Calmé, S., Kampichler, C., 2008. Bird communities in rainforest fragments: guild responses to habitat variables in Tabasco, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 17, 173–190.
- Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., 2014. Why is a landscape perspective important in studies of primates? *American Journal of Primatology* (DOI: 10.1002/ajp.22282).
- Arroyo-Rodríguez, V., Cuesta-del Moral, E., Mandujano, S., Chapman, C.A., Reyna-Hurtado, R., Fahrig, L., 2013a. Assessing habitat fragmentation effects for primates: the importance of evaluating questions at the correct scale. En: Marsh, L.K. & Chapman, C.A. (ed), *Primates in Fragments: Complexity and Resilience. Developments in Primatology: Progress and Prospects*, Springer, New York. Pp: 13–28.
- Arroyo-Rodríguez, V., González-Perez, I.M., Garmendia, A., Solà, M., Estrada, A., 2013b. The relative impact of forest patch and landscape attributes on black howler monkey populations in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Landscape Ecology* 28, 1717–1727.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S., 2009. Conceptualization and measurement of rainforest fragmentation from the primates' perspective. *International Journal of Primatology* 30, 497–514.

- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S., 2006. Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology* 27, 1079–1096.
- Asensio, N., Arroyo-Rodríguez, V., Dunn, J.C., Cristóbal-Azcarate, J., 2009. Conservation value of landscape supplementation for howler monkeys living in forest patches. *Biotropica* 41, 768–773.
- Banks-Leite, C., Ewers, R.M., Metzger, J.P., 2010. Edge effects as the principal cause of area effects on birds in fragmented secondary forest. *Oikos* 119, 918–926.
- Baskent, E.Z., Jordan, G.A., 1995. Characterizing spatial structure of forest landscapes. *Canadian Journal of Forest Research* 25, 1830–1849.
- Becker, C.G., Fonseca, C.R., Haddad, C.F., Prado, P.I., 2010. Habitat split as a cause of local population declines of amphibians with aquatic larvae. *Conservation Biology*, 24, 287–294.
- Beebee, T.J.C., Griffiths, R.A., 2005. The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? *Biological Conservation* 125, 271–285.
- Bélisle, M., Desrochers, A., Fortin, M.-J., 2001. Influence of forest cover on the movements of forest birds: a homing experiment. *Ecology* 82, 1893–90.
- Bell, K.E., Donnelly, M.A., 2006. Influence of forest fragmentation on community structure of frogs and lizards in northeastern Costa Rica. *Conservation Biology* 20, 1750–1760.
- Bender, D.J., Tischendorf, L., Fahrig, L., 2003. Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes. *Landscape Ecology* 18, 17–39.
- Bergin, T.M., Best, L.B., Freemark K.E., Koehler K.J., 2000. Effects of landscape structure on nest predation in roadsides of a midwest-ern agroecosystem: a multiscale analysis. *Landscape Ecology* 15, 131–43.

- Bezaury-Creel, J., Gutiérrez-Carbonell, D., 2009. Áreas naturales protegidas y desarrollo social en México. En: capital natural de México, Vol. II: estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIO, Mexico City, Pp: 385–431.
- Böhm, M., Collen, B., Baillie, J.E.M., et al., 2013. The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation* 157, 372–385.
- Breed, M.F., Ottewell, K.M., Gardner, M.G., Lowe, A.J., 2011. Clarifying climate change adaptation responses for scattered trees in modified landscapes. *Journal of Applied Ecology* 48, 637–641.
- Brown Jr., K.S., Hutchings, R.W., 1997. Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian forest butterflies. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago, Pp: 91–110.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical informationtheoretic approach. Springer, New York.
- Butler, R.A., Laurence, W.F., 2008. New strategies for conserving tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 469–472.
- Cabrera-Guzmán, E., Reynoso, V.H., 2012. Amphibian and reptile communities of rainforest fragments: minimum patch size to support high richness and abundance. *Biodiversity Conservation* 21, 3243–3265.
- Camara, G., Souza, R.C.M., Freitas, U.M., Garrido, J., 1996. Spring: integrating remote sensing and GIS by object-oriented data modelling. *Computers and Graphics* 20, 395–403.
- Carabias-Lilo, J., De la Maza-Elvira, J., Gutiérrez-Carbonell, D., Gomez-Cruz, M., Lopez-Portillo, A., 2000. Programa de manejo Reserva de la Biosfera Montes Azules,

- México. Dirección de Publicaciones de la Dirección Ejecutiva de Participación Social, Enlace y Comunicación, INE, Pp: 3.
- Carvalho, K.S., Vasconcelos, H.L., 1999. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation* 91, 151–158.
- Castillo-Santiago, M.A., 2009. Análisis con imágenes satelitales de los recursos forestales en el trópico húmedo de Chiapas: un estudio de caso en Marqués de Comillas. Tesis para obtener el grado de doctor en ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Chao, A., Jost, L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93, 2533–2547.
- Chatterjee, S., Hadi, A.S., Price, B., 2000. *Regression analysis by example*. Wiley, Nueva York.
- Chazdon, R.L., Peres, C.A., Dent, D., Sheil, D., Lugo, A.E., Lamb, D., Stork, N.E., Miller, S., 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology* 23 1406–1407.
- Collinge, S.K., Forman, R.T. 1998. A conceptual model of land conversion processes: predictions and evidence from a microlandscape experiment with grassland insects. *Oikos* 82, 66–84.
- Collinge, S.K., Palmer, T.M. 2002. The influences of patch shape and boundary contrast on insect response to fragmentation in California grasslands. *Landscape Ecology* 17, 647–656.
- Collins, J.P., Storfer, A., 2003. Global amphibian declines: sorting the hypotheses. *Diversity and Distributions* 9, 89–98.

- Crawley, M.J., 2007. *The R Book*. En: *Statistical Papers*. 2009. Imperial College London at Silwood Park, UK. Pp: 445–446.
- Crump, M.L., 2003. Conservation of amphibians in the New World tropics. En: Semlitsch, R.D. (ed.) *Amphibian Conservation*. Smithsonian Institution. USA, Pp: 53–69.
- Crump, M.L., Scott Jr., N.J., 1994. Visual encounter Surveys. En: Heyer, W.R., Donnelly, M.A., McDiarmid, R.W., Hayek, L.C., Foster, M.C. (ed.), *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution press, Washington, DC. Pp. 84–92.
- Debinski, M.D., Holt, R.D., 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14, 342–355.
- Didham, R. K. 1997*a*. The influence of edge effects and forest fragmentation on leaf-litter invertebrates in central Amazonia. En: Laurence, W.F., Bierregaard, B.O. (ed.), *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago. Pp: 55–70.
- Didham, R.K., 1997*b*. An overview of invertebrate responses to habitat fragmentation. *Forests and insects*. En: Watt, A.D., Stork, N.E., Hunter, M.D. (ed.), *Forest and Insects*. Chapman and Hall, London. Pp: 303–320.
- Didham, R.K., Lawton, J.H., 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31, 17–30.
- Dirzo, R. 1994. *Diversidad de la flora mexicana*. Agrupación Sierra Madre, México.
- Doan, T.M., 2003. Which methods are most effective for surveying rain forest herpetofauna. *Journal of Herpetology* 37, 72–81.

- Driscoll, D.A., 2004. Extinction and outbreaks accompany fragmentation of a reptile community. *Ecological Applications* 14, 220–240.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65, 169–175.
- Ellis, E.C., 2013. Sustaining biodiversity and people in the world's antropogenic biomes. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 5, 368–372.
- Ellstrand, N.C., Elam, D.R., 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24, 217–242.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 103, 237–245.
- Eva, H.D., Belward, A.S., De Miranda, E.E., Di Bella, C.M., Gond, V., Huber, O., Jones, S., Sgrenzaroli, M., fritz, S., 2004. A land cover map of South America. *Global Change Biology* 10, 731–744.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81, 117–142.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34, 487–515.
- Fahrig, L., 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landcapes. *Funtional Ecology* 21, 1003–1015.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40, 1649–1663.

- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14, 101–112.
- FAO, 2011. Situación de los bosques del mundo. Organización de las Naciones Unidas, Roma.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16, 265–280.
- Frías-Alvarez, P., Zúniga-Vega, J. J., Flores-Villela, O., 2010. A general assessment of the conservation status and decline trends of Mexican amphibians. *Biodiversity and Conservation*, 19, 3699–3742.
- Game, M., 1980. Best shape for nature reserves. *Nature* 287, 630–632.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R.M., Harvey, C.A., Peres, C.A., Sodhi, N.S., 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters* 12 561–582.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Peres, C.A., 2007. Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: The importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Conservation Biology* 138, 166–179.
- Garmendia, A., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., Naranjo, E.J., Stoner, K.E., 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 29, 331–344.
- Gascon, C., Lovejoy, T.E., Bierregaard, R.O., Malcolm, J.R., Stouffer, P.C., Vasconcelos, H., Laurance, W.F., Zimmerman, B., Tocher, M., Borges, S., 1999. Matrix habitat and species persistence in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91, 223–229.

- Gibbons, J.W., Scott, D.E., Ryan, T.J., Buhlmann, K.A., Tuberville, T.D., Metts, B.S., Greene, J.L., Mills, T., Leiden Y., Poppy, S., Winne, C.T., 2000. The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *Bio Science* 50, 653–666.
- Gibbs, H.K., Ruesch, A.S., Achard, F., Clayton, M.K., Holmgren, P., Ramankutty, N., Foley, J.A., 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proceedings of the national academy of sciences USA* 107, 16732–16737.
- Gibbs, J.P., 1998. Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient. *Landscape Ecology* 13, 263–268.
- Gilbert, K.A., Setz, E.Z.F., 2001. Primates in a fragmented landscape: six species in central Amazonia. En: Bierregaard Jr, R.O., Gascon, C., Lovejoy, T.E., Mesquita, R. (ed.), *Lessons from Amazonia: ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven, Connecticut. Pp: 262–270.
- GRASS Development Team. 2011. Geographic resources analysis support system (GRASS) software. Open Source Geospatial Foundation Project.
- Greenberg, R., 1989. Neophobia, aversion to open space, and ecological plasticity in song and swamp sparrows. *Canadian Journal of Zoology* 67, 1194–1199.
- Grey, T.N.E., Borey, R., Hout, S.K., Chamnan, H., Collar, N., Dolman, P.K., 2008. Generality of models that predict the distribution of species: conservation activity and reduction of model transferability for a threatened bustard. *Conservation Biology* 23, 433–439.
- Haila, Y., 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological applications* 12, 321–334.
- Hanski, I., 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, New York.

- Hanski, I., Gilpin, M., 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42, 3–16.
- Harper, L.H., 1989. The persistence of ant-following birds in small amazonian forest fragments. *Acta Amazonica* 19, 249–263.
- Hartwell Jr, H.W., Ollivier, L.M., 1998. Stream amphibians as indicators of ecosystem stress: a case study from California's Redwood. *Ecological Applications* 8, 1118-1132.
- Hernández-Ordóñez, O., Martínez-Ramos, M., Arroyo-Rodríguez, V., González-Hernández, A., González-Zamora, A., Zárate, D.A., Hugo Reynoso, V., 2014. Distribution and conservation status of amphibian and reptile species in the Lacandona rainforest, Mexico: an update after 20 years of research. *Tropical Conservation Science* 7, 1–25.
- Hernández-Ruedas, M.A., Arroyo-Rodríguez, V., Meave, J.A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E., Jamangapé, G., Melo, F. P. L., Santos, B.A., 2014. Conserving tropical tree diversity and forest structure: the value of small rainforest patches in moderately-managed landscapes. *PLoS ONE* 9, e98931.
- Houghton, R.A., 2007. Balancing the global carbon budget. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 35, 313–347.
- INE, 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biósfera Montes Azules. SEMARNAP. México.
- IUCN, 2006. IUCN Red list of threatened species 2006. International Union for the Conservation of Nature (IUCN), Gland, Switzerland. Available online www.iucn.org
- Jackson, H.B., Fahrig, L., 2012. What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecology* 27, 929–941.

- Jaeger, J.A.G., Tischendorf, L., Fahtig, L., 2002. "Effective number of habitat patches": a measure of habitat fragmentation. In press.
- Jellinek, S., Driscoll, D.A., Kirkpatrick, J.B., 2004. Environmental and vegetation variables have a greater influence than habitat fragmentation in structuring lizard communities in remnant urban bushland. School of Geography and Environmental Studies, University of Tasmania, Hobart, Tasmania, Australia. *Austral Ecology* 29, 294–304.
- Jost, L., 2010. The relation between evenness and diversity. *Diversity* 2, 207-232.
- Jost, L., 2006. Entropy and Diversity. *OIKOS* 133, 363–275.
- Kalko, E.K.V., 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology: Analysis of Complex Systems* 101, 281–297.
- Kapos, V., 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the brazilian amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5, 173–185.
- Kattan, G.H., Alvarez-López, H., Giraldo, M., 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology* 8, 138–146.
- Klein, B.C., 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70, 1715–1725.
- Kumar, A., O'Donnell, S., 2007. Fragmentation and elevation effects on bird-army ant interactions in Neotropical montane forest of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 23, 581.
- Kurki, S., Nikula, A., Helle, P., Linden, H., 2000. Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. *Ecology*, 81, 1985–1997.
- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G., Sampaio, S., 2002. Ecosystem

- decay of amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16, 605–618.
- Laurance, W.F., Useche, D.C., Rendeiro, J., Kalka, M., Bradshaw, C.J.A., Sloan, S.P., Laurance, S.G., Campbell, M., Abernethy, K., Alvarez, P., Ansell, F., Arroyo-Rodríguez V., et al., 2012. Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature* 489, 290–294.
- Laurance, W.F., Yensen, E., 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological conservation* 55, 77–92.
- Lehtinen, R.M., Ramanamanjato, J.B., Raveloarison, J.G., 2003. Edge effects and extinction proneness in a herpetofauna from Madagascar. *Biodiversity and Conservation* 12, 1357–1370.
- Lima, M.G., Gascon, C., 1999. The conservation value of linear forest remnants in central Amazonia. *Biological Conservation* 91, 241–247.
- Lindenmayer, D., Fischer, J., 2007. Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology and Evolution* 22, 127–132.
- Lovejoy, T.E., Bierregaard Jr., R.O., Rylands, A.B., Malcolm, J.R., Quintela, C.E., Harper, L.H., Brown Jr., K.S., Powell, A.H., Powell, G.V.N., Schubart, H.O., Hays, M.B., 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. *Conservation Biology*. Pp: 257–285.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Marsh, D.M., Pearman, P.B., 1997. Effects of habitat fragmentation on the abundance of two species of Leptodactylid frogs in an Andean montane forest. *Conservation Biology* 11, 1323–1328.

- Martin, A.E., Fahrig, L., 2012. Measuring and selecting scales of effect for landscape predictors in species–habitat models. *Ecological Applications* 22, 2277–2292.
- McGarigal, K., Cushman, S., 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12, 335–345.
- Mcgeoch, M.A., Gaston, K.J., 2000. Edge effects on the prevalence and mortality factors of *Phytomyza ilicis* (Diptera, Agromyzidae) in a suburban woodland. *Ecology Letters* 3, 23–29.
- Melo, F.P.L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., Tabarelli, M., 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28, 461–468.
- Mendoza, E., Dirzo, R., 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8, 1621–1641.
- Mesquita, R.C., Delamônica, P., Laurance, W.F., 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 91, 129–134.
- Michalski, F., Peres, C.A., 2005. Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Biological Conservation* 124, 383–396.
- Miranda, F., E. Hernández X., 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28, 29–179.
- Neter, J., Wasserman, W., Kutner, M.H., 1990. *Applied linear statistical models*. Irwin, Chicago.

- Offerman, H. L., Dale, V.H., Pearson, S.M., Bierregaard Jr, R.O., O'Neill, R.V., 1995. Effects of forest fragmentation on neotropical fauna: current research and data availability. *Environmental Reviews* 3, 191–211.
- Pardini, R., 2004. Effects of forest fragmentation on small mammals in an atlantic forest landscape. *Biodiversity Conservation* 13, 2567–2586.
- Patton, D.R., 1975. A diversity index for quantifying habitat "edge". *Wildlife Society Bulletin*, Pp: 171–173.
- Pearman, P.B., 1997. Correlates of amphibian diversity in an altered landscape of Amazonian Ecuador. *Conservation Biology* 11, 1211–1225.
- Pineda, E., Halffter, G., 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation* 117, 499–508.
- Pinto, S.R.R., Mendes, G., Santos, A.M.M., Dantas, M., Tabarelli, M., et al., 2010. Landscape attributes drive complex spatial microclimate configuration of Brazilian Atlantic forest fragments. *Tropical Conservation Science* 3, 399–402.
- Powell, A.H., Powell, G.V.N., 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 19, 176–179.
- Reagan, D.P., 1996. Anoline lizards. En: Reagan, D.P., and Waide, R.B. (ed.), *The food web of a tropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago, Pp: 321–346.
- Ries, L., Sisk, T.D., 2004. A predictive model of edge effects. *Ecology* 85, 2917–2926.
- Ries, L., Fagan, W.F., 2003. Habitat edges as a potential ecological trap for an insect predator. *Ecological Entomology* 28, 567–572.
- Ricketts, T.H., 2001. The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* 158, 87–99.

- Rylands, A.B., Keuroghlian, A., 1988. Primate populations in continuous forest and forest fragments in central Amazonia. *Acta Amazônica* 18, 291–307.
- Sala, O.E., Chapin, F.S.I., Armesto, J.J., et. al., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.
- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V., Sánchez-Cordero, V., 2014. Association between small rodents and forest patch and landscape structure in a fragmented rainforest. *Tropical Conservation Science* 7, 403–422
- Santos, B.A., 2011. Efecto de la fragmentación de la selva y de la formación de bosques secundarios sobre la interacción planta-patógeno en especies de *Heliconia* (Heliconiaceae) en la Selva Lacandona. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia.
- Santos-Barrera, G., Pacheco, J., Mendoza-Quijano, F., Bolaños, F., Chávez, G., Daily, G.C., Ehrlich, P. R., Ceballos, G., 2008. Diversity, natural history and conservation of amphibians and reptiles from the San Vito Region, southwestern Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 56, 755–778.
- Schlaepfer, M.A., Gavin, T.A., 2001. Edge effects on lizards and frogs in tropical forest fragments. *Conservation Biology* 15, 1079–1090.
- Schwartzkopf, L., A.B. Rylands., 1989. Primate species richness in relation to habitat structure in Amazonian rainforest fragments. *Biological Conservation* 48, 1–12.
- Smith, A.C., Fahrig, L., Francis, C.M., 2011. Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography* 34, 103–113.

- Schenider, R.L., Krasny, M.E. Morreale, S.J., 2001. Hands-on herpetology: Exploring ecology and conservation. NSTA press, Arlington, Virginia.
- Souza, O.F.F., Brown, V.K., 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology* 10, 197–206.
- Stouffer, P.C., Bierregaard, R.O., 1995. Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in Amazonian Brazil. *Conservation Biology* 9, 1085–1094.
- Stratford, J.A., Stouffer, P.C., 1999. Local extinctions of terrestrial insectivorous birds in a fragmented landscape near Manaus, Brazil. *Conservation Biology* 13, 1416–1423.
- Stuart, S.N., Hoffmann, M., Chanson, J.S., Cox, N.A., Berridge, R.J., Ramani, P., Young, B.E., 2008. *Threatened Amphibians of the World*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain; IUCN, Gland, Switzerland; and Conservation International, Arlington, Virginia, USA.
- Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J., Martines-Ramos, M., 2007. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology* 22 362-374.
- Thornton, D.H., Branch, L.C., Sunquist, M.E., 2011a. Passive sampling effects and landscape location alter associations between species traits and response to fragmentation. *Ecological Applications* 21, 817–829.
- Thornton, D.H., Branch, L.C., Sunquist, M.E., 2011b. The relative influence of habitat loss and fragmentation: do tropical mammals meet the temperate paradigm? *Ecological Applications* 21, 2324–2333.
- Tocher, M., Gascon, C., Zimmerman, B., 1997. Fragmentation effects on a central Amazonian frog community: a ten year study. En: Laurance, W.F., Bierregaard, R.O.

- (Eds.), *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 124–137.
- Urbina-Cardona, J.N., Olivares-Pérez, M., 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.
- Vallan, D., 2000. Influence of forest fragmentation on amphibian diversity in the nature reserve of Ambohitantely, highland Madagascar. *Biological Conservation* 96, 31–43.
- Vetter, D., Hansbauer, M.M., Vervári, Z., Storch, I., 2011, Predictors of forest fragmentation sensitivity in Neotropical vertebrates: a quantitative review. *Ecography* 34, 1–8.
- Villard, M.A., Metzger, J.P., 2014. Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology* 51, 309–318
- Vitt, L.J., Caldwell, J.P., 2013. *Hepetology: An introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press.
- Whatlin, J.I., Donnelly, M.A., 2006. Fragments as islands: a synthesis of faunal responses to habitat patchiness. *Conservation Biology* 20, 1016–1025.
- Whitfield, S.M., Donnelly, M.A., 2006. Ontogenetic and seasonal variation in the diets of a Costa Rican leaf-litter herpetofauna. *Journal of Tropical Ecology* 22, 409–417.
- Whittingham, M.J., Swetnam, R.D., Wilson, J.D., Chamberlain, D.E., Freckleton, R.P., 2005. Habitat selection by yellowhammers *emberiza citronella* on lowland farmland at two spatial scales: implications for conservation management. *Journal of Applied Ecology* 42, 270–280.

- Wright, S.J., 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 553–560.
- Yoccoz, N.G., Nichols, J.D., Boulinier, T., 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 446–453.
- Young, A., Boyle, T., Brown, T., 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11, 413–418.
- Young, B.E., Stuart, S.N., Chanson, J.S., Cox, N.A., Boucher, T.M., 2004. *Disappearing Jewels: The Status of New World Amphibians*. NatureServe, Arlington, VA.
- Zug GR, Vitt LJ, Caldwell JP. 2001. *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. San Diego: Academic. 2nd ed. 630 p