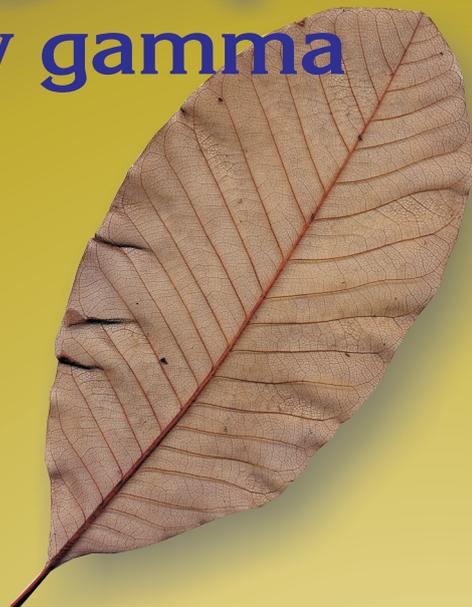


Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades

$\alpha$   $\beta$   $\gamma$   
alfa, beta y gamma

Gonzalo Halffter  
Jorge Soberón  
Patricia Koleff  
& Antonio Melic  
(eds.)



**S.E.A.**



**CONABIO**



**CONACYT**

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología



**DIVERSITAS**  
an international programme  
of biodiversity science

**m3m**  
vol. 4  
Monografías  
3er Milenio

**Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades  
alfa, beta y gamma**



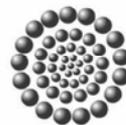
**S.E.A.**



**CONABIO**



**DIVERSITAS**  
an international programme  
of biodiversity science



**CONACYT**  
Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

Zaragoza, 2005

Primera edición: 30 Noviembre 2005

Título:

***Sobre Diversidad Biológica:  
el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma.***

Editores:

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón, Patricia Koleff & Antonio Melic

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

m3m : Monografías Tercer Milenio  
vol. 4, SEA, Zaragoza.

Patrocinadores del volumen:

• **SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA (SEA)**

<http://entomologia.rediris.es/sea>

Avda. Radio Juventud, 37; 50012 Zaragoza (ESPAÑA)

• **COMISION NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD (CONABIO) MÉXICO**

• **GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO**

• **CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO**

Portada, diseño y maqueta: A. Melic

Imprime:

GORFI, S.A. Menéndez Pelayo, 4 - Zaragoza (España)

Forma sugerida de citación de la obra:

Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.) 2005. *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza. IV + 242 pp.

Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades

$\alpha\beta\gamma$

alfa, beta y gamma

Gonzalo Halffter  
Jorge Soberón  
Patricia Koleff  
& Antonio Melic  
(eds.)





**S.E.A.**

*Sociedad Entomológica Aragonesa*

D. Antonio Melic Blas  
Presidente

D. César González Peña  
Vicepresidente

D<sup>a</sup> Inés Montañés Alcaine  
Secretaria

Comité Editorial:  
Director Publicaciones: A. Melic  
Comité científico-editorial compuesto por  
22 entomólogos



**DIVERSITAS**  
an international programme  
of biodiversity science

**Grupo DIVERSITAS**

Dr. Gonzalo Halffter  
Presidente

Dra. Claudia E. Moreno  
Secretaria Técnica



**CONABIO**

**Comisión Nacional para el  
Conocimiento  
y Uso de la Biodiversidad**

Ing. José Luis Luege Tamargo  
*Secretario Técnico*

Dr. José Sarukhán Kermez  
*Coordinador Nacional*

Mtra. Ana Luisa Guzmán y López Figueroa  
*Secretaría Ejecutiva*

M. en C. María del Carmen Vázquez Rojas  
*Dirección de Evaluación de Proyectos*



**CONACYT**

*Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología*

Dr. Gustavo Chapela Castañares  
Director General

Dr. Efraín Orestes Aceves Piña  
Director de Asuntos Internacionales

Lic. Clara Morán Andrade  
Subdir. de Organismos Multilaterales  
y Estrategia de Cooperación



## CAPÍTULO 13:

**Relaciones entre la fragmentación del bosque de niebla y la diversidad de ranas en un paisaje de montaña de México.**

**Eduardo Pineda**

Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal  
Instituto de Ecología, A.C.  
Km 2.5 Carretera Antigua a Coatepec, 351. Congregación El Haya.  
Apartado Postal, 63.  
Xalapa, Veracruz 91070, México  
pinedaed05@hotmail.com

**Gonzalo Halffter**

Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal  
Instituto de Ecología, A.C.  
Km 2.5 Carretera Antigua a Coatepec, 351. Congregación El Haya.  
Apartado Postal, 63  
Xalapa, Veracruz 91070, México  
Tel-fax: (228) 812 18 97  
halffter@ecologia.edu.mx

**Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma.**

**Editores:**

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón,  
Patricia Koleff & Antonio Melic

**Patrocinadores:**

COMISION NACIONAL PARA EL  
CONOCIMIENTO Y USO DE LA  
BIODIVERSIDAD (CONABIO) MÉXICO

SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA  
(SEA), ZARAGOZA, ESPAÑA.

GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO

CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y  
TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

**m3m: Monografías Tercer Milenio**  
vol.4, S.E.A., Zaragoza, España  
30 Noviembre 2005  
pp: 165 – 176.

Información sobre la publicación:  
[www.sea-entomologia.org/m3m](http://www.sea-entomologia.org/m3m)

**RELACIONES ENTRE LA FRAGMENTACIÓN DEL BOSQUE DE NIEBLA Y LA DIVERSIDAD DE RANAS EN UN PAISAJE DE MONTAÑA DE MÉXICO\***

Eduardo Pineda & Gonzalo Halffter

\* Una primera versión de este trabajo apareció en *Biological Conservation*, 117: 499-508, 2004

**Resumen:** Se evaluaron las diversidades alfa (riqueza de especies en un fragmento o parche), beta (recambio de especies entre parches) y gamma (todo el paisaje) de ranas en un bosque de niebla en el centro de Veracruz, México, con el propósito de determinar (1) la influencia de la fragmentación del bosque sobre los ensambles de especies, (2) la importancia de los diferentes elementos de la matriz del paisaje en la conformación de la diversidad de especies, y (3) los gremios de ranas más afectados por la transformación del hábitat. Entre mayo de 1998 y noviembre de 2000 se muestrearon 10 sitios del paisaje: cinco fragmentos de bosque de niebla y cinco hábitats transformados (tres plantaciones de café bajo sombra y dos pastizales para ganado). En todo el paisaje se registraron 21 especies, las cuales pertenecen a seis familias y nueve géneros. En el conjunto de fragmentos de bosque de niebla se registró al 100% de las especies, mientras que en los hábitats transformados por el ser humano se encontró al 62%. La diversidad gamma está determinada más por el recambio de especies (diversidad beta) que por la riqueza de especies a nivel local (diversidad alfa). El fragmento de bosque de niebla más grande y más rico no es capaz de preservar la diversidad actual de anuros, aunque tampoco lo es el conjunto de plantaciones de café bajo sombra que rodean e interconectan a los fragmentos de bosque. Al parecer, la variación altitudinal, el grado de conservación del dosel y el tamaño del fragmento o parche determinan la diversidad de especies en este paisaje. Las especies de talla grande, aquellas con hábitos terrestres y las que ovipositan fuera del agua pero que tienen el desarrollo larvario dentro del agua, son las especies más afectadas por la transformación del hábitat. El mantenimiento de un conjunto de fragmentos de bosque de niebla distribuidos ampliamente (altitudinal y horizontalmente) en conexión o vecindad con plantaciones de café bajo sombra (lo cual constituye un sistema de hábitats heterogéneo) puede funcionar como una estrategia para conservar a las especies de anuros del paisaje.

**Palabras clave:** Diversidad alfa, beta y gamma, bosque de niebla, cafetales con sombra, ensambles de ranas, anidamiento, México.

**Cloud forest fragmentation and frog diversity in a montane landscape in Mexico**

**Abstract:** Alpha (within-patch species richness), beta (spatial turnover between patches) and gamma (landscape) diversities of frogs were evaluated in a tropical montane cloud forest (TMCF) in central Veracruz, Mexico in order to assess (1) the influence of forest fragmentation on frog assemblages, (2) the importance for species diversity of the various elements of the landscape matrix, and (3) to identify the frog guilds most affected by habitat transformation. Between May 1998 and November 2000 ten sites were sampled: five TMCF fragments and five anthropogenic habitats (three shaded coffee plantations and two cattle pastures). For the entire landscape, 21 species belonging to six families and nine genera were recorded. 100% of these species were found in the TMCF fragments and 62% in the surrounding mosaic of transformed habitats. Gamma diversity is determined to a greater extent by species exchange (beta diversity) than by local species richness (alpha diversity). The degree of conservation of the vegetation canopy, fragment size and altitudinal variation appear to determine the species diversity of this landscape. Large species, terrestrial species, those whose eggs develop outside water and those whose larvae develop in the water seemed to be most affected by habitat transformation. On its own even the largest and most species-rich cloud forest fragment is not capable of preserving the current anuran diversity, neither are the intervening shaded coffee plantations that link the patches of TMCF. However, together they form a diverse system of habitats crucial to species conservation in this landscape.

**Key words:** Alpha, beta and gamma diversity, cloud forest, shaded coffee plantations, frog assemblages, nestedness, Mexico.

## 1. Introducción

La fragmentación del hábitat es considerada una de las mayores amenazas para la biodiversidad, especialmente en regiones tropicales donde la diversidad biológica es alta y las tasas de deforestación son elevadas. El bosque de niebla es considerado uno de los ecosistemas terrestres más amenazados a nivel mundial, debido principalmente al nivel de deforestación que enfrenta, incluso, en algunas regiones la tasa de deforestación excede a la de las selvas tropicales lluviosas (Hamilton *et al.*, 1995). La manera en la que la fragmentación de los bosques tropicales afecta la diversidad de especies varía de manera notable dependiendo de la escala a la cual se estudie el fenómeno (Haila, 2002; Laurance *et al.*, 2002; Arellano & Halffter, 2003). En un bosque fragmentado, tanto los remanentes del hábitat original como la matriz de ambientes transformados participan en la dinámica de especies en el paisaje (Gustafson & Gardner 1996; Gascon *et al.*, 1999). Para entender la relación entre la diversidad biológica y la fragmentación del hábitat es necesario considerar que el paisaje es un espacio geográfico que ambientalmente no es uniforme (Haila, 2002), especialmente en ecosistemas tropicales de montaña.

En México, el bosque de niebla (conocido también como bosque mesófilo de montaña) se distribuye de manera discontinua en menos del 1% del territorio, en altitudes intermedias (800–2000 msnm) de zonas montañosas. En este tipo de vegetación habita cerca del 10% de la flora de México (Rzedowski 1998) y el 12% de los vertebrados terrestres (Flores-Villela & Gerez, 1994). Es así que se reconoce como el ecosistema más diverso por unidad de superficie en el país. Esta alta diversidad de especies se relaciona con una notable heterogeneidad ambiental y una historia biogeográfica compleja, donde están presentes elementos tropicales, templados y una gran cantidad de endémicos (Rzedowski, 1998; Challenger, 1998; Campbell, 1999a). Por otro lado, la extensión del bosque de niebla en México ha disminuido como resultado de su transformación en pastizales para ganado, cultivos de café, frutales y asentamientos humanos (Challenger, 1998; Williams-Linera *et al.*, 2002). De esta manera, la fragmentación del hábitat causada por actividad humana ha actuado sobre un ecosistema heterogéneo y rico en especies cuya distribución natural es discontinua y restringida.

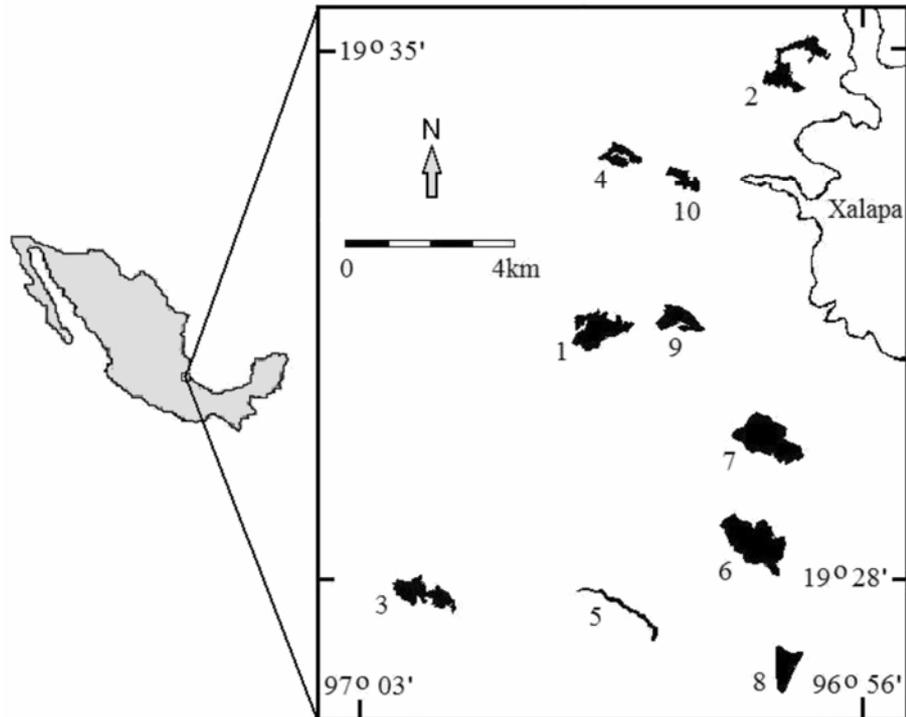
Los efectos de la fragmentación del paisaje sobre la diversidad de las especies se pueden evaluar a través del estudio de las diversidades alfa (local), beta (entre localidades) y gamma (del paisaje) mediante el uso de un grupo indicador (Halffter, 1998). La riqueza de especies de todo el paisaje fragmentado, es decir la diversidad gamma, es el resultado de las diversidades alfa y beta, las cuales reflejan la heterogeneidad del paisaje (pre y post-fragmentación). Así, la diversidad gamma es una función de la sensibilidad de las especies a las diferencias o cambios en el paisaje, por lo que en paisajes modificados donde el original (prefragmentación) era relativamente homogéneo, esperaríamos que el número total de especies presentes fuera similar al número de especies del fragmento o parche más rico en especies. En este escenario, la composición de especies

en los fragmentos o parches restantes serían subconjuntos del fragmento más rico y, por lo tanto, la diversidad gamma estaría influida en mayor medida por la diversidad alfa. Por el contrario, la riqueza de especies en paisajes heterogéneos será notablemente mayor que la del parche más rico y el número de especies en el paisaje será un resultado de la disimilitud en la composición de los ensambles de los parches que constituyen el paisaje. Por lo tanto, se esperarían altos valores de diversidad beta. Esta manera de dividir los elementos de la diversidad es esencial para entender la contribución de los procesos locales y regionales a la diversidad de especies (Schluter & Ricklefs, 1993; Lande, 1996). Asimismo, si se considera el papel que juegan tanto los fragmentos del bosque como los hábitats transformados, será posible establecer estrategias adecuadas para el manejo y conservación de la biodiversidad en el paisaje.

Los anfibios han sido considerados como buenos bioindicadores de la calidad del hábitat (Wyman, 1990; Wake, 1991; Blaustein *et al.*, 1994) debido principalmente a que (1) la mayoría de las especies tienen un ciclo vital bifásico, por lo que en etapa larvaria o como adultos, requieren de distintos hábitats y tipo de alimento; (2) exhiben gran diversidad en sus modos reproductivos; (3) su piel altamente permeable los hace particularmente vulnerables a cambios químicos y físicos tanto en hábitats terrestres como acuáticos; y (4) tienen poca vagilidad y fuerte filopatría (Crump, 1974; Wyman, 1990; Wake, 1991; Blaustein *et al.*, 1994; Lips, 1998). Se ha sugerido que la transformación y la fragmentación del hábitat están entre las principales causas que han provocado la declinación de diversas poblaciones de anfibios a nivel global (Alford & Richards, 1999; Heyer, 2000; Blaustein & Kiesecker, 2002; Stuart *et al.*, 2004), sin embargo, para verificar esto existen pocos estudios que evalúen la relación entre la fragmentación del hábitat y la diversidad de anfibios en latitudes tropicales (Zimmerman & Bierregard, 1986; Tocher *et al.*, 1997; Gascon *et al.*, 1999; Vallan, 2000).

En este trabajo dividimos la diversidad de especies en sus componentes (alfa, beta y gamma) para evaluar la influencia de la fragmentación del bosque de niebla sobre la diversidad de especies de ranas y para identificar los determinantes de la diversidad de especies a escala local y mesoescala en un paisaje tropical de montaña. Asimismo, evaluamos los patrones de distribución espacial de los ensambles de especies, así como el papel de los remanentes del bosque y del mosaico de hábitats transformados en el mantenimiento de la diversidad de ranas. Finalmente, identificamos los gremios de ranas más afectados por la transformación del hábitat. Mediante este estudio pretendemos contribuir a un mejor comprensión de la respuesta de ensambles de ranas ante la transformación del hábitat en sistemas altamente diversos y espacialmente heterogéneos. De esta manera se aportan elementos útiles para determinar las estrategias apropiadas para la conservación de especies, las que consideran tanto a los fragmentos del bosque nativo como a los hábitats creados por el ser humano.

**Fig. 1.** Ubicación de los diez sitios de estudio en un paisaje tropical de montaña en el centro de Veracruz, México. Los sitios se describen en la Tabla I.



## 2. Métodos

### 2.1. ÁREA Y SITIOS DE ESTUDIO

El estudio se realizó en los alrededores de Xalapa, Veracruz, México ( $19^{\circ} 34'$  lat. N,  $96^{\circ} 56'$  long. O), entre 1120 y 1590 msnm en la parte alta de la cuenca del río La Antigua. La temperatura media anual en la región oscila entre  $17^{\circ}\text{C}$ , en las altitudes mayores, y  $20^{\circ}\text{C}$  en las altitudes inferiores; mientras que la precipitación total anual fluctúa entre 1600 y 1900 milímetros (Soto & Gómez, 1990). El principal componente geodérfico es de origen volcánico y la topografía es accidentada (Geissert & Campos, 1993). El tipo de vegetación que originalmente cubría la zona era, en su mayoría, bosque de niebla. En la región, la transformación del bosque hacia sistemas agrícolas adquiere mayor relevancia de finales del siglo XIX a mediados del siglo XX con el auge del café (Challenger, 1998; Williams-Linera, 2002). Los remanentes de bosque de niebla conservado o poco perturbado cubren en la actualidad poco más del 10% del área original (Williams-Linera *et al.*, 2002), y están inmersos en un mosaico constituido de pastizales para ganado, plantaciones de café bajo sombra (los dos hábitats más extensos del área), cultivos de azúcar y cítricos, vegetación secundaria y asentamientos.

Los sitios de estudio se seleccionaron con base en el análisis de imágenes aéreas digitales (INEGI, 1995) y recorridos en campo para confirmar lo detectado en las imágenes. Los criterios para la selección fueron: (1) cada sitio debería representar sólo un tipo de uso de suelo, (2) todos los sitios deberían tener por lo menos un río o arroyo para asegurar que la ausencia de agua no fuese un factor limitante para los anuros que requieren un cuerpo de agua para completar su ciclo de vida, y (3) la distancia entre los sitios debería ser mayor de 500 m para asegurar la independencia de muestras durante la medición de la diversidad local. Los diez sitios seleccionados (Figura 1, Tabla I) incluyen cinco fragmentos de bosque de niebla y cinco parches de hábitat modifi-

**Tabla I.** Características de los diez sitios estudiados en un paisaje tropical fragmentado en Veracruz, México.

Sitio	Tipo de hábitat	Área (ha)	Forma	Cobertura dosel (%) $\pm$ D. E.	Altitud (msnm)
1	Bosque de niebla	72	2.10	$92 \pm 2.4$	1510
2	Bosque de niebla	62	3.20	$89 \pm 2.8$	1550
3	Bosque de niebla	55	2.21	$84 \pm 3.7$	1570
4	Bosque de niebla	17	3.38	$88 \pm 2.6$	1560
5	Bosque de niebla	16	3.79	$83 \pm 3.2$	1180
6	Cafetal con sombra	122	1.46	$60 \pm 7.2$	1180
7	Cafetal con sombra	104	1.39	$52 \pm 7.1$	1250
8	Cafetal con sombra	41	1.34	$48 \pm 11.1$	1120
9	Pastizal	40	1.73	$7 \pm 3.8$	1420
10	Pastizal	11	2.97	$5 \pm 2.6$	1530

cado (tres plantaciones de café bajo sombra y dos pastizales para ganado).

En los fragmentos de bosque de niebla se distingue una alta diversidad de especies arbóreas, principalmente de los géneros *Quercus*, *Liquidambar*, *Ulmus*, *Clethra*, *Carpinus*, *Oreopanax* y *Platanus*, así como una gran abundancia de epífitas y lianas (Williams-Linera *et al.*, 2002). Las plantaciones de café bajo sombra son del tipo "policultivo tradicional" según la clasificación de Moguel & Toledo (1999) y destacan especies cultivadas de los géneros *Inga* (jinicuiles), *Citrus* (naranjas y limones), *Musa* (plátanos), *Psidium* (guayaba) y *Persea* (aguacates), así como elementos nativos de los géneros *Ulmus*, *Heliocarpus*, *Oreopanax* y *Platanus*, los cuales proporcionan sombra para los cafetos. En este tipo de hábitat las epífitas también son abundantes. En los pastizales hay pocos árboles, algunos individuos de los géneros *Liquidambar*, *Quercus* y *Acacia* se utilizan para proporcionar sombra al ganado.

## 2.2. MUESTREO DE RANAS

Las ranas fueron colectadas mediante búsquedas directas en tiempo fijo (Scott, 1994) en todos los microhábitats posibles de cada uno de los diez sitios. Los periodos de muestreo fueron de mayo a noviembre de 1998, 1999 y 2000. En cada sitio dos personas realizaron búsquedas en horario crepuscular (nocturno y diurno) y durante la noche. Los primeros individuos capturados de cada especie se preservaron en alcohol al 70% como especímenes testigo. El resto de los individuos capturados, después de ser identificados, fueron liberados en el lugar de colecta. Para asegurar que habíamos registrado al menos el 80% de la riqueza de especies estimada para cada sitio y en todo el paisaje (y así validar las comparaciones) usamos una función asintótica de acumulación de especies (Soberón & Llorente, 1993) y tres pruebas no paramétricas: ICE, Chao2 y Bootstrap (Colwell, 1997). El esfuerzo del muestreo fue medido como horas persona (una búsqueda = 1.5 horas X 2 personas = 3 horas persona). El tiempo de búsqueda en los diez sitios varió entre 33 y 39 horas persona y fue de 345 horas persona para todo el paisaje.

## 2.3. ANÁLISIS DE DATOS

Consideramos a la diversidad gamma como el número total de especies registradas en todo el paisaje. La diversidad alfa o diversidad local describe la riqueza de especies o número de especies que hay en un sitio o localidad, donde sitio o localidad es la unidad mínima en términos de espacio y tiempo que contiene un ensamble o comunidad. La diversidad beta se definió de dos maneras: 1) Para determinar la diversidad entre todos los sitios usamos el número de especies que no se registraron en un sitio promedio (Lande, 1996) y lo calculábamos como  $\beta = \gamma - \alpha$  donde  $\gamma$  es el número de especies en todo el paisaje y  $\alpha$  es la riqueza de especies promedio de los sitios estudiados (Lande, 1996). La estimación anterior proporciona una medida basada en el número de especies, la cual es comparable con la diversidad alfa y expresa la cantidad de especies en promedio que se distribuyen en el resto de los fragmentos o parches del paisaje (Veech *et al.*, 2002). 2) Para determinar la diversidad beta entre pares de sitios, es decir la diferencia en la composición de especies entre dos sitios, también conocida como complementariedad (Colwell & Coddington, 1995), usamos la siguiente ecuación:

$$C = \frac{S_j + S_k - 2V_{jk}}{S_j + S_k - V_{jk}} \times 100$$

donde  $S_j$  y  $S_k$  son el número de especies registradas en los sitios  $j$  y  $k$  respectivamente, y  $V_{jk}$  es el número de especies compartidas entre ambos sitios. La complementariedad ( $C$ ) fluctúa entre 0% (cuando las listas de especies de los dos sitios son idénticas) y 100% (cuando las listas son totalmente diferentes). Para comparar la riqueza de especies entre sitios utilizamos curvas de acumulación de especies suavizadas, generadas con el programa EstimateS 6.0b1 (Colwell, 2000; con 500 permutaciones al azar).

Para detectar alguna asociación de las diversidades alfa y beta con atributos locales (de los sitios) y

del paisaje, respectivamente, elegimos cuatro variables para caracterizar a cada sitio: área, forma, cobertura del dosel y altitud; y cinco para describir la heterogeneidad del paisaje: distancia entre sitios, diferencias en área, en forma, en cobertura del dosel y en altitud entre sitios. El área y la forma de los diez sitios, así como la distancia geográfica entre estos, se obtuvo mediante el análisis de fotografías aéreas digitales (INEGI, 1995) con el programa ArcView 3.2. La forma del sitio ( $F$ ) se calculó como  $F = P / 2\sqrt{\pi A}$  donde  $P$  es el perímetro del sitio y  $A$  es el área (Patton, 1975). El valor mínimo de  $F$  es 1 cuando la forma del sitio es un círculo perfecto, el valor de  $F$  aumenta conforme la forma del sitio es más irregular ya que el valor del perímetro tiende a ser mayor que el del área. La cobertura del dosel se midió con densímetro esférico en 20 puntos (separados cada 20 m) en el interior de cada sitio. La altitud se obtuvo con un altímetro Thommen. La Tabla I muestra las características de los diez sitios.

Para detectar aquellas variables locales que pudieran estar relacionadas con la diversidad alfa y generar además un modelo que prediga la riqueza de especies en cada sitio del paisaje, efectuamos un análisis de regresión múltiple (*backward stepwise*) mediante el programa STATISTICA 5.1 (StatSoft, 1997). Para determinar si los atributos de la heterogeneidad del paisaje estaban relacionados con la diversidad beta entre sitios utilizamos una prueba de Mantel (Miller, 1997), la cual estima la asociación entre dos matrices de disimilitud independientes que describen las mismas entidades, y determina si la asociación es más fuerte de aquella esperada por azar (Sokal & Rohlf, 1995). La asociación entre la diversidad beta y las cinco matrices de disimilitud (distancia entre los sitios y las diferencias en área, en forma, en cobertura del dosel y en altitud) fue estimada para todos los pares posibles de los diez sitios (con 500 permutaciones en cada análisis).

Para detectar si la composición de ensambles de anuros a lo largo del paisaje era al azar o no, llevamos a cabo un análisis de patrones de anidamiento. El anidamiento se refiere a una distribución no azarosa de especies, en la cual los ensambles de especies de los sitios menos ricos son subconjuntos de la biota de los sitios más ricos (Wright & Reeves, 1992). Si la extinción o la colonización de la especie es similar o predecible en cada sitio de un paisaje, entonces se espera que los ensambles en los sitios más pequeños o más transformados sean subconjuntos de los ensambles encontrados en sitios más grandes o mejor conservados. Por otro lado, si la extinción o la colonización local es totalmente al azar e independiente tanto del sitio como de la identidad de la especie, entonces no se manifiesta un patrón de distribución anidado.

El nivel de anidamiento en el paisaje lo evaluamos mediante el programa *Nestedness Temperature Calculator* (Atmar & Patterson, 1995) el cual calcula un valor denominado  $T$  que mide la desviación que hay entre una matriz de presencia-ausencia observada, y una matriz del mismo tamaño pero anidada perfectamente. Los valores de  $T$  varían entre 0° para ensambles que están perfectamente anidados, y 100° para ensambles que

Tabla II. Matriz de datos que representa las frecuencias de observación de las especies de ranas registradas y sus atributos de historia natural en diez sitios de un paisaje tropical fragmentado en Veracruz, México

Especie	Sitios										Atributos de historia natural		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Tamaño	Hábito	MR
<b>Bufonidae</b>													
<i>Bufo cristatus</i> Wiegmann, 1833	3	2	–	2	–	–	–	–	–	–	G	T	I
<i>Bufo valliceps</i> Wiegmann, 1833	–	–	–	–	2	4	3	4	–	–	G	T	I
<b>Centrolenidae</b>													
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i> (Boettger, 1893)	–	–	–	–	6	5	–	5	–	–	P	A	II
<b>Hylidae</b>													
<i>Hyla arborescendens</i> Taylor, 1939	3	–	3	–	–	–	–	–	–	–	G	A	II
<i>Hyla mixomaculata</i> Taylor, 1950	–	2	3	–	–	–	–	–	–	–	M	A	I
<i>Hyla miotypanum</i> Cope, 1863	9	8	6	8	8	2	3	4	6	6	M	A	I
<i>Hyla picta</i> (Günther, 1901)	2	–	–	2	–	–	–	–	–	–	P	A	II
<i>Hyla taeniopus</i> Günther, 1901	4	3	–	4	–	–	–	–	–	–	G	A	II
<i>Smilisca baudini</i> (Duméril y Bibron, 1841)	–	–	1	–	–	2	–	–	–	–	G	A	I
<i>Scinax staufferi</i> (Cope, 1865)	–	–	–	–	2	–	1	–	–	–	P	A	I
<b>Leptodactylidae</b>													
<i>Eleutherodactylus alfredi</i> (Boulenger, 1898)	–	–	–	–	2	1	–	–	–	–	M	T	III
<i>Eleutherodactylus berkenbuschii</i> Peters, 1870	4	3	5	4	5	–	–	–	–	–	G	T	III
<i>Eleutherodactylus cystignathoides</i> (Cope, 1877)	–	4	–	–	3	5	4	5	–	–	P	T	III
<i>Eleutherodactylus decoratus</i> Taylor, 1942	6	–	3	4	–	–	–	–	3	3	P	T	III
<i>Eleutherodactylus mexicanus</i> (Brocchi, 1877)	3	5	5	–	–	–	2	–	–	–	M	T	III
<i>Eleutherodactylus pygmaeus</i> Taylor, 1937	4	4	1	–	–	4	5	5	2	–	P	T	III
<i>Eleutherodactylus rhodopsis</i> (Cope, 1867)	8	–	–	–	6	7	3	–	–	–	M	T	III
<i>Eleutherodactylus spatulatus</i> Smith, 1939	1	2	2	–	–	–	–	–	–	–	P	T	III
<i>Leptodactylus fragilis</i> Brocchi 1877	3	2	–	4	–	–	–	–	–	–	M	T	II
<b>Microhylidae</b>													
<i>Gastrophryne usta</i> (Cope, 1866)	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	P	C	I
<b>Ranidae</b>													
<i>Rana berlandieri</i> Baird, 1854	6	7	2	6	7	6	4	4	–	4	G	T	I
<b>Diversidad alfa</b>	<b>13</b>	<b>11</b>	<b>10</b>	<b>8</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>8</b>	<b>7</b>	<b>3</b>	<b>3</b>			

Los sitios se describen en la Tabla I. Tamaño (longitud hocico-cloaca): P- pequeña (< 31 mm), M- mediana (31 a 50 mm), G- grande (> 50 mm). Hábito: T- terrestre, A- arborícola, C- cavador. MR= Modo reproductivo: I- oviposición y desarrollo larvario en el agua, II- oviposición fuera del agua y desarrollo larvario en el agua, III- oviposición y desarrollo larvario fuera del agua.

están ordenados totalmente al azar. El valor *T* fue calculado para todos los sitios del estudio, así como por separado para los fragmentos de bosque de niebla y para el mosaico de hábitats transformados. La probabilidad de que el valor *T* de la matriz observada se ajustara a un patrón de distribución al azar se determinó mediante una prueba de Monte Carlo (500 simulaciones).

Para detectar si los gremios de ranas fueron afectados por la transformación del bosque y de qué manera fueron afectados, todas las especies se caracterizaron, con base en observaciones de campo e información bibliográfica (Duellman, 1970; Lee, 1996; Mendelson, 1997; Vogt *et al.*, 1997; Campbell, 1999a 1999b; Campbell & Savage, 2000), de acuerdo a tres atributos: tamaño, hábito y modo reproductivo. Con respecto al tamaño (valor promedio de la longitud hocico-cloaca) las especies se clasificaron en: 1) pequeñas (<31 mm), 2) medianas (31-50 mm) y 3) grandes (>50 mm). Las clases del atributo hábito fueron: 1) arborícola, 2) terrestre y 3) cavador. Con respecto al modo reproductivo, siguiendo los criterios sugeridos por Crump (1974), las especies se caracterizaron de acuerdo a los sitios de oviposición y de desarrollo de la larva, dando por resultado tres modos: I) tanto la oviposición como el desarrollo larvario es en agua, II) la oviposición es fuera del agua y el desarrollo larvario es en agua, y III) tanto la oviposición como el desarrollo larvario son fuera del agua. Posteriormente, para evaluar si existía alguna relación entre la variación de

los gremios y aquellas variables de sitio que tuvieron alguna correlación con la diversidad alfa, usamos una prueba de correlación de rangos de Spearman (Zar, 1999).

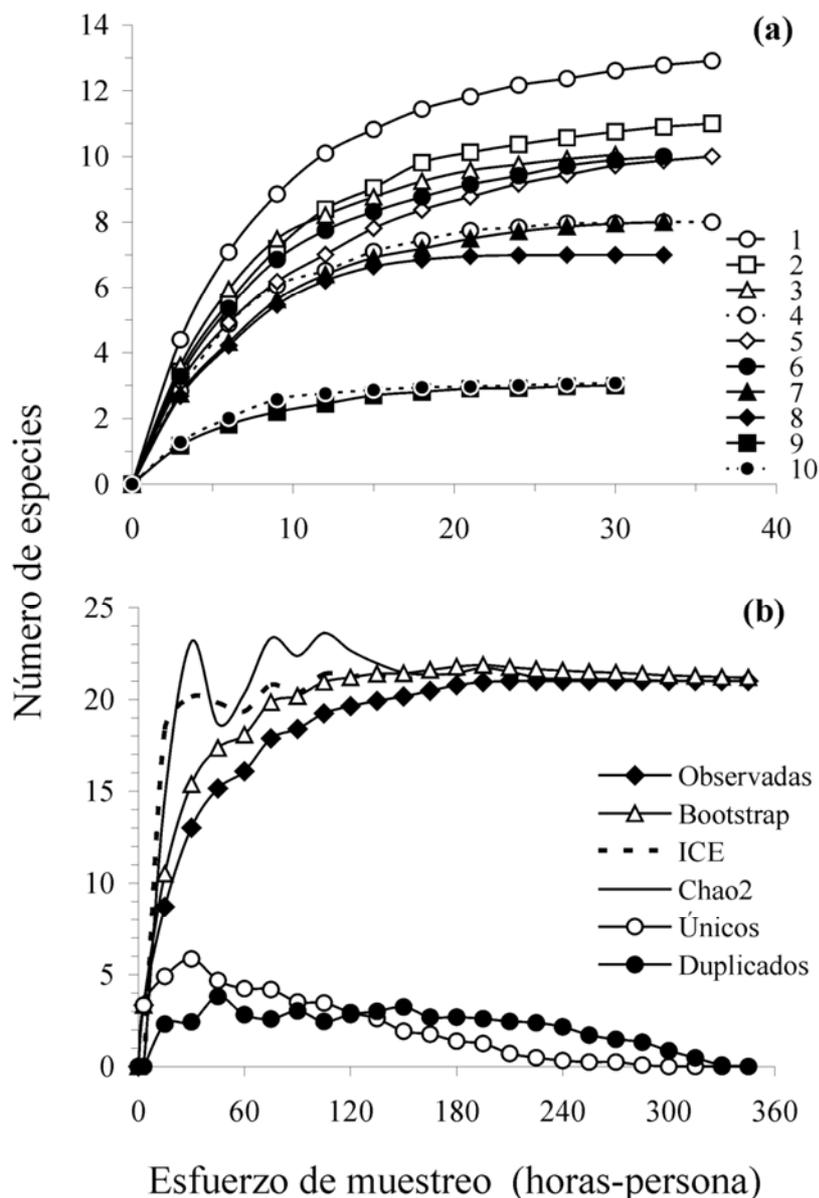
### 3. Resultados

#### 3.1. DIVERSIDADES ALFA Y GAMMA

La diversidad gamma de todo el paisaje fue de 21 especies de anuros, las cuales pertenecen a seis familias y nueve géneros (Tabla II). El 76% (16) de las especies registradas pertenecen a las familias Hylidae y Leptodactylidae. En el conjunto de fragmentos del bosque se registraron todas las especies de ranas mientras que en los hábitats del mosaico circundante se encontró al 62% de las especies (13 en cafetales bajo sombra y cuatro en pastizales para ganado). Ocho especies (Tabla II) se encontraron exclusivamente en los fragmentos de bosque, mientras que no hubo una sola especie exclusiva de los hábitats modificados. Se encontraron tres especies (*Eleutherodactylus pygmaeus*, *Hyla miotypanum* y *Rana berlandieri*) en todos los tipos de hábitat, de hecho, las dos últimas estuvieron presentes en casi todos los sitios evaluados.

El modelo de Clench y tres métodos no paramétricos para estimar la riqueza indican que el nivel del inventario en cada sitio fue superior al 80%, mientras que en todo el paisaje fue mayor de 94% (Tabla

**Fig. 2.** Curvas de acumulación de especies de ranas en diez sitios y en todo el paisaje en el centro de Veracruz, México. (a) La comparación de todos los sitios se hizo en la fase asintótica de las curvas. Los números indican los sitios estudiados, las figuras con fondo negro indican fragmentos de bosque de niebla y las figuras con fondo blanco indican hábitats transformados. (b) Especies observadas, estimadores no paramétricos de la riqueza de especies y registros únicos y duplicados en todo el paisaje.



III). Las curvas de acumulación de especies de cada sitio alcanzaron una fase asintótica con el esfuerzo de muestreo aplicado (Figura 2a). Para el paisaje completo, las curvas de acumulación alcanzaron una meseta con un esfuerzo de muestreo de 210 horas persona aproximadamente, y alrededor de las 300 horas persona los registros únicos y los duplicados prácticamente desaparecieron (Figura 2b).

La diversidad alfa de ranas, en promedio, fue de 8.3 especies y varió notablemente entre sitios, oscilando entre 13 especies en un fragmento de bosque de niebla (62% de las especies registradas en todo el paisaje) y tres especies (14% del total de todo el paisaje) en los dos sitios más pobres, los cuales fueron los pastizales para ganado. Dos sitios cuyo hábitat estaba transformado (cafetales con sombra, sitios 6 y 7) fueron igual o más ricos en especies que algunos fragmentos de bosque de niebla (Figura 2).

El análisis mediante regresión múltiple mostró que la diversidad alfa aumenta de manera logarítmica conforme existe mayor cobertura del dosel (como la variable más importante) y el área del sitio es más grande ( $F_{2,7} = 89.38, p < 0.001, R^2 = 0.95$ ). Así, el modelo resultante es  $\text{Log}_{10} \alpha = 0.41252 + 0.00604C + 0.00178A$ , donde  $\alpha$  es el número de especies,  $C$  es la cobertura del dosel y  $A$  es el área del sitio.

Finalmente, la diversidad gamma de todo el paisaje se puede expresar de acuerdo a la ecuación de la división aditiva de la diversidad (Lande, 1996) como: 21 especies ( $\gamma = 8.3(\alpha) + 12.7(\beta)$ ).

### 3.2. COMPLEMENTARIEDAD Y ANIDAMIENTO

El promedio del valor de complementariedad entre pares de sitios fue de 67% (oscilando entre 30 y 92%; Tabla IV), es decir, en promedio, dos tercios de las especies de ranas encontradas en un par de sitios están presentes exclusivamente en uno u otro sitio.

**Tabla III. Riqueza de especies observada y estimada para diez sitios y todo el paisaje. NEO = Número de especies observado.**

Sitio	NEO	Número de especies estimado				Nivel del inventario <sup>a</sup>
		ICE	Chao2	Bootstrap	Clench	
1	13	13.4	13.5	13.6	15.5	84-97
2	11	11.4	11.3	11.7	13.8	80-98
3	10	10.1	10.0	10.0	12.4	81-100
4	8	8.0	8.0	8.3	9.6	83-100
5	10	10.0	10.0	10.5	12.5	80-100
6	10	10.9	11.0	10.9	12.5	80-92
7	8	8.4	8.5	8.5	10.0	80-95
8	7	7.0	7.0	7.1	8.6	81-100
9	3	3.0	3.0	3.1	3.7	81-100
10	3	3.0	3.0	3.0	3.6	83-100
<b>Paisaje</b>	<b>21</b>	<b>21.0</b>	<b>21.0</b>	<b>21.2</b>	<b>22.4</b>	<b>94-100</b>

Los sitios se describen en la Tabla I.<sup>a</sup>: Porcentaje de la riqueza estimada (mínimo-máximo).

**Tabla IV. Matriz que representa los valores de complementariedad (en porcentaje) entre pares de sitios.**

Sitio	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	40	47	38	79	79	69	75	77	77
2		50	42	76	76	64	71	83	83
3			62	82	57	71	79	70	70
4				80	88	86	85	78	63
5					46	62	58	92	82
6						50	30	82	82
7							33	78	78
8								75	75
9									50
10									

Los sitios se describen en la Tabla I. El promedio de la complementariedad es 67%.

La prueba de Mantel mostró que la composición de ensamblajes entre dos sitios tiende a ser distinta conforme 1) la altitud entre sitios es mayor ( $Z_{Mantel} = 7172$ ,  $p = 0.002$ ,  $r = 0.60$ ) y 2) la diferencia en cobertura del dosel es más grande ( $Z_{Mantel} = 1259$ ,  $p = 0.003$ ,  $r = 0.56$ ).

El análisis de patrones de anidamiento indicó que los ensamblajes de ranas en el paisaje fragmentado tuvieron una distribución anidada entre todos los sitios de estudio ( $T = 36.12^\circ$ ,  $p = 0.014$ ), y entre los sitios con hábitat transformado ( $T = 16.75^\circ$ ,  $p = 0.021$ ), sin embargo, entre los fragmentos de bosque de niebla esto no fue así ( $T = 45.80^\circ$ ,  $p = 0.69$ ).

### 3.3. TRANSFORMACIÓN DEL BOSQUE Y GREMIOS AFECTADOS

La cobertura del dosel y el área del sitio, las dos variables que tuvieron una correlación significativa con la diversidad alfa, estuvieron relacionadas de diferente manera con la variación de los gremios de ranas en cada sitio. Conforme la cobertura del dosel disminuye, la proporción de especies de talla grande también disminuye (Spearman:  $r_s = 0.778$ ,  $p = 0.008$ ,  $n = 10$ ). El porcentaje de aquellas especies cuya oviposición es fuera

del agua y el desarrollo larvario es en el agua (modo reproductivo II) también disminuye conforme se reduce la cobertura arbórea (Spearman:  $r_s = 0.634$ ,  $p = 0.049$ ,  $n = 10$ ). Las variaciones en las proporciones relativas del resto de los gremios fueron independientes de la cobertura del dosel. Por otro lado, una reducción en el área del fragmento o parche está asociada con un descenso en la proporción de especies terrestres (Spearman:  $r_s = 0.782$ ,  $p = 0.007$ ,  $n = 10$ ), pero con un aumento en la proporción de especies arborícolas (Spearman:  $r_s = -0.782$ ,  $p = 0.007$ ,  $n = 10$ ). Debido a que sólo registramos una especie con hábito cavador (*Gastrophryne usta*) decidimos excluirla del análisis. Finalmente, entre el área del sitio y el porcentaje de especies cuya oviposición y desarrollo larvario es en el agua (modo reproductivo I) hubo una correlación negativa (Spearman:  $r_s = -0.784$ ,  $p = 0.007$ ,  $n = 10$ ). Las variaciones en las proporciones relativas del resto de los gremios fueron independientes del área de los sitios.

## 4. Discusión

Nuestros resultados muestran que la diversidad beta tiene mayor influencia sobre la diversidad gamma, que la que tiene la diversidad alfa. Las especies de ranas responden de manera diferencial a la fragmentación del hábitat dada la notable variación en el número de especies y en la composición de ensamblajes en los diferentes componentes del paisaje. Las diferencias en el grado de transformación del hábitat, así como la variación altitudinal de la franja donde el bosque de niebla se distribuía originalmente, parecen ser los elementos que determinan la diversidad de especies de ranas en el paisaje estudiado.

### 4.1. VARIACIÓN DE ALFA A LO LARGO DEL PAISAJE, BETA EL PRINCIPAL DETERMINANTE DE GAMMA.

Las diferencias en la riqueza de especies de los sitios estudiados indican que las ranas responden fuertemente aunque de manera distinta, al grado de transformación del hábitat, esto último representado por la reducción de la cobertura del dosel y del área del hábitat. Asimismo, el tamaño de los ensamblajes de especies varía a través de los componentes del paisaje fragmentado. Un hecho interesante fue que dos de las plantaciones de café bajo sombra fueron tan o incluso más ricas en especies de ranas que tres fragmentos de bosque de niebla. Estas dos plantaciones tuvieron de 23 a 36% menos cobertura del dosel que los fragmentos de bosque, pero fueron notablemente más grandes en extensión (de 2 a 7 veces). Al parecer, hábitats (cafetales con sombra) transformados por el hombre pero con extensiones grandes, pueden mantener el mismo número de especies de ranas (o incluso más) que los fragmentos de bosque más pequeños. Esto puede indicar que mientras la disminución de la cobertura arbórea está asociada con una reducción en la complejidad estructural del hábitat, un área más grande (con nivel intermedio de transformación) pueden ofrecer más microhábitats amortiguando con ello el impacto en la alteración del ambiente.

La diversidad alfa no parece ser un determinante importante en la conformación de la diversidad del paisaje (diversidad gamma), ya que el número de especies registrado en el fragmento de bosque más rico no se asemeja (sólo el 62%) a la riqueza de todo el paisaje. Una tendencia parecida se observó en escarabajos copronecrófagos en el mismo paisaje (en el fragmento de bosque más rico se registró al 59% de la riqueza en el paisaje; Arellano & Halffter 2003). En contraste, en un estudio en Manaos, Brasil se encontró que el fragmento de selva más rico estaba ocupado por el 86% del total de especies registradas en todo el conjunto de fragmentos (Tocher *et al.*, 1997). Asimismo, en una selva lluviosa en Madagascar, Vallan (2000) informó que en el fragmento más rico se registró al 81% de las especies de ranas encontradas en todo el paisaje. En ambos estudios, a diferencia de nuestros resultados, la diversidad gamma esta influida en gran medida por la diversidad alfa.

Los valores de complementariedad entre sitios fueron altos, con un promedio de 67%. La amplia variación en la composición de especies entre sitios está asociada con las franjas altitudinales sobre las que se localiza el bosque de niebla, así como con los distintos niveles de transformación del hábitat que existen en el paisaje, particularmente con la pérdida de cobertura del dosel. La altitud y las diferencias en cobertura del dosel son los dos factores ambientales más importantes que determinan la diversidad beta en el paisaje estudiado, y por lo tanto, determinan la diversidad gamma.

En la misma franja altitudinal también se han observado cambios notables en la composición de ensamblajes de salamandras plethodontidas, de hecho, para estos organismos hay un recambio total de especies entre el piso altitudinal superior (1800 msnm) y el piso inferior (1000 msnm) de este paisaje (Wake *et al.*, 1992). La cobertura del dosel afecta no sólo al número de especies en cada sitio, también parece influir en la composición de los ensamblajes. Para el mismo paisaje se ha informado sobre los valores de complementariedad en otros grupos biológicos. Los valores promedio de complementariedad para árboles y arbustos entre fragmentos de bosque fueron de 84% y 80%, respectivamente (Williams-Linera, 2002). Para escarabajos copronecrófagos el promedio del valor de complementariedad entre bosque, cafetales con sombra y pastizales para ganado fue de 41% (Arellano & Halffter, 2003).

Los ensamblajes de especies de ranas presentan una distribución anidada entre todos los sitios de estudio, así como entre los sitios cuyo hábitat ha sido transformado por el hombre (cafetales y pastizales para ganado), pero no entre los remanentes de bosque de niebla. Lo anterior sugiere que previo a la fragmentación del paisaje, el conjunto de especies tenía una distribución heterogénea, debido posiblemente a la alta diversidad ambiental y a la compleja historia biogeográfica de este tipo de vegetación en Mesoamérica (Rzedowski, 1998; Challenger, 1998; Campbell, 1999a), así como a la distribución agregada, que es común en muchas especies de anfibios (Zimmerman & Bierregaard, 1986). Subsecuentemente, la fragmentación del hábitat pudo haber influido en los procesos de extinción y colonización local, los cuales

dieron como resultado un arreglo anidado de la diversidad entre sitios. De esta manera, la fragmentación del hábitat pudo provocar un cambio, de aleatorio a no aleatorio, en los patrones de distribución de especies de ranas en el paisaje estudiado. El anidamiento es un fenómeno común en la naturaleza (Wright *et al.*, 1998), sin embargo, el nivel de anidamiento que encontramos entre fragmentos de bosque ( $T = 45.8^\circ$ ,  $p = 0.69$ ) es notablemente inferior al que informan en otros estudios, además de que no es estadísticamente significativo. Por ejemplo, en la Amazonía brasileña, el valor de anidamiento ( $T$ ) entre fragmentos de selva lluviosa fue de  $2.7^\circ$  (Zimmerman & Bierregaard, 1986); en el mediooeste de los Estados Unidos, Kolozsvary & Swihart (1999) reportan un valor  $T$  de  $7.29^\circ$ ; y en Madagascar, Vallan (2000) reportó un valor  $T$  de  $22.07^\circ$ ; todos estadísticamente significativos, en contraste con el valor que aquí señalamos. Consideramos que una razón del nivel bajo de anidamiento entre fragmentos de bosque en el paisaje estudiado, es la distribución de los ensamblajes previa a la reducción y fragmentación del bosque por actividades humanas. La topografía compleja del área sugiere que la distribución de ensamblajes de especies ya era heterogénea, pero además, el paisaje que hemos estudiado se localiza en una zona de transición entre una región tropical y una templada, lo cual incorpora otra dimensión a la variación del microclima y la heterogeneidad ambiental asociadas con el intervalo altitudinal.

#### 4.2. FRAGMENTOS DE BOSQUE Y MOSAICO DE HÁBITATS TRANSFORMADOS: SU IMPORTANCIA EN LA CONFORMACIÓN DE LA DIVERSIDAD EN EL PAISAJE.

Los fragmentos de bosque de niebla son de una notable importancia para ocho especies de ranas, cinco de las cuales (*Bufo cristatus*, *Hyla arborescandens*, *H. mixomaculata*, *H. taeniopus* y *Eleutherodactylus berkenbuschii*) han sido registradas únicamente en bosques de niebla bien conservados (Duellman, 1970; Mendelson, 1997; Campbell & Savage, 2000), lo cual sugiere que son altamente sensibles a la transformación del hábitat, en particular del bosque de niebla. Las otras tres especies (*Hyla picta*, *Eleutherodactylus spatulatus* y *Leptodactylus fragilis*) también han sido registradas en otros tipos de vegetación, así como en hábitats perturbados (Lee, 1996; Vogt *et al.*, 1997; Campbell, 1999a) y su límite altitudinal coincide con la franja altitudinal del bosque de niebla. De esta manera, las ocho especies mencionadas previamente parecen ser vulnerables a la extinción local si el bosque de niebla continua reduciéndose en el paisaje. Las poblaciones de estas especies necesitan ser evaluadas continuamente y mantener los fragmentos donde habitan para conservarlas en el paisaje.

El conjunto de fragmentos de bosque de niebla es capaz de mantener a las 21 especies de ranas registradas en el paisaje, mientras que 62% de dichas especies también son mantenidas en los hábitats antropogénicos. Sin embargo, entre los hábitats transformados por el ser humano, particularmente entre cafetales con sombra y pastizales para ganado, la capacidad para mantener a la anurofauna varía notablemente. El número de especies

registrado en las plantaciones de café (13 especies en el conjunto de cafetales, el 62% de las encontradas en el paisaje) sugiere que este ambiente es atractivo para un número relativamente alto de especies y que además de reunir los requerimientos de hábitat para esas especies, les permite desplazarse libremente a través del paisaje, debido quizá a las similitudes estructurales y ambientales que tiene con el bosque original (Perfecto *et al.*, 1996; Moguel & Toledo, 1999). Por otro lado, el bajo número de especies registrado en los pastizales para ganado y la ausencia total de especies exclusivas de ambientes abiertos y soleados, sugiere que en el paisaje original (previo a la fragmentación) no había fauna de ranas que fuese exclusiva de claros o hábitats perturbados intensamente. En el mismo paisaje se ha reportado un resultado similar para escarabajos del estiércol, Arellano & Halffter (2003). Por lo tanto, si bien los hábitat antropogénicos no proporcionan una complementariedad de especies a la diversidad del bosque de niebla estudiado, sí tienen (especialmente los cafetales con sombra) una influencia importante en la conectividad entre fragmentos y en la dinámica del paisaje. Algunos hallazgos similares se han reportado en estudios con ranas de un bosque tropical fragmentado en la Amazonía brasileña (Gascon *et al.*, 1999) y en otros grupos de vertebrados (Laurance *et al.*, 2002), aunque el mosaico de hábitats transformados que ellos estudiaron complementaba a la diversidad de todo el paisaje entre un 8 y 25%, dependiendo del taxa. Estos resultados confirman que el mosaico de vegetación que rodea a los fragmentos de bosque puede ser cualquier cosa excepto un vacío biológico.

#### 4.3. TRANSFORMACIÓN DEL HÁBITAT Y GREMIOS AFECTADOS

Conforme la cobertura del dosel se pierde, las proporciones de especies de talla grande y de especies con modo reproductivo II (oviposición fuera del agua y desarrollo larvario en el agua) disminuyen, y conforme el área del fragmento o parche se reduce, la proporción de especies con hábito terrestre también se reduce. Todo esto sugiere que la pérdida de la cobertura del dosel y la reducción del área dan como resultado una pérdida de las condiciones necesarias para mantener a dichos gremios. Las razones de tales tendencias podrían ser ecológicas y fisiológicas. La remoción de la cobertura arbórea provoca, entre otros fenómenos, un aumento en la temperatura, disminución de la humedad del suelo y atmosférica, así como una mayor velocidad del viento (Saunders *et al.*, 1991; Murcia, 1995). Los anfibios necesitan mantener húmeda su piel para intercambiar gases y dependen de la temperatura ambiental para regular su temperatura corporal (Duellman & Trueb, 1994). Los huevos de las especies con modo reproductivo II están expuestos a la atmósfera, así frente a una disminución de la humedad ambiental serían más vulnerables a la desecación. Una reducción de la cobertura del dosel conlleva generalmente una simplificación de la estructura espacial del hábitat, reduciéndose de esta manera los microespacios que actúan como refugio ante las oscilaciones extremas del microclima, las especies

más grandes tendrían por lo tanto menos espacio disponible para evadir condiciones adversas. La disminución del área del parche o fragmento está relacionada con una reducción de la heterogeneidad ambiental a nivel de suelo, dando como resultado una pérdida de microhábitat, de sitios para la reproducción y de territorio para varias especies (Zimmerman & Bierregaard, 1986). Por lo tanto, las especies que viven a nivel del suelo serían las más afectadas.

En contraste, la proporción de especies arbóreas y la de especies con modo reproductivo I aumenta ante la reducción del área del fragmento o parche. Para las especies arbóreas una razón puede ser que a pesar de una disminución del área del sitio, si el dosel es abundante, entonces se mantiene cierto grado de heterogeneidad vertical. Lo cual puede amortiguar los cambios microclimáticos adversos y evitar la desaparición de microhábitats usados por las especies que viven en los árboles. Para las especies con modo reproductivo I (oviposición y desarrollo larvario dentro del agua), la reducción del área del fragmento o parche está relacionado comúnmente con una disminución en la disponibilidad de microhábitats tales como estanques y arroyos, necesarios para la puesta de huevos. Por lo tanto, en los fragmentos o parches más pequeños se espera que haya una proporción baja de especies con modo reproductivo I. En este trabajo observamos sólo a dos especies, *Hyla miotympanum* y *Rana berlandieri*, reproduciéndose en arroyos o estanques de cada sitio estudiado, independientemente de la cobertura del dosel o tamaño del parche. Esto sugiere que para estas especies la presencia de un cuerpo de agua, tiene un efecto positivo más fuerte que los efectos negativos de la remoción de la cobertura arbórea o la reducción del tamaño del fragmento. Ambas especies parecen sobrevivir y reproducirse en varios hábitats, independientemente de los niveles de disturbio en la vegetación y teniendo como factor clave la presencia de un cuerpo de agua.

#### 5. Conclusiones

La actividad humana no genera únicamente dos tipos de escenario extremos: hábitats bien conservados y hábitats altamente empobrecidos. En realidad, los hábitats antropogénicos ubicados a lo largo del paisaje representan un gradiente de transformación, y estos hábitats tienen diferentes efectos sobre la dinámica de las especies y la biodiversidad. La fragmentación del hábitat no actúa directamente sobre el ensamble de especies. Los cambios en las condiciones ambientales actúan sobre cada especie (particularmente sobre cada población) de manera independiente, así el cambio en el número de especies de cada ensamble es el resultado acumulado de una serie de eventos específicos. Desde una perspectiva de conservación, el fragmento de bosque de niebla más grande y más rico no es suficiente para conservar la fauna de anuros de este paisaje. El mantenimiento de un conjunto de fragmentos de bosque ampliamente distribuidos (altitudinal y horizontalmente) en vecindad con plantaciones de café bajo sombra (del tipo policultivo tradicional), podría ser una estrategia apropiada para

mantener la diversidad de ranas (y la diversidad de otro tipo de flora y fauna) de paisajes como el estudiado, así como para reducir el riesgo de extinción local de aquellas especies más vulnerables a la transformación del bosque de niebla.

### **Agradecimiento**

Deseamos agradecer a J. F. Ornelas, G. Williams-Linera, G. Casas-Andreu, F. Escobar y C. E. Moreno por sus sugerencias a las primeras versiones de este

manuscrito. Asimismo, agradecemos a C. L. Sampieri, J. Bueno y C. E. Moreno su generosa ayuda en el trabajo de campo. A Elsevier por permitir usar parte del material publicado en una primera versión en *Biological Conservation*, 117: 499-508.

Este trabajo fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT, Proyecto 37514-V), la Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad (CONABIO Proyecto 093-01), ORCYT-UNESCO (Proyecto 883.612.2) e IDEA WILD.

## Bibliografía

- Alford, R. A., & S. J. Richards. 1999. Global amphibian declines: A problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**: 133-165.
- Arellano, L. & G. Halffter. 2003. Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta Zoológica Mexicana*, **90**: 27-76.
- Atmar, W. & B. D. Patterson. 1995. *The Nestedness Temperature Calculator: A Visual Basic Program Including 294 Presence Absence Matrices*. AICS Research Inc. University Park, NM and The Field Museum, Chicago, IL.
- Blaustein, A. R., D. B. Wake & W. P. Sousa. 1994. Amphibians declines: Judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Conservation Biology*, **8**: 60-71.
- Blaustein, A. R., & J. M. Kiesecker. 2002. Complexity in conservation: Lessons from global decline of amphibian populations. *Ecology Letters*, **5**: 597-608.
- Campbell, J. A. 1999a. Distribution patterns of amphibians in Middle America. En: W. E. Duellman (ed.), *Patterns of distribution of amphibians: a global perspective*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 111-210.
- Campbell, J. A. & J. M. Savage 2000. Taxonomic reconsideration of Middle American frogs of the Eleutherodactylus group (Anura: Leptodactylidae): a reconnaissance of subtle nuances among frogs. *Herpetological Monographs*, **14**: 186-292.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Universidad Nacional Autónoma de México, Agrupación Sierra Madre, S. C., México, D. F.
- Colwell, R. K. 2000. *EstimateS 6.0b1: statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, U.S.A. Disponible en <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates> (Consultada en 09-2002).
- Colwell, R. K. & J. A. Coddington. 1995. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. En: D. L. Hawksworth (ed.), *Biodiversity measurement and estimation*. Chapman & Hall, Nueva York, pp. 101-118.
- Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Miscellaneous Publication of Museum of Natural History of the University of Kansas*, **61**: 1-68.
- Duellman, W. E. 1970. *The hylid frogs of Middle America*. Monographs of the Museum of Natural History of the University of Kansas, Kansas City.
- Duellman, W. E. & L. Trueb. 1986. *Biology of amphibians*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Flores-Villela, O. & P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: Vertebrados, vegetación y uso de suelo*. Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Gascon, C., T. E. Lovejoy, R. O. Bierregaard, J. R. Malcolm, P. C. Stouffer, H. L. Vasconcelos, W. F. Laurence, B. Zimmerman, M. Tocher & S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, **91**: 223-229.
- Gaston, K. J. 1996. Species richness: measure and measurement. En K. J. Gaston (ed.) *Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell Science, London, pp. 77-113.
- Geissert, D. & A. Campos. 1993. Los paisajes morfoedafológicos del área de influencia de la ciudad de Xalapa. En: I. R. López-Moreno (ed.), *Ecología urbana aplicada a la ciudad de Xalapa*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, pp. 65-79.
- Gustafson, R. J. & R. H. Gardner. 1996. The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* **77**: 94-107.
- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: From Island Biogeography to Landscape Ecology. *Ecological Applications*, **12**: 321-334.
- Halffter, G. 1998. A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, **36**: 3-17.
- Hamilton, L. S., J. O. Juvik & F. N. Scatena. 1995. *Tropical Montane Cloud Forests*. Springer-Verlag, New York.
- Heyer, W. R. 2000. Amphibian declines and extinctions: the situation in Latin America. En: J. E. Péfaur (ed.), *Ecología Latinoamericana. Actas III Congreso Latinoamericano de Ecología*. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- INEGI, 1995. *Ortofotos digitales E14b26f, E14b27d, E14b36c y E14b37a*. Veracruz, México.
- Kolozsvary, M. B. & R. K. Swihart. 1999. Habitat fragmentation and the distribution of amphibians: Patch and landscape correlates in farmland. *Canadian Journal of Zoology*, **77**: 1288-1299.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, **76**: 5-13.
- Laurence, W. F. 1991. Ecological correlates of extinction proneness in Australian tropical rain forest mammals. *Conservation Biology*, **5**: 79-89.
- Laurance, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregaard, S. G. Laurance & E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology*, **16**: 605-618.
- Lee, J. C. 1996. *The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula*. Cornell University Press, Ithaca.
- Lips, K. R. 1998. Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conservation Biology*, **12**: 106-117.
- Mendelson, J. R. III. 1997. A new species of toad (Anura: Bufonidae) from Oaxaca, México with comments on the status of *Bufo cavifrons* and *Bufo cristatus*. *Herpetologica*, **53**: 268-286.
- Miller, M. P. 1997. *Tools for population genetic analyses (TFPGA) 1.3: A Windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data*. Disponible on line en: <http://www.public.asu.edu/~mmille8/tfpga.htm>. (Consultada en 01-03-2002).
- Moguel, P. & V. M. Toledo 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology*, **13**: 11-21.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**: 58-62.
- Patton, D. R. 1975. A diversity index for quantifying habitat edge. *Wildlife Society Bulletin* 394, 171-173. En: R. T.

- T. Forman (ed) 1995. *Land mosaics: The ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 142.
- Perfecto, I., R. A. Rice, R. Greenberg & M. E. Vander Voort. 1996. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. *Bioscience*, **46**: 598-608.
- Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. En: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds.) *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 129-145.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs & C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*, **5**: 18-32.
- Schluter, D. & R. E. Ricklefs. 1993. Species diversity: An introduction to the problem. En: R. A. Ricklefs & D. Schluter (eds.) *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 1-10.
- Scott, N. J. 1994. Complete species inventories. En: W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayek, & M. S. Foster (eds.) *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 84-92.
- Soberón, J. M. & J. E. Llorente-Bousquets. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, **7**: 480-488.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*, 3a ed. W.H. Freeman and Company, New York.
- Soto, E. M. & M. Gómez. 1990. *Atlas Climático del Municipio de Xalapa*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa. Veracruz.
- StatSoft, Inc. 1997. *STATISTICA for Windows*. Versión 5.1. Tulsa. <http://www.statsoft.com>.
- Stuart, S. N., J. S. Chanson, N. A. Cox, B. E. Young, A. S. L. Reodrigues, D. L. Fischman & R. W. Waller. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, **306**: 1783-1786.
- Tocher, M. D., C. Gascon & B. L. Zimmerman. 1997. Fragmentation effects on a central Amazonian frog community: A ten-year study. En: W. F. Laurance & R. O. Bierregaard (eds.) *Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 127-137.
- Vallan, D. 2000. Influence of forest fragmentation on amphibians diversity in the nature reserve of Ambohitantely, highland Madagascar. *Biological Conservation*, **96**: 31-43.
- Vandermeer, J. & I. Perfecto. 1997. The agroecosystem: A need for the conservation biologist's lens. *Conservation Biology*, **11**: 1-3.
- Veech, J. A., K. S. Summerville, T. O. Crist & J. C. Gering. 2002. The additive partitioning of species diversity: Recent revival of an old idea. *Oikos*, **99**: 3-9.
- Vogt, R. C., J. L. Villarreal & G. Pérez-Higareda. 1997. Lista notada de anfibios y reptiles. En: E. González-Soriano, R. Dirzo & R. C. Vogt (eds.) *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 507-522.
- Wake, D. B. 1991. Declining amphibian populations. *Science*, **253**: 860.
- Wake, D. B., T. J. Papenfuss & J. F. Lynch. 1992. Distribution of salamanders along elevational transects in Mexico and Guatemala. *Tulane Studies in Zoology and Botany Supplies Publications*, **1**: 303-309.
- Williams-Linera, G. 2002. Tree species richness complementary, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation*, **11**: 1825-1843.
- Williams-Linera, G., R. H. Manson & E. V. Isunza. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques*, **8**: 73-89.
- Wright, D. H. & J. Reeves. 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*, **92**: 416-428.
- Wright, D. H., B. D. Patterson, G. M. Mikelson, A. Cutler & W. Atmar. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, **113**: 1-20.
- Wyman, R. L. 1990. What's happening to the amphibians? *Conservation Biology*, **4**: 350-352.
- Zar, J. 1999. *Biostatistical analysis*, 4<sup>a</sup> ed. Prentice Hall, New Jersey.
- Zimmerman, B. L. & R. O. Bierregaard. 1986. Relevance of the equilibrium theory of island biogeography and species-area relations to conservation with a case from Amazonia. *Journal of Biogeography*, **13**: 133-143.

Entre los días 18 y 20 de mayo del 2004 se celebró en la Ciudad de México el simposium titulado “Conversaciones sobre diversidad: el significado de alfa, beta y gamma” organizado por CONABIO y el grupo DIVERSITAS-México, con el apoyo financiero de la Dirección de Asuntos Internacionales del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México. La celebración de esta reunión respondió a una verdadera necesidad, sentida por muchos investigadores: convocar a una parte importante de los interesados en esta temática para discutir ideas y enfrentar puntos de vista sobre lo que significan las distintas expresiones de la biodiversidad, las relaciones que tienen entre sí y la forma de medirlas. El simposio fue un éxito, tanto por las comunicaciones presentadas, como por la amplia discusión desarrollada en su seno y ello nos llevó a considerar la publicación de sus contenidos, con la ayuda de la Sociedad Entomológica Aragonesa (España), para ofrecer al mundo científico un libro que los editores creemos nuevo y original, y en español, con las contribuciones más destacadas de aquel evento.

