



UNIVERSIDAD MICHOACANA
DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

FACULTAD DE BIOLOGIA

Efecto del huracán Jova en la comunidad de anfibios en diferentes estadios
sucesionales en un bosque tropical seco de Chamela, Jalisco, México

Tesis

Que presenta:

Biol. Jorge Alejandro Marroquín Páramo

Como requisito para obtener el título de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN

Director de tesis

Maestro en Ciencias Bilógicas Javier Alvarado Díaz

Morelia, Mich. Marzo de 2014.



ÍNDICE

CONTENIDO	Pg.
1. Abstract	4
2. Resumen general.....	5
3. Introducción	7
4. CAPITULO I Efecto de los disturbios sobre la fauna silvestre.....	10
4.1 Resumen	10
4.2 Introducción	11
4.3 Disturbios en escala de poblaciones	12
4.4 Disturbios en escalas de comunidades y ecosistemas	13
4.5 Respuesta de las comunidades al disturbio.....	14
4.6 Hipótesis del disturbio intermedio.....	15
4.7 Modificación del hábitat y disturbios en las comunidades de herpetofauna	15
4.8 Conservación de anfibios y su respuesta a los huracanes.....	17
5. Literatura citada	20
6. Capitulo II Efecto del huracán Jova en la comunidad de anfibios en diferentes estadios sucesionales en un bosque tropical seco de Chamela, Jalisco, México.....	26
6.1 Resumen	26
6.2 Introducción.....	27
6.3 Antecedentes.....	29
6.3.3 Bosques secundarios.....	30
6.3.4 Huracanes y Herpetofauna.....	20
7. Hipótesis	33
8. Objetivos	33
8.1 Objetivo general	33
8.2 Objetivos particulares	33
9. Descripción del área de estudio	34
9.1 Localización	34
9.2 Clima	34

9.3 Hidrología.....	35
9.4 Geología	35
9.5 Edafología	35
9.6 Vegetación	35
9.7 Fauna	36
9.8 Actividades humanas.....	37
10. Metodología.....	38
10.1 Métodos de muestreo	39
10.2 Análisis de datos.....	39
11. Resultados	42
12. Discusión	57
13. Literatura citada	62
14. CAPITULO III Capitulo III Atributos Funcionales del ensamble de anfibios en Chamela, Jalisco.	70
14.1 Resumen	70
14.2 Introducción	71
14.3 Antecedentes.....	73
15. Metodología	76
15.1 Análisis de datos.....	77
16. Resultados.....	78
17. Discusión	81
18. Literatura citada	84
19. Discusión general	88
20. Conclusiones.....	93
21. Literatura Citada	95

1. Abstract

The Chamela region, Jalisco on the Mexican Pacific coast was hit in November 2011 by the hurricane Jova, affecting large areas of tropical dry forest. To assess effects of the hurricane on amphibians, changes in structure and composition in assemblages, and in composition of functional groups (FG) was evaluated. To assess the damage caused by the hurricane 15 sites from 5 different successional ages (0-0, 5-6, 8-10, 15-17 years and old forest) were used. Seventeen amphibian species were registered along the secondary succession, corresponding to 89.4% of a total of 19 species reported for the Chamela region. The richness estimators indicated that amphibian sampling completeness at landscape level ranged from 95% to 100% before the hurricane and after the hurricane from 91 to 98%. Among successional stages sampling completeness ranged from 55% in the old growth forest to 100% in successional stages 0-0 and 8-10 before the hurricane, and from 50% in stage 15-17 to 100% in stage 5-6 and old growth forest after the hurricane. The most abundant species before as well as after the hurricane species were *Agalychnis dacnicolor*, *Smilisca fodiens*, *Smilisca baudini*, *Diaglena spatulata*, *Trachycephalus typhonius* and *Incilius marmoratus*. In general, species richness tended to increase in all stages, except on 5-6 stage. Significant differences in species richness were found before and after of hurricane at landscape level, and in stages 0-0, 15-17 and old growth forest. Diversity tended to be higher after the hurricane in all successional stages, except stage 0-0 and old growth forest where diversity was lower after hurricane. A significant difference in diversity was found before and after hurricane at landscape level, and in the stages 5-6, 8-10 and old growth forest. The most abundant species both before and after the hurricane was *D. spatulata* before the hurricane had a higher abundance with 254 individuals while after hurricane it presented a decrease of over 50%, with only 116 individuals. The stage 0-0 and the old growth forest were very similar in composition and abundance before and after the hurricane. Sites of 8-10 stage presented the most minor changes in composition and abundance of amphibian species. In general, sites that presented greater change after the hurricane corresponded to the old growth forest, while the sites with the least changes corresponded to the 8-10 stage. The type of reproduction 1 (species that lay their eggs in water and have a free-living aquatic larva) tended to decrease across the successional stages, except on 8-10. The type of the reproduction 4 (species that lay their eggs in the soil with direct development without aquatic larval phase) was present after the hurricane in the stage 0-0, while was absent in old growth forest. The species of amphibians of FG aquatic and terrestrial tended to increase after hurricane in 0-0 stage, while those species of FG arboreal tended to decrease along the successional stages. The FG of large size tended to decrease in all of stages, except on 5-6, while the FG of medium size increased more than twice in the stage 0-0. The FG of small size decreased in all stages, except on 15-17. In general, values of richness, diversity and abundance of amphibians were markedly lower after hurricane in the old growth forest than in the rest of the successional stages. While for the remaining stages, except on 5-6, richness these values were greater.

Key words: functional groups, hurricane, amphibians, successional stages

2. Resumen

La región de Chamela, Jalisco en el Pacífico Mexicano fue afectada en Noviembre del 2011 por el huracán Jova, afectando grandes áreas de bosque tropical seco. Después del paso del huracán se estudió el ensamble de anfibios y sus grupos funcionales, para identificar el cambio en su estructura y composición. Para evaluar el daño causado por el huracán se usaron 15 sitios de 5 diferentes edades sucesionales (0-0, 5-6, 8-10, 15-17 años y Bosque maduro) cada sitio con una extensión de 1 ha. El esfuerzo de muestreo por salida fue el mismo (8 horas/persona) que en el estudio de anfibios pre-huracán en estos sitios. Se registraron 17 especies de anfibios a lo largo de la sucesión secundaria, correspondientes al 89.4% de un total de 19 especies reportadas para la región de Chamela, Jalisco. Los estimadores de riqueza indicaron que la representatividad de anfibios varió a nivel paisaje antes del huracán del 95% al 100%, y después del huracán del 91% al 98%. Entre estadios sucesionales, la representatividad del muestreo varió del 55% en el bosque maduro al 100% en los estadios 0-0 y 8-10, y después del huracán el muestreo varió del 50% en el estadio 15-17 al 100% en el estadio 5-6 y el BM. Las abundancias de las especies de anfibios tendieron a disminuir un 30%. Las especies más abundantes antes y después del huracán fueron *Agalychnis dacnicolor*, *Smilisca fodiens*, *Smilisca baudini*, *Diaglena spatulata*, *Trachycephalus typhonius*, *Incillius marmoratus*; mientras que *Hypopachus variolosus* antes del huracán presentó una abundancia de 25 individuos y después del huracán 8 individuos. En contraste, *Leptodactylus melanonotus* antes del huracán presentó una abundancia de 9 individuos mientras que tras el paso del huracán fue de 53 individuos. En general la riqueza de especies tendió a aumentar en todos los estadios sucesionales excepto en el estadio 5-6 años y el bosque maduro. Se encontraron diferencias significativas en la riqueza de especies antes y después del paso del huracán a nivel paisaje, en los estadios 0-0, 15-17 y en el bosque maduro. En cuanto a la diversidad tendió a ser mayor tras el paso del huracán, en todos los estadios sucesionales, excepto en el estadio 0-0 y bosque maduro donde la diversidad fue menor después del huracán. Se encontró una diferencia significativa en cuanto a la diversidad antes y después del paso del huracán, a nivel paisaje, en los estadios 5-6, 8-10 y en el bosque maduro. La especie más abundante tanto antes como después del huracán fue *D. spatulata*; antes del huracán presentó una mayor abundancia con 254 individuos mientras que después del huracán presentó una disminución de más del 50%, con solo 116 individuos. Los sitios 0-0 fueron muy similares entre sí, al igual que los bosques maduros que también presentaron una composición y riqueza muy similar tanto antes como después del huracán, mientras que los estadios de edades intermedias y avanzadas tuvieron una mayor similitud entre ellos que con los bosques maduros y los estadios 0-0. En general los sitios que mayor cambio tuvieron después del paso del huracán fueron los bosques maduros, mientras que los sitios del estadio 8-10 fueron los que presentaron un menor cambio en cuanto a la composición y abundancia de especies de anfibios. El tipo de reproducción 1 (Especies que depositan sus huevos en cuerpos de agua y presentan una larva acuática que nada libremente) tendió a disminuir en todos los estadios excepto en el 8-10, el tipo de reproducción 4 (Especies que depositan sus huevos sobre el suelo, con desarrollo directo y sin fase larvaria acuática) se presentó después del huracán en el estadio 0-0 mientras que desapareció en BM. Las especies de anfibios del grupo funcional acuáticas y las terrestres tendieron a aumentar tras el paso del huracán en el estadio 0-0, mientras que las especies del grupo funcional arborícolas tendieron a disminuir en todos los estadios sucesionales. En cuanto al grupo funcional de talla grande tendió a disminuir en todos los estadios excepto en 5-6, mientras que el grupo funcional de talla mediana aumentó más del doble en el estadio 0-0, el grupo

funcional de talla pequeña disminuyó en todos los estadios excepto en el estadio 15-17. En general los valores de riqueza, diversidad y abundancia del ensamble de anfibios fueron notoriamente menores después del paso del huracán en el bosque maduro que en el resto de los estadios sucesionales, mientras que para el resto de los estadios, excepto el 5-6 la riqueza fue mayor. La diversidad fue mayor tras el paso del huracán en todos los estadios sucesionales (0-0, 5-6, 8-10 y 15-17 años).

Palabras clave: Grupo funcional, anfibios, estadios sucesionales, huracán.

3. Introducción

Las poblaciones de anfibios están declinando a nivel global. Se considera que aproximadamente el 32% de las especies están en peligro de extinción y el 43% en riesgo (Stuart et al. 2004). Se ha sugerido que esta declive puede deberse a factores relacionados con la acción sinérgica de agentes de disturbio como la contaminación, el cambio de uso de la tierra, la introducción de predadores y competidores no nativos, el calentamiento global, al igual que a pandemias y/o fenómenos naturales (Pounds y Crump 1994, Lips 1998, Young et al. 2001 Collins y Storfer 2003, Pounds et al. 2006). Sin embargo, para poder reconocer las causas locales o globales responsables de este fenómeno, debe considerarse la realización de estudios a largo plazo que provean información confrontable y comprobable de parámetros indicadores del estado de las poblaciones tales como su distribución y abundancia, el rango de condiciones bajo las cuales viven y cómo éstas fluctúan con las variables ambientales (Donnelly 1998, Parris 1999). Uno de los hábitats Neotropicales que alberga una importante diversidad de vertebrados silvestres, incluyendo anfibios es el bosque tropical seco (BTS) (Murphy y Lugo 1986, Ceballos y García 1995). Los BTS son reconocidos como uno de los hábitats más amenazados del mundo (Janzen 1988) y han sido reducidos a pequeños remanentes de México a Argentina (Maass 1995).

Históricamente, las interacciones entre las actividades humanas y el medio ambiente en sistemas terrestres y acuáticos han resultado en diferentes procesos de disturbio, perturbación, fragmentación y degradación de hábitats que potencialmente han afectado la biodiversidad del planeta (Crome 1996, Gascon et al. 2000, Malcom 2001). Los disturbios son procesos que influyen en la dinámica y estructura de ecosistemas y comunidades (Curtis et al. 2008). Los disturbios se miden por su intensidad, frecuencia y tiempo de duración, y el efecto potencial sobre los ecosistemas frecuentemente se evalúa por la pérdida de biomasa (Curtis et al. 2008). Un claro ejemplo es la fragmentación de bosques que reduce la reproducción y el flujo génico promoviendo la extinción de especies (Nason y Hamrick 1997), haciendo de los fragmentos sitios más vulnerables a la ocurrencia de incendios, invasión de especies exóticas y a otros procesos de degradación del hábitat (Cochrane et al. 1999, Nepstad et al., 1999, Jackson et al. 2002).

Los bosques tropicales son el sistema con la mayor riqueza biológica del planeta (Wilson 1988, Gentry 1995), en la actualidad y a pesar de su importancia biológica, el BTC es de

los ecosistemas terrestres más amenazados (Vieira et al. 2006), Los bosques secundarios, presentan una composición y estructura vegetal diferente a la del bosque primario, así como cambios estructurales importantes a lo largo del proceso de sucesión (Morales y Sarmiento 2002). Los bosques secundarios son importantes por ser refugios potenciales de biodiversidad (Guariguata y Ostertag 2001, Dunn 2004).

La fragmentación y deforestación del bosque pueden afectar a las poblaciones de anuros a raíz de los cambios en la calidad del hábitat. La relación entre el hábitat y las especies de anuros es importante, ya que estas últimas son influenciadas directa o indirectamente, por el grado de alteración o manipulación de las áreas que ocupan y el comportamiento asociado de diversos elementos microclimáticos, lo cual las convierte por consiguiente, en indicadores de la salud ambiental de los ecosistemas (Blaustein y Wake 1995). Es decir, que de acuerdo con el tipo de vegetación, las condiciones físicas y el grado de perturbación de los hábitats podrían encontrarse variaciones en los atributos y la estructura de las comunidades de anuros. El conocimiento de la asociación entre la diversidad de anuros y las variables bióticas y abióticas del hábitat es esencial para su manejo y la conservación local (Blaustein y Wake 1995).

Los huracanes pueden influir de manera marcada en la dinámica de los bosques de las regiones de influencia. Por ejemplo, los bosques pueden presentar modificaciones en las tasas de reclutamiento, mortalidad y crecimiento de las especies de árboles (Boucher et al., 1994). Las especies de anfibios responden de manera diferencial a la perturbación en el hábitat, de acuerdo al tipo de reproducción y desarrollo, tamaño y hábitos que tiene cada una de las especies presentes (Pérez et al. 2012, Wilson y McCranie 2003, Woolbright, 1991). Al ocurrir un disturbio natural o antropogénico uno de los retos mayores para los anfibios es su limitada capacidad de movimiento y recolonización. Esta limitación ecológica se debe a restricciones fisiológicas, la relativamente baja movilidad y la marcada filopatría que presenta este grupo de vertebrados (Duellman y Trueb 1994, Stebbins y Cohen 1995).

El huracán “Jova” impacto la costa de Jalisco con vientos máximos sostenidos de hasta 165 km/h los días 11 y 12 del mes de Octubre Del año 2011.

En este estudio se evaluará el efecto que tuvo el huracán Jova sobre la comunidad de anfibios en diferentes estadios sucesionales del bosque tropical seco en la reserva de Chamela Cuixmala y sus alrededores, para esto se tomara como base el trabajo de Paz (2012), quien monitorio las poblaciones de anfibios entre 2009 y 2011 en los mismos sitios que se utilizaran como base para este trabajo antes del impacto del huracán. El objetivo de este trabajo es conocer cómo responde la comunidad de anfibios a los disturbios naturales y antropogénicos, además de tener una mejor visión de la manera de conservar especies de anfibios endémicas a México e importantes para su ambiente.

4. Capítulo I Efecto de los disturbios sobre la fauna silvestre.

4.1 Resumen

Una perturbación es un suceso discreto en el tiempo, que altera la estructura de los ecosistemas y cambia los recursos, la disponibilidad de un espacio y hábitat adecuado para las especies. Las características y los efectos de los disturbios dependen también de la movilidad del organismo estudiado. Cuando se trata de organismos sésiles, el disturbio puede caracterizarse mediante el tamaño del área perturbada y/o la magnitud del evento. La evaluación del disturbio en organismos móviles es más difícil, debido a las capacidades de los animales para desplazarse y elegir nuevos sitios. El efecto del disturbio en estas poblaciones no sólo depende del tipo e intensidad de perturbación, también de las características de las historias de vida de los animales. A pesar de que la principal causa de disminución histórica de las poblaciones de anfibios a nivel mundial es la pérdida y fragmentación de hábitat, recientemente enfermedades emergentes como la quitridiomycosis en posible sinergia con el cambio climático y especies invasoras, han complicado mucho más el panorama de conservación de los anfibios. Eventos climáticos severos, a corto plazo, tales como tormentas violentas pueden alterar la dinámica de las poblaciones de anfibios. En algunos estudios sobre el impacto de huracanes sobre anfibios y reptiles se reporta que las especies más afectadas son la especies especialistas y que requieren de un hábitat con mayor humedad, organismos de talla pequeña, que habitan en lugares con una mayor cobertura de dosel y las especies de anfibios que presentan un tipo de reproducción que involucra un desarrollo directo.

Palabras clave: Disturbio, Recolonización, Antropogénico, Anfibios

4.2 Introducción

Hasta hace unos años, las perturbaciones eran consideradas como sucesos catastróficos que afectaban gravemente a los ecosistemas, pero que no tenían ninguna relación con ellos (White 1979). Las especies y las comunidades siempre han estado bajo diversos regímenes de disturbio que han moldeado, cuando menos parcialmente, las historias evolutivas de las especies, en consecuencia, no es atrevido sugerir que el disturbio natural puede ser una parte fundamental de los ecosistemas (Sousa, 1984., Pickett y White 1985).

Según Pickett y White (1985), una perturbación es un suceso discreto en el tiempo (puntual, no habitual) que altera la estructura de los ecosistemas, de las comunidades o de las poblaciones y cambia los recursos, la disponibilidad de un espacio y hábitat adecuado para las especies. La descripción de las propiedades de los disturbios es igualmente importante (cuadro 1.)

Cuadro 1. Definiciones de los conceptos usados para caracterizar disturbios ambientales (Pickett y White 1985).	
CONCEPTO	DEFINICIÓN
Disposición	Disposición espacial, incluyendo relaciones con gradientes geográficos, topográficos, ambientales y comunitarios.
Frecuencia	Número promedio de eventos por período de tiempo. La frecuencia es usada como probabilidad de ocurrencia de disturbio, cuando es expresada como una fracción decimal de eventos anuales.
Intervalo de retorno	Inverso de la frecuencia; es el tiempo promedio entre dos disturbios.
Período de rotación	Tiempo promedio necesario para perturbar un área equivalente al área de estudio (el área de estudio debe estar explícitamente definida).
Predictibilidad	Una función inversa, redimensionada, de la varianza del intervalo de retorno, que permite ponderar la recurrencia del disturbio.
Área o tamaño	Área perturbada. Puede ser expresada como área por evento, área por intervalo de tiempo, área por evento por intervalo de tiempo o área total por tipo de disturbio por intervalo de tiempo. Normalmente se expresa como porcentaje del área total.
Intensidad	Fuerza física del evento por área por unidad de tiempo (e.g. calor liberado por área por intervalo de tiempo en un incendio, o velocidad del viento en huracanes).
Severidad	Impacto en el organismo, la comunidad o el ecosistema (e.g. biomasa removida).
Sinergia	Efectos por la ocurrencia de otros disturbios (e.g. la sequía incrementa la intensidad del fuego y el daño por insectos incrementa la susceptibilidad a tormentas).

El objetivo de este capítulo es realizar una revisión del estado que guarda el conocimiento de los efectos de los huracanes sobre la fauna silvestre, en especial los anfibios que habitan en lugares modificados por perturbaciones antropogénicas, haciendo énfasis en los ensambles de anfibios del bosque tropical seco.

4.3 Disturbios en escala de poblaciones

El estudio de la dinámica de las poblaciones es útil para detectar los efectos de los disturbios. A pesar de su naturaleza obvia, conviene mencionar que algunas definiciones de disturbio están fuertemente influenciadas por este contexto: Un disturbio es un evento discreto y puntual de mortalidad, desplazamiento o daño de uno o más individuos (o colonias), que crea directa o indirectamente una oportunidad para el establecimiento de nuevos individuos (o colonias) (Sousa 1984). La consecuencia implícita fundamental de esta definición es que los disturbios liberan recursos que pueden aprovechar otros organismos. De este modo, el disturbio es importante en dos aspectos del ciclo de vida de una población dada. En primer lugar, sirve como una fuente de heterogeneidad espacio-temporal de la disponibilidad de recursos, situación fundamental para la permanencia de algunas especies. En segundo lugar, es además un agente de selección natural en las historias de vida (Sousa, 1984).

Las características y los efectos de los disturbios dependen también de la movilidad del organismo estudiado. Cuando se trata de organismos sésiles (e.g. plantas) el disturbio puede caracterizarse mediante el tamaño del área perturbada, la magnitud del evento, la frecuencia, la predictibilidad y el período de rotación (el tiempo requerido para alterar toda la zona). De modo complementario, la recolonización de una zona alterada depende de: 1) la morfología, la fisiología y la ecología reproductiva de las especies presentes antes del disturbio; 2) la morfología, la fisiología y la ecología reproductiva de las especies que colonizaron el lugar o de las que pueden llegar al sitio; 3) las características del parche de ambiente en el que ocurre el fenómeno (intensidad y severidad del agente de disturbio, tamaño y forma, ubicación y distancia de la fuente de colonizadores, la heterogeneidad interna, la fecha de su creación o tiempo transcurrido desde que se formó el manchón)(Vega y Peters 2005). La evaluación del disturbio en organismos móviles es más difícil, debido a las capacidades de los animales para desplazarse y elegir ambientes. El efecto del disturbio en estas poblaciones no sólo depende del tipo e intensidad de daño al ambiente, sino también de las características de las historias de vida de los animales. Las

tasas de sobrevivencia y de reproducción se reducirán por diversos mecanismos, activados por los disturbios. Por ejemplo, si un incendio destruye el ambiente en el que viven habrá menos recursos disponibles para la población, por lo que la sobrevivencia bajará. Simultáneamente la densidad de animales aumentará en los parches de ambientes que no se hayan destruido (Sousa 1984).

4.4 Disturbios en escalas de comunidades y ecosistemas

Está comprobada la importancia de los disturbios periódicos naturales en la dinámica de las comunidades y ecosistemas. Cuando los disturbios son muy intensos, los ecosistemas muy diversos y complejos se simplifican, conservando pocas especies e interacciones. Sin embargo, el sistema podría regenerarse rápidamente, ya que el disturbio libera recursos que son fácilmente aprovechados. Este tipo de disturbios renueva al sistema, si la magnitud del disturbio no afecta de modo significativo a las fuentes de germoplasma en los alrededores (Vega y Peters 2005). En cambio, los disturbios de origen humano normalmente no liberan recursos; de hecho, modifican tan profundamente algunas propiedades del sistema que las especies no tienen la capacidad de aprovechar estos tipos de disturbio. La pérdida de la capacidad de regeneración tiene como principal consecuencia la degradación del ecosistema. Este tipo de disturbios de origen humano se puede clasificar en cuatro grandes grupos: a) reestructuración física del ambiente; b) introducción de especies exóticas; c) descarga de sustancias tóxicas al ambiente y d) sobreexplotación de recursos (Rapport y Whitford 1999). Típicamente, la preservación de comunidades naturales ha consistido en protegerlas de disturbios físicos. Sin embargo, ya se ha comentado que los disturbios son importantes en la dinámica de estos ambientes, en especial en los procesos de regeneración. Algunas propuestas para la elección del tamaño de las reservas sugieren que éstas deben ser del tamaño suficiente como para que permanezcan los regímenes de disturbio naturales. La preservación del disturbio natural debe ser explícita (Hobbs y Huenneke 1992). Los efectos de los disturbios también son cuantificables en escalas superiores a la comunitaria, por ejemplo en la de paisajes. Los disturbios de intensidad media, además de aumentar la diversidad alfa, también incrementan la diversidad beta, ya que el disturbio crea parches de características diferentes inmersos en un paisaje. De este modo, suelen coexistir en una misma región parches de

vegetación de diferentes edades y en distintas etapas de sucesión (Hobbs y Huenneke 1992).

4.5 Respuesta de las comunidades al disturbio

Los disturbios alteran la estructura de los ecosistemas, de las comunidades o de las poblaciones y cambian los recursos, la disponibilidad de hábitat aptos y/o el medio físico (Pickett y White 1985), Kaufmann et al. (1994) distinguen entre las perturbaciones naturales y las inducidas por el hombre, Begon et al. (1990) añaden que éstas eliminan organismos y abren espacios que pueden ser colonizados por individuos de la misma o diferente especies. Después de un disturbio, la comunidad se ve desplazada de su estado previo, pero se mantiene dentro de los límites de tolerancia que le permiten volver al estado anterior, después de una perturbación los ecosistemas pueden volver a la situación anterior o pueden iniciar un cambio irreversible (distinta estructura y composición), por otra parte las catástrofes son eventos que afectan a las comunidades o poblaciones en forma drástica y debido a su carácter episódico y a su baja frecuencia no favorecen la evolución de adaptaciones relacionadas con los requerimientos que se establecen en tales situaciones (Curtis et al. 2008). Después de una catástrofe, la comunidad que se regenera puede ser completamente diferente de la inicial (Curtis et al. 2008). La capacidad de un ecosistema de volver a su estado original después de una perturbación se denomina frecuentemente como resiliencia del ecosistema. Se conoce como resiliencia o elasticidad de los ecosistemas y/o comunidades a la capacidad que tienen las especies que forman parte de estos, de regresar al estado original después de que se ha producido un cambio debido a perturbaciones naturales o por actividades humanas (Doak et al. 1998). El valor del concepto de resiliencia es importante para entender los diferentes sistemas de explotación de los recursos naturales. El concepto de resiliencia al igual que muchos de los bioindicadores estudiados en la literatura, depende de los objetivos planteados, de los tipos de perturbaciones, de las medidas de control disponibles y del tiempo y la escala de interés que se esté manejando (Ludwig et al. 1997).

La capacidad de respuesta de la vegetación, después de severos disturbios (e.g. fuego) está determinada por factores y procesos tales como supervivencia de árboles, respuesta de la regeneración avanzada, nuevo establecimiento vía semillas y rebrotes vegetativos, sustrato, fuente de semillas y clima, entre otros. El tipo y severidad de un

disturbio natural afecta directamente la cantidad, tipos y patrones espaciales de los organismos que permanecen en el área afectada y estos afectan o controlan de manera marcada la dirección sucesional y los procesos de recuperación post-disturbio (Turner et al. 1998, Franklin et al. 2000)

4.6 Hipótesis del disturbio intermedio

De acuerdo con esta hipótesis, la diversidad de especies en una comunidad está determinada por la frecuencia de las perturbaciones ambientales. Cuando las perturbaciones son muy frecuentes e intensas o muy poco frecuentes y de baja intensidad, la diversidad de especies es baja. Por el contrario, cuando la frecuencia e intensidad de las perturbaciones es intermedia, la diversidad de especies es alta. (Connell 1978).

Roxburgh et al. (2004) señalaron que las perturbaciones intermedias articulan diferentes mecanismos que pueden permitir la coexistencia de mayor número de especies de las que existirían en ausencia de estas perturbaciones. Estos mecanismos podrían ser fenómenos de dispersión, de recolonización, de competencia, etc. que podrían generar el aumento de la diversidad partiendo de un proceso de perturbación (Roxburgh, 2004).

Un modelo de una red trófica bien establecida puede resaltar algunas limitaciones de la hipótesis de la perturbación intermedia. En una situación extrema, si el disturbio afecta a todos los niveles tróficos quitándoles la misma proporción de biomasa, la competencia aumenta ya que todas las especies disponen de recursos en las mismas proporciones. En cambio, si se afecta a un solo nivel de la red trófica, los organismos sobrevivientes en ese nivel recibirán una mayor cantidad de recursos, disminuyendo así la competencia entre ellos en ese nivel, pero incrementándola en los superiores. Además, la tasa de depredación ejercida por los niveles superiores sobre ese nivel aumentará, al igual que bajará la depredación en niveles inferiores. Todas estas consideraciones indican que los efectos del disturbio en una red trófica no son fáciles de cuantificar (Wootton 1998).

4.7 Modificación del hábitat y disturbios en las comunidades de herpetofauna

Los bosques secundarios se forman como consecuencia de disturbios de origen humano o por causas naturales como huracanes e incendios sobre los bosques primarios (Brown y Lugo 1990), es decir cuando la continuidad florística del bosque se ve afectada y se modifica su estructura y composición, a partir de una perturbación o disturbio (Corlet

1994). Su origen pueden ser variado; extracción de madera, incendios forestales, desastres naturales como huracanes y actividades agropecuarias (Brown y Lugo 1990, Corlet 1994, Wright 2005). Los bosques secundarios neotropicales son importantes fuentes de madera, protegen al suelo de la erosión, su tasa de fijación de carbono es alta y algunos estudios sugieren que podrían ser importantes refugios de biodiversidad (Guariguata y Ostertag 2002, Dunn 2004).

Es importante determinar la estructura y las interacciones entre los miembros de las comunidades ya que éstos son la base para el conocimiento de la distribución de las especies en el hábitat. El número de especies de anfibios y reptiles en una comunidad depende de factores tales como la altura, el clima y localidad geográfica, entre otros (Heatwole 1982).

La manera como las especies responden frente a los disturbios del hábitat depende de su habilidad de adaptación y características poblacionales (Hunter 1996). La respuesta de los anfibios y reptiles ante el disturbio de origen antrópico, generado en sus microhábitats se encuentra poco estudiada y aunque se desconocen la mayoría de las relaciones ecológicas entre estos organismos, es importante generar información básica de las comunidades para diseñar estrategias de manejo (Osorno 1999). Se conoce que las principales causas de extinción de los anfibios y reptiles provienen de la pérdida de hábitat, el cambio en los patrones climáticos, la introducción de especies y la contaminación ambiental (Rueda 1999, Young et al. 2001).

Existe evidencia de que la abundancia de especies, así como los grupos funcionales de anfibios y reptiles se reducen bajo el efecto de la fragmentación y de las actividades agropecuarias (Laurance et al., 2002, Pineda y Halfter 2003, Reynoso-Rosales et al. 2005, Urbina-Cardona et al. 2006). El cambio del uso del suelo puede resultar en la pérdida de microhábitats para anfibios y reptiles tropicales (Vallan 2002, Gardner 2007). La modificación de origen antropogénica en ambientes naturales causa alteraciones en la estructura y la composición de la vegetación y afecta las condiciones ambientales del microhábitat (Saunders et al. 1991)

El análisis de la diversidad es una herramienta importante al tratar de conocer los efectos de las actividades antropogénicas en las comunidades ecológicas y comparar sus efectos en diferentes hábitats (Whittaker 1972).

En algunos estudios se ha determinado que las áreas con mayor diversidad de herpetofauna son los bosques secundarios, los cuales comparten un importante número de especies con los bosques primarios; a su vez algunos cultivos de zonas tropicales comparten gran parte de su herpetofauna con áreas perturbadas de los bosques tropicales. En bosques conservados la distribución de las especies de herpetofauna es influenciada por la cobertura vegetal, mientras que en áreas perturbadas el determinante es la temperatura (Urbina-Cardona y Londoño-Murcia, 2003).

La alta especificidad de hábitat hace que muchas especies de anfibios de áreas boscosas sean abundantes localmente en áreas con alta cobertura vegetal (dosel y sotobosque), alta profundidad de hojarasca, alta humedad y temperaturas estables (Crump 1974, Jaeger, 1994, Marsh y Pearman 1997, Tocher et al. 1997, DeMaynadier y Hunter 1998). Cuando estas condiciones óptimas se ven modificadas por la fragmentación del bosque, y los disturbios se presentan con alta intensidad y larga duración, impactando la viabilidad de los microhábitats, pueden poner en peligro de extinción a los anfibios y reptiles que poseen baja habilidad de adaptación y dispersión (Blaustein y Wake 1995, Pough 1999, Rueda 1999).

4.8 Conservación de anfibios y su respuesta a los huracanes

Los anfibios merecen atención substancial por parte de la comunidad conservacionista. Son considerados como valiosos indicadores de calidad ambiental y juegan múltiples papeles funcionales dentro de los ecosistemas acuáticos y terrestres (Blaustein y Wake 1990, Stebbins y Cohen 1995). De hecho, los anfibios son el grupo de vertebrados terrestres más amenazado por las alteraciones de hábitat causados por disturbios de origen humano (Stuart et al. 2004, IUCN 2006). Durante la década de los 1980s y 1990s el tema del decrecimiento de anfibios fue considerado como una emergencia ecológica progresiva. Se considera que más de una docena de especies de anfibios se han extinguido recientemente (Lips. et al. 1999). Los rangos de distribución geográfica de muchas especies se han reducido dramáticamente (Stebbins y Cohen 1995).

Numerosos factores antropogénicos han sido implicados como causas de la disminución de poblaciones de anfibios (Blaustein y Wake 1995, Stebbins y Cohen 1995, Reaser 1996). Estos factores operan a través de escalas múltiples, frecuentemente tienen relaciones sinérgicas y pueden desencadenar una cascada de impactos en las comunidades

biológicas, por lo que ha sido difícil evaluar las causas del decrecimiento poblacional en un lugar específico.

La destrucción del hábitat y la introducción de especies no nativas de carácter invasor son agentes causales aparentes en ciertos lugares y presentan opciones obvias para políticas y manejo de recursos. Sin embargo, la disminución de poblaciones de anfibios en áreas con poca actividad humana, especialmente aquellas en áreas protegidas, evoca una preocupación particular (Pounds y Crump 1994, Lips, 1998, 1999, Pounds et al. 1999). En casos donde los anfibios están disminuyendo sin causa aparente, es difícil detener las disminuciones o identificar cuáles son las implicaciones para el resto de la comunidad biológica (incluyendo a los humanos).

A pesar de que la principal causa de disminución histórica de poblaciones y especies amenazadas a nivel mundial es la pérdida y fragmentación de hábitat, recientemente enfermedades emergentes como la quitridiomycosis en posible sinergia con el cambio climático y la expansión del rango geográfico de especies invasoras, han complicado mucho más el panorama de conservación de los anfibios (Gardner et al., 2007, Urbina-Cardona 2008). Estudios multi-disciplinarios en regiones afectadas por quitridiomycosis han empezado a revelar patrones que sugieren los mecanismos de acción y de dispersión de este patógeno y, ayudando a tomar decisiones acerca de las especies y regiones más vulnerables (Velásquez et al. 2008, Voyles et al. 2009, Walker et al. 2010, Vredenburg et al. 2010).

Eventos climáticos severos, a corto plazo, tales como tormentas violentas pueden alterar la dinámica de las poblaciones de anfibios. (Ross y Stephen 1999). En algunos estudios sobre el impacto de huracanes sobre anfibios y reptiles se reporta que las especies más afectadas son la especies especialistas y que requieren de un hábitat con mayor humedad, organismos de talla pequeña (más susceptibles a la desecación por presentar una relación mayor entre superficie corporal y masa) (Duellman y Trueb 1994), que habitan en lugares con una mayor cobertura de dosel y en el caso de los anfibios a las especies que presentan un tipo de reproducción que involucra un desarrollo directo (mayor dependencia de humedad relativa alta en el sustrato y el aire, Wilson y McCranie (2003). Estas especies se ven afectadas principalmente por la caída de árboles y los espacios abiertos que estos ocasionan, disminuyendo así la humedad y la cobertura vegetal que ocasiona un aumento en la temperatura del sotobosque (Pérez et al. 2012, Woolbright 1991). El huracán Hugo en

1989 causó grandes daños a los bosques de Puerto Rico, el huracán parecía no haber afectado a la población de *Eleutherodactylus coqui*, solo los individuos de talla más pequeña sufrieron una disminución, probablemente debido al periodo de sequía que ocurrió después de este evento. Un año después del paso del huracán, la población de *E. coqui* aumento cuatro veces, esto se pudo deber a que los depredadores sufrieron una merma importante en su población y al aumento de refugios que produjo la caída de árboles y arbustos. Otra especie de *Eleutherodactylus*, *E. portoricensis* sufrió una importante disminución en su población. Se estima que disminuyo casi a la mitad. Debido a que *E. portoricensis* prefiere zonas más húmedas y frías se especula que sufrió las consecuencias de la mayor exposición creada por la caída de los árboles durante el huracán (Woolbright 1991).

En particular, la piel desnuda, requerimientos de alta humedad y los ciclos de vida cortos que tienen los anfibios los hacen particularmente sensibles al deterioro ambiental (Williams y Hero 2001, Zug et al. 2001, Semlitsch 2003).

5. Literatura citada

- Begon, M., J.L. Harper, C.R. Townsend. 1990. Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell. Oxford.
- Blaustein, A. R. y D. B. Wake. 1995. Declive en las poblaciones de anfibios. Investigación y Ciencia. Junio, 1995. p. 8-13.
- Blaustein, A. R. y D. B. Wake. 1990. Declining amphibian populations: a global phenomenon? Trends in Ecology and Evolution 5:203.
- Brown S. y E. Lugo. 1990. Tropical Secondary Forest. Journal of tropical Ecology. 6: 1-32.
- Cochrane MA, A. Alencar , M.D. Schulze ,C.M. Souza, DC Nepstad, P Lefebvre, E.A. Davidson. 1999. Positive feedbacks in the dynamic of closed canopy tropical forests. Science, 284: 1834-1836
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. Science 199:1302 – 1310
- Corlet, R. 1994. What is Secondary Forest? Journal of Tropical Ecology 10(3):445- 447.
- Crome, F.H.J., MR Thomas, L.A. Moore. A novel Bayesian approach to assessing impacts of rain forest logging. Ecological Applications, 6: 1104-1123.
- CROSS, C. Y C. PETERSEN. 2001. Modeling snake microhabitat from Radio telemetry Studies Using Polytomous Logistic Regression. Journal of Herpetology 35: 590-597.
- Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. Miscellaneous Publications (6) University of Kansas. 69 pp.
- Curtis, H., N.S Barnes, A. Schnek y A. Massarini. 2008. Biología Séptima Edición. Médica Panamericana, S.A. Buenos Aires, Argentina. pp. 1089
- DeMaynadier, P. G. y M. Hunter, 1998. Amphibians and forest edge effects. Conservation Biology 12(2): 314-352.
- Doak DF, D. Bigger, E.K. Harding, M.A. Marvier, R.E. O`Malley , D. Thomson . 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. The American Naturalist, 151: 264-276.
- Dunn, R.R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. Conservation Biology. 18(2): 302-309.

- Franklin JF, D. Lindenmayer ,J.M. Macmahon , A. Mckee, J. Magnusson , D.A. Perry , F. Waide y D. Foster. 2000. Threads of continuity: ecosystem disturbances, biological legacies and ecosystem recovery. *Conservation Biology in Practice (USA)* 1: 8-16.
- Gardener A., A. Riberiro-Junior, J. Barlow, T. Ávila-Pires Sauer, M. Hoogmoed, y A. Peres. 2007. The value of primary, secondary, and plantation forest for a neotropical Herpetofauna. *Biological Conservation*. 38: 166-179.
- Gardner, T.A., J. Barlow, J. y C.A. Peres. 2007. Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: The importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation* 138: 166-179.
- Gascon C, G.B. Williamson, A.B. da Fonseca. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science*, 288: 1356-1358.
- Guariguata R. y R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest and Ecology Management*. 148: 185-206
- Heatwole, H. , 1982. A Review of structuring in herpetofaunal assemblages. In: Scott, N. J. (Ed.) *Herpetological Communities*. U. S. Departament of the Interior Fish and Wildlife Service. Washington D. C. 239 p.
- Hobbs R. J. y L. F. Huenneke 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6(3): 324-337.
- Hunter, M., 1996. Habitat degradation and loss. Chap. 8. In: Hunter, M. (ed.). *Fundamentals of Conservation Biology*. Blackwell Science. USA. p. 179-190.
- Jackson SM, T.S Fredericksen ,J.R. Malcom. 2002. Area disturbed and residual stand damage following logging in a Bolivian tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 166: 271-283.
- Jaeger, R. G., 1994. Transect sampling. In: Heyer, W., Donnelley, M. A., McDiarmid, R. A., Hayer, L. C. y Foster, M. C. (Ed.). *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C. 364p.
- Kaufmann, M.R., Graham, R.T., D.A.Boyce JR., W.H Moir, L. Perry, R.T. Reynolds, R.L. Bassett ,P. Mehlhop, C.B. Edminster, W.M. Block, P.S. Corn. 1994. An ecological basis for ecosystem management. Gen. Tech. Rep. RM-246. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station.

- 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, y E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22 year investigation. *Conservation Biology*. 16: 605-618.
- Lindenmayer DB y JF Franklin (2002) *Conserving forest biodiversity: a comprehensive multiscaled approach*. Island Press, Washington, District of Columbia, USA. 351 pp.
- Lips, K. R. 1998. Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conservation Biology* 12:106-117.
- Lips, K. R. 1999. Mass mortality of the anuran fauna at an upland site in Panama. *Conservation Biology* 13:117-125.
- Ludwig D, B. Walker , C.S. Holling. 1997. Sustainability, stability, and resilience. *Conservation Ecology*, 81:63-73
- Malcom JR. Unifying the study of fragmentation: external vs. internal forest fragmentation. In R Fimbel, A Grajal, J Robinson, *The cutting edge: conserving wildlife in logged tropical forests*, pp. 136-138. Columbia University Press, New York, USA.
- Marsh, D. M. y P. B. Pearman, 1997. Effects of habitat fragmentation on the abundance of two species of Leptodactylid frogs in an Andean montane forest, *Conservation Biology* 11(6): 1323- 1328.
- Nason JD, J.L. Hamrick. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. *Journal of Heredity*, 88: 264-276.
- Nepstad DC, A. Verissimo, C. Alencar, E. Nobre, P. Lima, P. Lefebvre, C. Schlesinger, P. Potter, E. Moutinho, E. Mensoza , M. Cochrane, V. Brooks. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forest by logging and fire. *Nature*, 398: 505-508
- Osorno, M., 1999. Evaluación del efecto de borde para poblaciones de *Eleutherodactylus viejas* (AMPHIBIA: ANURA: LEPTODACTYLIDAE), frente a corredores de servidumbre en diferente estado de regeneración, en dos bosques intervenidos por líneas de transmisión eléctrica de alta tensión. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* (23): 347-356.
- Pickett, S. T. A. y P. S. White (eds.). 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* . Academic Press, EE.UU., 472 pp.

- Pineda E., y G. Halffter. 2003. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in México. *Biological Conservation*. 117 :499-508.
- Pough, H. F., 1999. Salamanders, anurans and caecilians. en: Pough, H. F., Janis, C. M. y Heiser, J. B. (Eds.). *Vertebrate Life*. 5 Edition, Prentice Hall, New Jersey (USA). 773p.
- Pounds, J. A. y M. L. Crump. 1994. Amphibian declines and climate disturbance; the case of the golden toad and the harlequin frog. *Conservation Biology* 8:72-85.
- Pounds, J. A., M. P. Fogden, y J. H. Campbell. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398:611-615.
- Rapport, D. J. y W. G. Whitford 1999. How ecosystems respond to stress. Common properties of arid and aquatic systems. *Bioscience* 49(3):193-203.
- Reaser, J. K. 1996. The elucidation of amphibian declines: are amphibian populations disappearing? *Amphibian and Reptile Conservation* 1:4-9. Stebbins, R. C. y N. W. Cohen. 1995. *A natural history of amphibians*. Princeton University Press, New Jersey.
- Reynoso Rosales V. H., F. Mendoza-Quijano, C. S. Valdespino-Torres, y X. Sánchez Hernández. 2005. Anfibios y reptiles. En: Bueno, J., F. Alvaréz y S. Santiago. *Biodiversidad del estado de Tabasco*. Instituto de Biología, UNAM. México D.F.
- Roxburgh, S. H., K. Shea, y J. B. Wilson. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: Patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85(2): 359-371
- Saunders, D., R. Hobbs y C. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Semlitsch R.D. 2003. *Amphibian conservation*. Smithsonian Institution. Washington E.U.
- Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:353-391.
- Stebbins, R. C. y N. W. Cohen. 1995. *A natural history of amphibians*. Princeton University Press, New Jersey

- Stuart S., J. Chanson, N. Cox, B. Young, A. Rodrigues, D. Fishman y R. Waller. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306: 1783-1786.
- The IUCN survival commission. Red List of Threatened Species. 2007. <http://www.iucnredlist.org>.
- Tocher, M., C. Glascon y B. Zimmerman, 1997. Fragmentation Effects on a Central Amazonian Frog Community: A ten-Year Study, pp. 815-816. In: Laurance, W. F. y Bierregaard, R. O. (Ed.). *Tropical Forest Remnants*. University of Chicago Press, Chicago, III, USA pp 616.
- Turner M.G., W.L. Baker y C.J. Peterson y R.K. Peet (1998) Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems* 1: 511-523.
- Urbina-Cardona, J. N., M. Olivares-Pérez y R. V. H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pastures-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Tuxtlas Biosphere of Veracruz, México. *Biological Conservation* 132: 61-75.
- Urbina-Cardona, J.N. 2008. Conservation of Neotropical herpetofauna: research trends and challenges. *Tropical Conservation Sciences* Vol.1 (4):359-375.
- Urbina-Cardona, J.N., y M.C. Londoño-Murcia. 2003. Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de perturbación en la isla Gorgona, Pacífico Colombiano. *Revista Académica Colombiana de Ciencias*. 27(102): 105-113.
- Vallan, D. 2002. Effects of anthropogenic environmental changes on amphibian diversity in the rain forest of eastern Madagascar. *Journal of Tropical Ecology*. 18: 725-742.
- Vega, E. y E. Peters, E. 2005. Conceptos generales sobre el disturbio y sus efectos en los ecosistemas. Dirección General de Investigación de Ordenamiento Ecológico y Conservación de Ecosistemas. Instituto Nacional de Ecología. México, D.F.
- Velásquez, B.E., F. Castro-Herrera, W. Bolívar-G, y M.I. Herrera-Montes. 2008. Infección por el hongo quitrido *Batrachochytrium dendrobatidis* en anuros de la Cordillera Occidental de Colombia. *Herpetotropicals - Journal On Tropical Amphibians And Reptiles* 4: 65 – 70.
- Voyles J, Young S, Berger L, Campbell C, Voyles WF, Dinudom, A, 2009 Pathogenesis of chytridiomycosis, a cause of catastrophic amphibian declines. *Science*. 326:582–5.

- Vredenburg V.T., R.A. Knapp, T.S. Tunstall y C.J. Briggs. 2010. Dynamics of an emerging disease drive large-scale amphibian population extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:9689-9694.
- Walker S.F., B. Jaime, V. Gomez, T.W.J. Garner, A.A. Cunningham, D.S. Schmeller, M. Ninyerola, D.A. Henk C. Ginestet, C-P. Arthur y M.C. Fisher. 2010. Factors driving pathogenicity vs. prevalence of amphibian chytridiomycosis in Iberia. *Ecology Letters* 13:372-382.
- White, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review* 45, pp. 229-299
- Whittaker, R. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-251.
- Williams, S.E., y J. M. Hero. 2001. Multiple determinants of Australian tropical frog biodiversity. *Biological Conservation* 98: 1–10.
- Wootton, T. 1998. Effects of disturbance on species diversity: a multitrophic perspective. *The American Naturalist* 152(6):803-825.
- Wright S. y H. C. Muller-Landau. 2006. The future of tropical forest species. *Biotropica* 38(3):287-301.
- Young, B. E., K. R. Lips, J. K. Reaser, R. Ibañez, A. W. Salas, J. R. Cedeño, L. A. Colonna, S. Ron, E. La Marca, J. R. Meyer, A. Muñoz, F. Bolaños, G. Chaves y D. Romo, 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conservation Biology* 15(5): 1213-1223.
- Woolbright LL. 1991. The impact of Hurricane Hugo on forest frogs in Puerto Rico. *Biotropica* 23:462-67 203.
- Woolbright LL. 1996. Disturbance influences long-term population patterns in the Puerto Rican frog, *Eleutherodactylus coqui* (Anura: Leptodactylidae). *Biotropica* 28:493-501
- Zug G., L. Vitt, y J. Cadwell. 2001. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press, segunda edición. E.U.A.

6. Capítulo II Efecto del huracán Jova en la comunidad de anfibios en diferentes estadios sucesionales en un bosque tropical seco de Chamela, Jalisco, México

6.1 Resumen

La pérdida y fragmentación de los bosques secos, a resultado presumiblemente en la pérdida y declive de varias poblaciones de herpetofauna. En el presente capítulo se evaluó como responde el ensamble de anfibios en diferentes edades sucesionales en un bosque tropical seco. Para esto se utilizaron 12 parcelas de 4 diferentes edades sucesionales y tres de bosque maduro. Cada parcela fue muestreada 2 veces por visita una durante el día y otra durante la noche, usando el método de búsqueda por detección visual. Los estimadores de riqueza indicaron que la representatividad de anfibios varió a nivel paisaje antes del huracán del 95% al 100%, y después del huracán del 91% al 98%, las abundancias de las especies de anfibios tendieron a disminuir en todos los estadios sucesionales en un 30%. En general la riqueza de especies tendió a aumentar en todos los estadios sucesionales excepto en el estadio 5-6 y el BM en donde la riqueza parece verse afectada tras el paso del huracán. En cuanto a la diversidad tendió a ser mayor tras el paso del huracán, en todos los estadios sucesionales, excepto en el 0-0 y BM. Los sitios 0-0 fueron muy similares entre sí, al igual que los bosques maduros que también presentaron una composición y riqueza muy similar tanto antes como después del huracán, mientras que los estadios de edades intermedias y avanzadas presentan una composición y abundancia similar entre ellos. En general las abundancias tendieron a disminuir a lo largo de las diferentes categorías sucesionales y el BM. El ensamble de anfibios del BM se ve afectado tras el paso del huracán, mientras que las diferentes edades sucesionales presentan un efecto casi nulo o positivo en cuanto a diversidad y riqueza tras el paso del huracán.

Palabras claves. Bosque tropical, Bosques secundarios, Anfibios, disturbio naturales.

6.2 Introducción

La pérdida de bosque tropical seco (BTS) ha resultado presumiblemente en el declive de poblaciones de anfibios, pero la afectación a nivel de abundancia y estructura de los ensambles de anfibios se desconoce (Suazo-Ortuño et al. 2008). Los paisajes antes cubiertos por BTS en el área de Chamela, Jalisco están ahora dominados por mosaicos agrícolas, compuestos por áreas de BTS maduros entremezclados con bloques de BTS en diferentes estadios de sucesión secundaria y parcelas agrícolas y ganaderas (Suazo-Ortuño et al. 2008). Los bosques secos secundarios (estadios sucesionales de BTS) presentan características florísticas y estructurales diferentes al bosque primario, así como a lo largo del proceso de sucesión (Morales y Sarmiento, 2002) y son importantes por ser una fuente de producción de madera, por proteger el suelo de la erosión, por su alta tasa de fijación de carbono y también por su potencial como refugios de biodiversidad (Guariguata y Ostertag 2001, Dunn 2004). En la sucesión secundaria, las plantas dominan y conducen la mayoría de los procesos, ya que están en el nivel basal de las redes tróficas y determinan el carácter del ambiente físico en el que los animales viven (Navarrete et al., 2005). Debido a las diferencias estructurales y ambientales se han registrado diferencias en composición y abundancias de vertebrados, incluyendo anfibios, en estadios sucesionales y el bosque maduro de bosques tropicales lluviosos (Koh y Gardner 2010).

Los estudios que se han realizado en ecosistemas tropicales sobre la respuesta de anfibios a modificaciones del hábitat se han desarrollado en el contexto de la perturbación del hábitat y la fragmentación (i.e. Suazo-Ortuño et al. 2008, Suazo-Ortuño et al. 2010) y hasta ahora el único estudio que hasta donde conozco evalúa cambios en la comunidad de anfibios durante la sucesión secundaria en BTS es el de Paz (2012), quien no encuentra un patrón claro en abundancia y diversidad de anfibios durante la sucesión.

Adicionalmente a los disturbios antropogénicos, los disturbios naturales como huracanes y tormentas tropicales pueden afectar drásticamente la estructura vegetal y por consiguiente las comunidades animales (Wiley y Wunderle 1993, Avila-Cabadilla et al. 2009; Pérez et al. 2012). Los huracanes frecuentemente azotan la costa del Pacífico Mexicano. Estos pueden tener impactos severos en la infraestructura costera (Salazar 2001) y la biodiversidad (Jauregi et al. 1980, Jauregi 1989, Walker et al. 1996, Lugo et al. 2000). Además, el impacto de los huracanes puede causar defoliación y daño estructural en los árboles, incluyendo desenraizamiento y pérdida de copas (Tanner et al., 1991 Everham y

Brokaw 1996), lo que modifica la distribución de la biomasa estructural del bosque (Lugo, 2008). Con la apertura del dosel por defoliación y pérdida de copas el microclima del bosque es modificado, especialmente en lo que respecta a la temperatura y la humedad (Sánchez-Sánchez e Islebe 1999, Lugo 2008). Los aspectos estructurales del hábitat, como la cobertura del dosel del bosque y la heterogeneidad, son características físicas que influyen en la estructura y composición de los ensamblajes de herpetofauna, incluyendo los anfibios (Urbina-Cardona et al. 2006). Los atributos estructurales del hábitat influyen en los componentes críticos de la biología de las especies, tales como la disponibilidad de recursos, como alimento, sitios de ovoposición, o refugio contra depredadores (Conroy 1999). La complejidad estructural, puede promover una mayor diversidad al ofrecer diversas alternativas de hábitat para las especies, sobre todo de aquellas que tienen preferencias por un tipo de hábitat en particular (MacArthur 1961, Tews et al. 2004). Por lo tanto, los estadios sucesionales de BTS pueden ser afectados en su estructura por efecto de huracanes, especialmente aquellos que se encuentran dentro del área de influencia de estos.

El huracán Jova, categoría 2 en la escala de Saffir-Simpson, tocó tierra impactando la costa de Jalisco en la madrugada del 12 de octubre de 2011 y dejó a su paso por Jalisco daños considerables a viviendas, carreteras, provocando además la muerte de dos personas. Los daños mayores se concentraron en la zona rurales de la costa occidente de Jalisco y en Colima. Los BTS del área de Chamela sufrieron daños notables en la estructura vegetal (I. Suazo-Ortuño, com. pers.). En esta región se ha estudiado la dinámica de la sucesión secundaria de los BTS mediante un proyecto interdisciplinario (MABOTRO), monitoreando la vegetación y algunos ensamblajes de animales en parcelas en diferentes niveles de sucesión. Considerando que como parte de este proyecto se registró la composición y estructura de la comunidad de anfibios en estadios sucesionales del BTS durante 2010 y 2011, antes del impacto del huracán Jova (Paz 2012), en el presente estudio se plantea evaluar el impacto del huracán sobre la comunidad de anfibios en estadios sucesionales del BTS de la región de Chamela, usando como línea base de comparación la información disponible registrada antes del huracán. Por lo tanto, en este estudio se analiza la sinergia entre un tipo de perturbación antrópica (conversión del bosque primario por actividades agrícolas-ganaderas y sus fases de sucesión secundaria) y un tipo de perturbación natural (huracanes) sobre el ensamblaje de anfibios en un bosque tropical seco.

6.3 Antecedentes

6.3.2 Bosque tropical seco (BTS)

Los bosques tropicales son el sistema con la mayor riqueza biológica del planeta a pesar de que cubren una fracción reducida de toda la superficie terrestre (Wilson 1988, Gentry 1995). El bosque tropical seco I ocupa 42% de la superficie tropical mundial (Murphy y Lugo 1986) y es uno de los principales tipos de vegetación del occidente de México (García 2006). En México, los BTS cubren aproximadamente el 60% del área ocupada por los bosques tropicales del país. Este tipo de vegetación se caracteriza por una prolongada época de estiaje que puede durar hasta ocho meses, y una corta época de lluvias que por lo general ocurre entre julio y octubre. Adicionalmente, presenta una considerable variación espacial en estructura y composición de especies (Bullock et al. 1995, Trejo-Vázquez y Dirzo 2000, Noguera et al. 2002).

En la actualidad y a pesar de su importancia biológica, el BTS es de los ecosistemas terrestres más amenazados (Vieira et al. 2006), únicamente el 27% de estos bosques permanece intacto (Trejo-Vázquez y Dirzo 2000). La destrucción y fragmentación del hábitat es un tema que ha preocupado a los biólogos de la conservación desde hace tiempo y forman parte de las principales amenazas a la biodiversidad. Diversos especialistas consideran que las tasas de extinción de especies en la época actual son comparables a los picos de extinción de periodos geológicos pasados, debido principalmente al impacto antropogénico (Myers 1997). El BTC en México está fuertemente amenazado por la modificación del hábitat, con una tasa de deforestación anual del 2% (Trejo-Vázquez y Dirzo 2000). También se encuentra amenazado por el calentamiento global, con los impactos negativos sobre la estructura de las comunidades y la distribución de sus especies (Villers-Ruiz y Trejo-Vázquez 1997). Por consiguiente, la importancia de los bosques secundarios como facilitadores de la restauración pasiva del paisaje y la recuperación de las comunidades faunísticas en los paisajes fragmentados por las actividades antropogénicas es cada vez más reconocida (Coulson 1993, Williams et al 1997, Brown y Lomolino 1998, Sanders y Edge 1998, Bowen et al. 2007, Walker et al. 2007, Chazdon 2008, Stokstad 2008).

6.3.3 Bosques secundarios

La sucesión secundaria sigue diversas rutas de regeneración dependiendo de las condiciones iniciales del suelo y de la vegetación. Por ejemplo, en algunos casos cuando cesa el disturbio agrícola o la tala del bosque, se llegan a recuperar algunas características originales de la comunidad de macroinvertebrados, mientras que en otros casos no se alcanza la recuperación (Morales y Sarmiento 2002). Por lo que un bosque secundario, presenta una composición y estructura vegetal diferente a la del bosque primario, así como cambios estructurales importantes a lo largo del proceso de sucesión (Morales y Sarmiento 2002). Los bosques secundarios son importantes por ser una fuente importante de producción de madera, por proteger el suelo de la erosión, por su alta tasa de fijación de carbono y por su potencial como refugios de biodiversidad (Guariguata y Ostertag 2001 Dunn 2004). En la sucesión secundaria, las plantas dominan y conducen la mayoría de los procesos, ya que son los productores primarios y determinan el carácter del ambiente físico en el que los animales viven (Navarrete et al. 2005). En un estudio previo sobre los cambios en comunidades de lagartijas a lo largo de la sucesión secundaria en la región de Chamela, Jalisco se evaluaron 20 atributos estructurales y climáticos del hábitat. La altura de dosel y de arbustos fue mayor en el bosque maduro y las categorías sucesionales con mayor tiempo de abandono. Los estadios con menos años de abandono tuvieron la mayor cobertura de suelo desnudo; en el caso de los estratos y niveles, ambos fueron aumentando con la edad de abandono, siendo el bosque maduro el que presentó el mayor número (Lara 2011).

6.3.4 Huracanes y Herpetofauna.

Al afectar el huracán Jova la estructura y composición de la vegetación en los diferentes estadios sucesionales es de esperarse que al no tener la misma estructura vegetal en cada uno de los estadios, el efecto del huracán podría ser diferente en cada uno de ellos. En Chamela, Jalisco, México, Avila-Cabadilla et al. (2009) en un estudio de composición y estructura de ensambles de murciélagos en diferentes estadios sucesionales encontraron que en los estadios sucesionales tempranos los ensambles presentan menor abundancia y riqueza de especies, mientras que en el bosque maduro la riqueza y abundancia de las especies son mayores a medida que aumenta la edad sucesional del bosque.

La relación entre el hábitat y las especies de anuros es importante, ya que estas

últimas son influenciadas en gran parte, directa o indirectamente, por el grado de alteración o manipulación de las áreas que ocupan y el comportamiento asociado de diversos elementos microclimáticos, lo cual las convierte por consiguiente, en indicadores de la salud ambiental de los ecosistemas (Blaustein y Wake 1995). Es decir, que de acuerdo con el tipo de vegetación, las condiciones físicas y el grado de perturbación de los hábitats podrían encontrarse variaciones en los atributos y la estructura de las comunidades de anuros. El conocimiento de la asociación entre la diversidad de anuros y las variables bióticas y abióticas del hábitat es esencial para el manejo y la conservación local de bosques y ranas.

En Chamela Jalisco se reportan 14 especies de anfibios en cinco diferentes estadios sucesionales (Paz 2012). Sin embargo, no se registraron diferencias significativas en riqueza y abundancia entre los diferentes estadios sucesionales.

En años recientes se han reconocido cambios severos en los patrones climáticos globales, por lo que se han realizado numerosos estudios para evaluar posibles factores causales. En el caso del Pacífico Oriental se ha relacionado la frecuencia e intensidad del fenómeno conocido como ENSO (El Niño Southern Oscillation), caracterizado entre otros factores por un incremento anómalo de la temperatura superficial de la región oriental del Pacífico Tropical, con la frecuencia e intensidad de huracanes en el Pacífico Oriental (Von Storch et al., 1988).

El impacto de un huracán puede transformar en un día la distribución y abundancia de los organismos y generar patrones muy distintos a los previos (Woodley et al. 1981) y a más largo plazo, estos episodios destructivos promueven cambios evolutivos en el ecosistema (Boero, 1996 Scheffer et al. 2001). Los efectos de los huracanes y tormentas tropicales se han documentado especialmente en comunidades vegetales y arrecifes coralinos (Román-Contreras 2008). En la vegetación del Sureste de México se han observado cambios en la composición de especies y dominancia después del impacto de un huracán (Sánchez-Sánchez e Islebe 1999).

Más allá del efecto de los huracanes sobre los árboles, los huracanes a menudo causan cambios en la estructura de la vegetación de los bosques, promoviendo la germinación de nuevos brotes en los tallos de árboles (Van Bloem et al. 2006). El efecto de los huracanes sobre vertebrados ha sido poco estudiado y se ha limitado a peces coralinos y se conoce poco sobre su efecto en comunidades de vertebrados terrestres. Wiley y

Wunderle (1993) documentan que en aves, los gremios de nectarívoros, frugívoros y granívoros tienden a presentar una dramática disminución en las poblaciones mientras que las aves insectívoras son menos afectadas por efecto los huracanes. Pérez et al. (2012) reportan en Puerto Rico que las especies asociadas al litoral, incluyendo especies de reptiles, son más afectadas por huracanes que las especies con poblaciones alejadas del litoral. Además del impacto de los huracanes, la biodiversidad de los bosques tropicales costeros está amenazada el impacto humano (Salazar-Vallejo y González 1993).

Vilella y Fogarty (2005) reportan el daño antes y después del huracán George para la cordillera central de Puerto Rico, encontrando que el paso del huracán afecta de manera diferencial a las especies presentes en la zona de impacto, poblaciones de algunas especies anfibios tendieron a disminuir, mientras que otras se vieron favorecidas o sin cambios tras el paso del huracán. Los efectos de fenómenos naturales como huracanes sobre los anfibios en bosque secundarios no han sido estudiados. El estudio de Paz (2012), será tomado como base (información pre-huracán Jova) para estudiar el efecto de los huracanes en el ensamble de anfibios en los bosques secundarios.

7. Hipótesis

Ho: Las especies arborícolas de anfibios, de menor tamaño, y/o de desarrollo directo serán las más afectadas por los disturbios asociados al huracán Jova.

Ho: La comunidad de anfibios en los estadios sucesionales avanzados será más afectada debido a que la estructura de la vegetación es más susceptible a los daños causados por el huracán.

8. Objetivos

8.1 Objetivo general

Evaluar el efecto del huracán Jova en la estructura y composición del ensamble de anfibios en cinco diferentes categorías sucesionales del bosque tropical seco, en la región de Chamela, Jalisco, México.

8.2 Objetivos particulares

Determinar cambios en la riqueza, abundancia y diversidad de anfibios tras el paso del huracán Jova en diferentes categorías sucesionales.

Identificar patrones de recambio de especies de anfibios antes y después del paso del huracán Jova en las diferentes categorías sucesionales de un bosque tropical seco.

Evaluar la respuesta de grupos funcionales de anfibios al disturbio causado por El Huracán Jova en estadios sucesionales del bosque tropical seco.

9. Descripción del área de estudio

9.1 Localización

El área de estudio se localiza en la región de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y zonas aledañas a los 19° 29' de latitud N a los 105° 03' de longitud O, a menos de 2 km. de la costa del Pacífico en el km. 59 de la carretera federal 200 Barra Navidad-Puerto Vallarta. La reserva tiene una superficie aproximada de 13,142 hectáreas (DOF 1994)

9.2 Clima

El clima de Chamela según Köppen modificado por García (1988) es cálido subhúmedo, con una marcada estacionalidad. Con un cociente de precipitación anual-temperatura media anual (PT) de 32, con lluvias en verano, 5.6% de lluvia invernal y con un régimen isotermal. Arriba de la cota de 1000 m de altitud, los climas son semicalidos (A(C)w) con lluvias en verano, hasta llegar a climas templados en la parte alta de la sierra. Pueden reconocerse cuatro estaciones en la costa central del Pacífico Mexicano, la primera es una primavera seca, que abarca parte de marzo hasta mayo, caracterizada por tener los valores más altos de radiación incidente (RI) y radiación neta (RN), una gran oscilación térmica diaria y los valores mensuales más bajos de humedad atmosférica y precipitación. La segunda estación es el inicio de las lluvias que se da durante junio y julio, presentando valores altos de RN y la presencia de los primeros eventos de lluvias. La tercera estación es la época de lluvias propiamente dicha, que abarca desde agosto hasta octubre; en ella se dan las mayores temperaturas del aire, valores bajos de RI, la mayor humedad relativa atmosférica y la mayor cantidad de lluvias, asociadas principalmente al efecto de los ciclones tropicales. Por último, la temporada invernal, que incluye de noviembre hasta parte de marzo. Esta última temporada presenta los valores más bajos de RN, las temperaturas atmosféricas más bajas y las últimas lluvias de la temporada (García-Oliva et al. 2002).

9.3 Hidrología

Existen numerosos arroyos que llevan agua durante las temporadas de lluvia o durante los ciclones. Los ríos más importantes por su tamaño y caudal son el río de San Nicolás, el Marabasco, el Purificación, el Tomatlan, el Mascota y el Cuixmala. Estos ríos son de recorrido relativamente corto y se originan en las serranías adyacentes (Ceballos y Miranda, 1994).

9.4 Geología

El área de estudio se encuentra ubicada dentro de la unidad geológica llamada Bloque de Jalisco formando parte de la placa continental de Norteamérica. La costa de Jalisco es parte de un margen continental frente a la parte septentrional de la trinchera oceánica Acapulco-Centroamérica. Los límites de este bloque respecto al resto de México continental son fosas tectónicas (Estructuras de graben): en el norte la de Tepic-Zacoalco y en el SE de Colima, ambas asociadas con un volcanismo reciente (Schaaf, 2002).

9.5 Edafología

En la región de Chamela, Jalisco, existen numerosas unidades edafológicas que forman un complejo de suelos. Según la SPP (1981) los suelos son regosoles, cambisoles, litosoles y faeozems en función de su distribución en el paisaje (Cotler y Siebe, 2002).

9.6 Vegetación

Se han registrado por lo menos 1,100 especies de plantas vasculares incluidas en 125 familias en la región de Chamela-Cuixmala. Las familias con mayor número de especies son Leguminosae con 160 especies (14%) y Euphorbiaceae con 94 especies (8.2%). Estas dos familias comprenden el 22.2% de toda la flora. Le siguen en importancia las familias Compositae (62 especies), Gramineae (57 especies), Convolvulaceae (40 especies), Malvaceae (39 especies), Solanaceae (29 especies), Rubiaceae (29 especies), Acanthaceae (2 especies), Bromeliaceae (26 especies), Cucurbitaceae (23 especies), Verbenaceae (23 especies) y Boraginaceae (22 especies) (García y Ceballos 1994, Lott y Atkinson 2002). Los principales tipos de vegetación presentes en el área son el bosque tropical seco (selva baja caducifolia), la selva mediana subperennifolia, la vegetación riparia, el manglar, matorral xerófilo, palmar, carrizal, la manzanillera, cultivos y los pastizales inducidos (García y Ceballos, 1994).

Como parte de la vegetación característica del bosque tropical seco se han registrado los siguientes árboles: el iguanero (*Caesalpinia eriostachis*), el barcino (*Cordia elaeagnoides*), el bonete (*Carica mexicana*), el nopal (*Opuntia excelsa*), el papelillo (*Jatropha coriaria*), el ciruelo (*Spondias purpurea*) y el cuastecomante (*Crescentia alata*). En la selva mediana subperennifolia son característicos árboles como el mojote o capomo (*Brosimum alicastrum*), la primavera (*Tabebuia donell-smithii*), el cedro macho (*Sciadodendron excelsum*), la rosa morada (*Tabebuia rosea*), la higuera (*Ficus mexicana*) y el culebro (*Astronium graveolens*). La vegetación raparúa está compuesta por estratos de sauces (*Salix chilensis*), el palo de agua (*Astianthus viminalis*) y varias especies de higueras o amates (*Ficus* sp.). Especies acuáticas y semiacuáticas como el tule (*Typha latifolia*), el tulillo (*Eliocharis fistulosa*), el lirio acuático (*Eichornia crassipes*) y la ninfa (*Nynphaea ampla*) han sido registradas en el área de estudio. En la vegetación de manglar son característicos mangle rojo (*Rhizophora mangle*) y el mangle blanco (*Laguncularia racemosa*). El matorral xerófilo está representado por algunas especies importantes como el nopal (*Opuntia excelsa*), las acacias (*Acacia* sp.) y la uña de gato (*Mimosa* sp.). La especie dominante del palmar es el coquito (*Orbygnia cohune*) que ha sido en muchos sitios sustituida por la palma de cocos (*Cocos nucifera*). La vegetación que predomina en el carrizal es el carrizo (*Phragmites australis*). La especie dominante en La Manzanillera es la manzanilla (*Hippomane mancinella*). Existe un estrato cuyo componente principal es el árbol cola de choncho (*Cupania dentata*) (Rzedowski, 1978, Ceballos y Miranda, 1986, Ceballos et al., 1993).

9.7 Fauna

En la región podemos encontrar una gran diversidad de fauna. Se han registrado 1,877 especies de artrópodos (Pescador-Rubio et al., 2002), 270 especies de aves, distribuidas en 189 géneros, 51 familias y 21 ordenes (Arizmendi et al., 1990), 82 especies de mamíferos (Ceballos y Miranda, 1994), 19 especies de anfibios de las cuales una es endémica de la región y 63 especies de reptiles con dos endemismos regionales (Ramírez-Bautista, 1994).

9.8 Actividades Humanas

En algunos sitios a lo largo de la región existen áreas desmontadas con fines agrícolas y ganaderos. Las zonas desmontadas se utilizan para el cultivo de maíz, frutas como el mango, plátano, melón y sandía o para el establecimiento de cocotales (Rzedowski 1978, Ceballos y Miranda 1986, Ceballos y Rodríguez 1993, Cotler et al. 2002). El uso de suelo se caracteriza por una agricultura de temporal con labranza manual y por tracción animal, y por una agricultura de riego con labranza mecánica (Cotler et al. 2002).

10. Metodología

Ensamble de estudio.-- Diez y seis especies de anfibios se han registrado en la región de Chamela, Jalisco (Ramírez-Bautista, 1994,) y fueron las especies de vertebrados que se estudiaron. En este ensamble de anfibios existen especies de hábitos arbóreos (e.g. *Agalychnis dacnicolor*, *Smilisca fodiens*, *Smilisca baudini*, *Diaglena spatulata*, *Exorodonta smaragdina*, *Tlalocohyla smithi*, *Dendropsophus sartori* y *Trachycephalus typhonius*), especies de hábitos terrestres (e.g. *Rhinella marina*, *Craugastor occidentalis*, *Eleuterodactylus nitidus*, *Incillius marmoreus*, *I. mazatlanensis*, *Leptodactylus malanonotus*, *Gastrophryne usta* e *Hypopachus variolosus*), y de hábitos acuáticos (especies asociadas estrechamente a cuerpos de agua, e.g. *Lithobates forreri*, *Leptodactylus melanonotus*). En cuanto al tamaño del cuerpo hay especies grandes (>60 mm svl, eg. *A. dacnicolor*, *S. fodiens*, *S. baudini*, *D. spatulata*, *R. marina*, *I. marmoreus*, *I. mazatlanensis*, *L. forreri* y *T. typhonius*), medianas (entre 40 y 60 mm eg *L. malanonotus*) y especies pequeñas (< 40 mm svl, ej., *E. smaragdina*, *E. nitidus*, *T. smithi*, *D. Sartori*, *G.usta* y *H. variolosus*). En cuanto a hábitos reproductivos hay especies que depositan sus huevos en cuerpos de agua y presentan una larva acuática que nada libremente (*S. fodiens*, *S. baudini*, *D. spatulata*, *R. marina*, *I. marmoreus*, *I. mazatlanensis*, *L. forreri*, *T. typhonius*, *E. smaragdina*, *T. smithi*, *D. Sartori*, *G.usta* y *H. variolosus*), especies que depositan los huevos en la vegetación que rodea los cuerpos de agua y la larva es acuática y nada libremente (*A. dacnicolor*), especies que depositan sus huevos en nidos de espuma en o cerca de los cuerpos de agua con la larva acuática (*L. malanonotus*) y especies que depositan sus huevos sobre el suelo, con desarrollo directo y sin fase larvaria acuática (*C. occidentalis* y *E. nitidus*).

Se espera que las especies respondan al daño del huracán Jova en función de algunos recursos como alimento y refugios, cuya disponibilidad puede modificarse por el disturbio. Por lo tanto, para analizar cuales atributos ecológicos hacen a las especies más o menos vulnerables a los huracanes, asigne las especies de anfibios en grupos funcionales en base a análisis de la literatura sobre tipo de hábitos (i.e. arborícolas, acuáticos y terrestres), talla (i.e. pequeños, medianos y grandes) y tipo de reproducción (i.e. desarrollo directo e indirecto), Considerando que la estructura del bosque es modificada por efecto de los huracanes, se espera que especies de hábitos arbóreos, de talla pequeña, y de desarrollo

directo sean más afectadas por huracanes que las especies terrestres, de talla grande y de desarrollo indirecto.

10.1 Métodos de muestreo.--Se realizaron seis salidas de campo de abril de 2012 a julio 2013, abarcando la temporada de estiaje y la temporada de lluvias. Se utilizó una cronosecuencia de campos abandonados donde el tiempo es sustituido por el espacio. Cada tratamiento representa diferentes edades de abandono de parcelas ocupadas originalmente por bosque tropical seco maduro, lo que permite hacer inferencias sobre los procesos sucesionales a lo largo del tiempo. Para los muestreos se consideraron 15 parcelas permanentes (120 X 90 m cada una) en cinco tratamientos (4 estadios sucesionales y el bosque maduro). Cada tratamiento conto con 3 réplicas: 3 parcelas en campos de reciente abandono con 0-5 años (praderas), 3 parcelas en campos con 5-6 años de abandono (estadio temprano), 3 parcelas en bosque secundarios de 8-10 años (estadio intermedio), 3 parcelas en bosque secundario de 15-17 años (estadio tardío) y 3 en bosque maduro (BM). Estos mismos sitios fueron muestreados (2010-2011, Paz 2012) para estudiar el ensamble de anfibios antes del impacto del huracán Jova.

La búsqueda de los anfibios en cada parcela se realizó mediante la técnica de Búsqueda por Encuentro Visual (“VES”), ya que es un método eficiente para realizar inventarios rápidos de campo y requiere de poco equipo y puede ser usado en diversos hábitats, por lo que es una técnica frecuentemente utilizada para inventarios herpetofaunísticos. Cada parcela fue muestreada dos veces por visita de campo, una en el transcurso del día y otra por la noche. Después de la captura, cada ejemplar se identificó a nivel de especie. Para evitar considerar un mismo individuo más de una vez en los análisis, los ejemplares capturados fueron marcados mediante corte de falanges. El esfuerzo de muestreo por salida fue el mismo (8 horas/persona) que fue utilizado en el estudio de anfibios pre-huracán Jova en estos sitios, de tal manera que los resultados pudieran ser comparados (pre-huracán vs. post-huracán). La humedad del suelo, la temperatura y humedad relativa del aire se midió con una microestación después de 30 segundos de exposición.

10.2 Análisis de datos.-- Para evaluar diferencias en abundancia de especies pre y post-huracán a nivel de paisaje y entre cada uno de los estadios sucesionales se usaron Anovas. Para evaluar diferencias en diversidad de especies del ensamblaje de anfibios entre datos pre y post-huracán a nivel de paisaje y entre cada estadio sucesional se usó el índice

de Simpson mediante el programa Ecosim versión 7 (Gotelli y Entsminger 2004). Para cuantificar la densidad de especies (el número registrado de especies por esfuerzo de muestreo) se usaron curvas de acumulación de especies. La densidad observada de especies se comparó con el número real esperado mediante tres índices no-paramétricos: Chao2, ACE y Bootstrap siguiendo los criterios de Magurran (2004) y empleando el programa Estimates 7.0 (Colwell, 2004). Chao2 se basa en la incidencia (presencia/ausencia) de las especies y es apropiado para comunidades con especies de baja abundancia (Colwell y Coddington 1994, Magurran 2004, Cabrera-Guzmán 2005). El estimador ACE considera la abundancia de las especies y da mayor peso a las especies raras (especies ≤ 10 individuos, Magurran 2004). El estimador Bootstrap se basa en la proporción de unidades de muestreo que contienen a cada especie (Krebs, 1998, Palmer 1990). Con base en los valores máximos de riqueza estimada, se determinó la representatividad (completitud) del muestreo (“completeness” de Soberón y Llorente 1993). Para evaluar si la estructura del ensamble de anfibios fue afectada por el disturbio del huracán se construyeron curvas de rango-abundancia a nivel de paisaje y entre cada estadio sucesional, comparándose con las curvas rango-abundancia construidas con datos pre-huracán (Paz 2012).

Para medir la similitud en la composición del ensamble de anfibios entre estadios sucesionales pre y post-huracán se usó el índice de Bray Curtis mediante el programa R 2.14.2. Este índice es 1 cuando no se comparten especies entre sitios y cero cuando hay una similitud de especies completa. Para explorar los patrones de similitud entre los diferentes estadios sucesionales se realizó un análisis de cluster utilizando el programa R 2.14.2. Para explorar los patrones de similitud entre los diferentes estadios sucesionales pre y post huracán Se realizó un análisis de cluster utilizando el programa R 2.14.2. Este análisis agrupa a los sitios con una mayor similitud en cuanto a abundancia y composición de las especies de anfibios que se encontraron en cada sitio, este análisis a su vez será comparado con el análisis que realizó Paz (2012). Para explorar la similitud entre sitios antes y después del huracán. Para identificar patrones de similitud en la riqueza y abundancia entre los diferentes sitios de los estadios sucesionales antes y después del huracán, Se empleó un análisis de escalamiento multidimensional utilizando el programa R 2.14.2. Este análisis nos permite conocer que tan similar es un sitio en cuanto a su composición y abundancia de especies de anfibios antes y después del paso del huracán Jova.

Para evaluar estadísticamente los cambios en la abundancia y composición de especies se realizaron ANCOVAS con el programa estadístico R 2.14.2. Para lo cual se creó una matriz de datos utilizando los valores de abundancia de especies, las ANCOVAS facilitan determinar si existen diferencias estadísticas entre la inclinación de las curvas.

11. Resultados

Después de 630 horas de muestreo en los diferentes estadios sucesionales; 126 horas por cada estadio sucesional y 42 horas por cada sitio se registraron en total 515 individuos de 17 especies y 5 familias de anfibios. En el estadio 0-0 se registraron 148 individuos de 14 especies, en el estadio 5-6 se registraron 97 individuos de 7 especies, en el estadio 8-10 se registraron 149 individuos de 11 especies en el estadio 15-17 se registraron 90 individuos de 12 especies, y finalmente 31 individuos de 5 especies en el bosque maduro (Tabla 1), las especies más abundantes (> 20 individuos) fueron *A. dacnicolor*, *S. fodiens*, *S. baudini*, *D. spatulata*, *I. marmoreus*, *T. typhonius* y *L. malanonotus*, mientras que las especies menos abundantes o raras (<20 individuos) fueron *R. marina*, *I. mazatlanensis*, *L. forreri*, *E. smaragdina*, *E. nitidus*, *T. smithi*, *D. Sartori*, *G.usta* y *H. variolosus*.

Tabla 1. Abundancia de las especies por estadio sucesional en el estudio después del huracán Jova.

Clase	Orden	Familia	Especie	0-0	5-6	8-10	15-17	BM	Total
Amphibia									
	Anura								
		Bufonidae	<i>Incilius marmoreus</i> (Wiegmann, 1833)	12	12	25	39	1	89
			<i>Incilius mazatlanensis</i> (Taylor, 1940)	1					1
			<i>Rhinella marina</i> (Linnaeus, 1758)	5		2	1		8
		Craugastoridae	<i>Craugastor occidentalis</i> (Taylor, 1941)			3	2		5
		Eleutherodactylidae	<i>Eleutherodactylus nitidus</i> (Peters, 1870)	1		1			2
		Hylidae	<i>Agalychnis dacnicolor</i> (Cope, 1864)	16	7	14	2		39
			<i>Dendropsophus sartori</i> (Smith, 1951)			5	1	2	8
			<i>Diaglena spatulata</i> (Günther, 1882)	2	31	59	20	4	116
			<i>Exerodonta smaragdina</i> (Taylor, 1940)					8	8
			<i>Smilisca baudini</i> (Duméril & Bribon, 1841)	14	18	16	13		61
			<i>Smilisca fodiens</i> (Boulenger, 1882)	18	13	19	8		58
			<i>Tlalocohyla smithii</i> (Boulenger, 1902)	1			1	16	18
			<i>Trachycephalus typhonius</i> (Linnaeus, 1758)	15	15	1	1		32
		Leptodactylidae	<i>Leptodactylus melanonotus</i> (Hallowell, 1861)	53					53
		Microhylidae	<i>Hypopachus ustus</i> (Cope, 1866)	2		4	1		7
			<i>Hypopachus variolosus</i> (Cope, 1866)	6	1		1		8
		Ranidae	<i>Lithobates forreri</i> (Boulenger, 1883)	2					2
		Total		148	97	149	90	31	515

0-0= cero años de edad de abandono, 5-6= estadio sucesional de cinco a seis años de edad de abandono, 8-10= estadio sucesional de ocho a diez de edad de abandono, 15-17= estadio sucesional de quince a diecisiete años de edad de abandono y BM= bosque maduro

En general, la riqueza observada después del paso del huracán aumento a nivel de paisaje y en los estadios sucesionales excepto en el estadio 5-6 donde la riqueza fue menor después del paso del huracán con una especie menos y el bosque maduro que tuvo dos especies menos (5 especies) que antes del paso del huracán (7 especies). El número de especies que

se registraron por cada uno de los estadios sucesionales tuvo una representatividad que varió del 50 al 100 % antes del huracán (Paz 2012) y después del paso del huracán tuvo una representatividad de entre el 54 y 100%. El muestreo a nivel de paisaje tuvo una representatividad del 90 al 98 % después del paso del huracán mientras que antes del huracán tuvo una representatividad de entre el 95 y 100% (Paz 2012) (Tabla 2).

Tabla 2. Número de especies observadas (R.O.) y porcentaje de representatividad de la riqueza de especies de anfibios esperada para los diferentes estadios sucesionales antes y después del huracán Jova de acuerdo con los estimadores no paramétricos (ACE, Chao 2 y Bootstrap).

	R. O.	ACE %	Chao 2 %	Bootstrap%	% de completitud
0-0*	11	100	98	92	92-100
0-0d	14	83	95	84	83-95
5-6*	8	95	97	93	93-97
5-6d	7	100	100	90	90-100
8-10*	10	97	100	94	94-100
8-10d	11	90	97	86	86-97
15-17*	9	63	93	87	63-93
15-17d	12	50	71	83	50-83
BM*	7	55	73	86	55-87
BMd	5	88	100	90	88-100
Paisaje*	14	100	97	95	95-100
Paisaje d	17	90	98	91	91-98

*= estadios sucesionales antes del paso del huracán, d=estadios sucesionales después del paso del huracán, 0-0= cero años de edad de abandono, 5-6= estadio sucesional de cinco a seis años de edad de abandono, 8-10= estadio sucesional de ocho a diez de edad de abandono, 15-17= estadio sucesional de quince a diecisiete años de edad de abandono y BM= bosque maduro, R.O.= riqueza observada.

A nivel de paisaje las curvas de acumulación de especies tendieron a la asíntota a las 500 horas de muestreo (Figura. 1a), en este caso los estimadores Chao1 y ACE tendieron a sobreestimar la riqueza de especies de anfibios y reptiles a nivel de paisaje, mientras que el estimador Bootstrap presentó un patrón similar a la riqueza observada (Figura. 1a). En el caso del estadio 0-0 las curvas de acumulación de especies mostraron que a las 500 horas de esfuerzo de muestreo los estimadores tendieron a la asíntota, en este caso el ACE tendió a sobre estimar la riqueza de anfibios, mientras que el Chao 1 y Bootstrap se comportaron de manera similar a la riqueza observada (Figura. 1b). En el estadio 5-6 la mayoría de los estimadores llegaron a la asíntota a las 500 horas de muestreo, aunque todos los

estimadores se comportaron de forma muy parecida a la riqueza observada (Figura. 1c). En el caso del estadio 8-10, las curvas de acumulación casi llegaron a la asíntota y todos los estimadores se comportaron de manera similar a la riqueza observada (Fig. 1d). En el caso del estadio 15-17 las curvas de acumulación tampoco llegaron a la asíntota, sin embargo los estimadores de Chao 1 y Bootstrap se comportaron de manera similar a la riqueza observada, mientras que ACE tendió a sobre estimar la riqueza el doble (Fig. 1e). En el Bosque Maduro todos los estimadores llegaron a la asíntota aproximadamente a las 400 horas de muestreo, los estimadores de Chao 1 y Bootstrap se comportaron de manera parecida a la riqueza observada, mientras que ACE tendió a sobre estimar la riqueza (Fig. 1f).

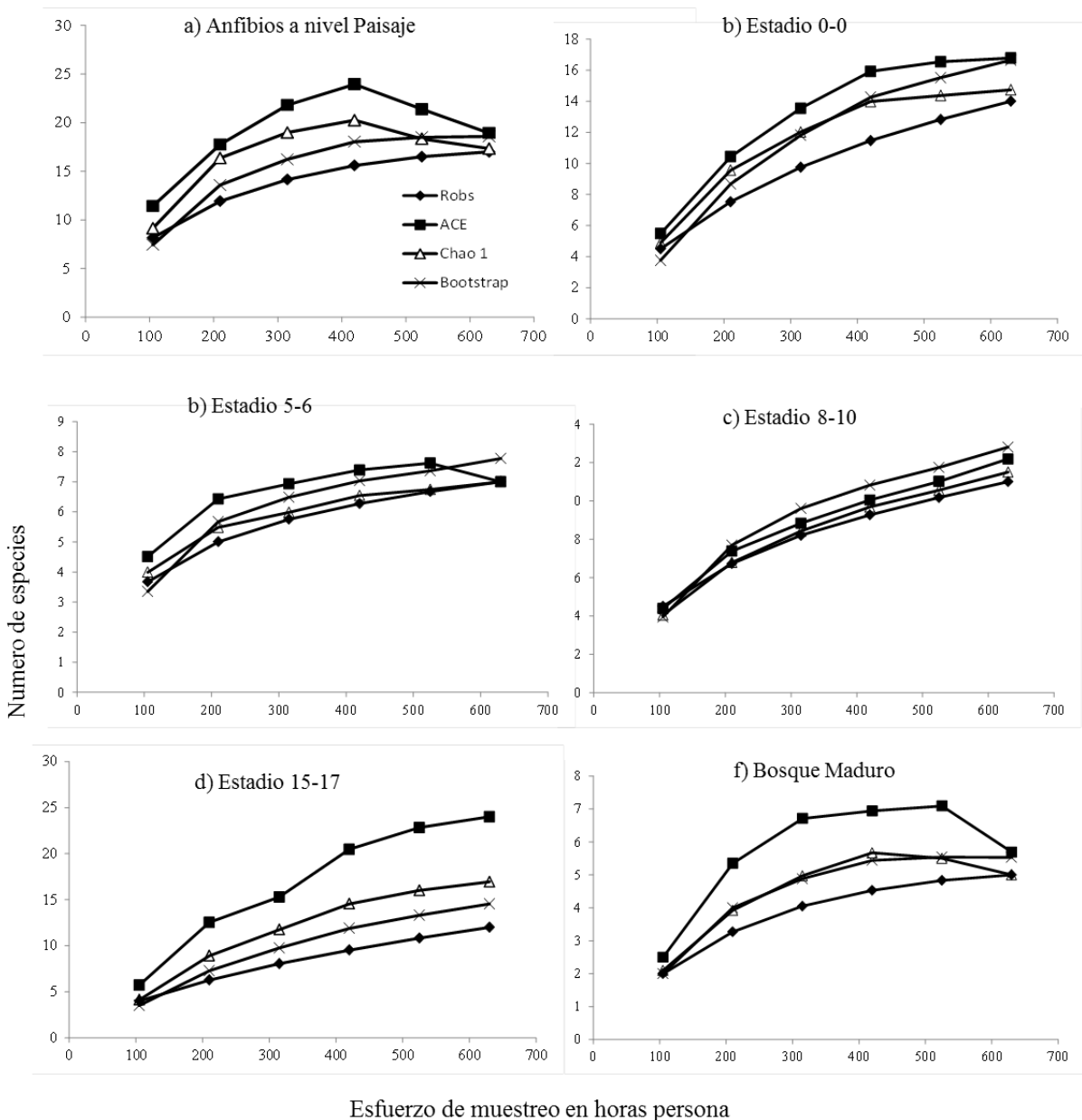


Figura 1. Riqueza acumulada de anfibios por diferentes estadios sucesionales antes del huracán Jova, en la región de Chamela, Jalisco. RObs= riqueza observada.

Las curvas de acumulación de riqueza antes y después del huracán indican que la riqueza de anfibios a nivel de paisaje aumento tras el paso del huracán (Figura 2a), mostrando una diferencia significativa en cuanto a la acumulación de la riqueza de especies a lo largo del muestreo. Las curvas de acumulación indican un incremento en la riqueza de especies después del huracán en los estadios 0-0, 8-10 y 15-17 (Figura 2 b, d y e). En los estadios 0-0 y 15-17 hubo una diferencia significativa en la acumulación de riqueza de especies antes y después del huracán (Figura 2b y 2e), mientras que a pesar de que en el

estadio 8-10 la riqueza fue mayor después del paso del huracán no se observa diferencia significativa entre la riqueza acumulada antes y después del huracán (Figura 2d). Las curvas de acumulación indican que la riqueza de especies fue menor después del huracán en los estadios de 5-6 y en bosque maduro. Sin embargo, en el estadio 5-6 la diferencia no fue significativa, mientras que en el bosque maduro la disminución en la acumulación de riqueza de especies fue significativa. (Fig. 2c y 2f).

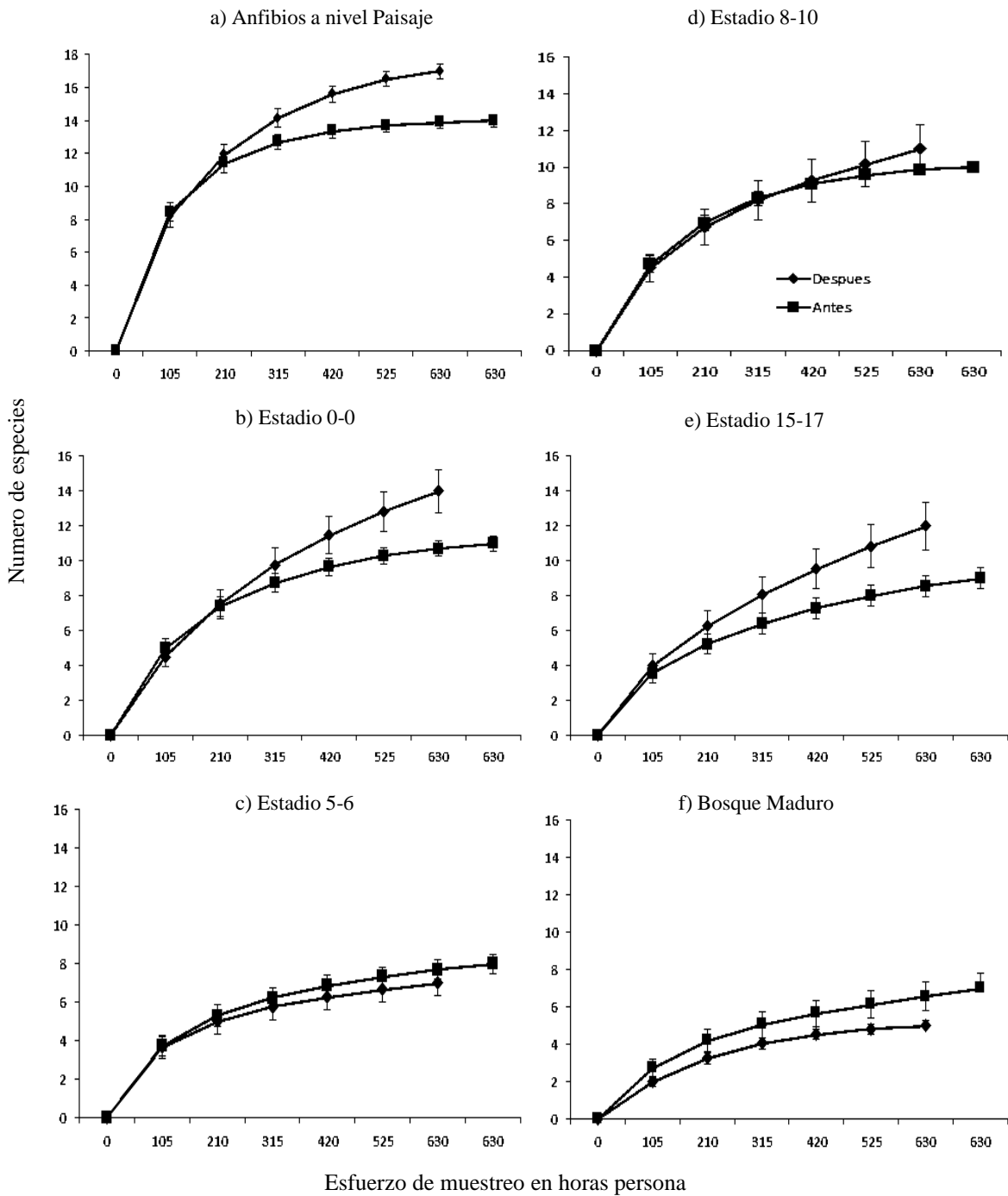


Figura 2. Riqueza de anfibios por los diferentes estadios sucesionales antes y después del huracán Jova, en la región de Chamela, Jalisco, México. 0-0= cero años de edad de abandono, 5-6= estadio sucesional de cinco a seis años de edad de abandono, 8-10= estadio sucesional de ocho a diez de edad de abandono, 15-17= estadio sucesional de quince a diecisiete años de edad de abandono y BM= bosque maduro.

Las curvas de diversidad acumulada indican que a nivel de paisaje la diversidad acumulada incremento significativamente después del huracán (Fig. 3^a). La acumulación de diversidad fue similar antes y después del huracán solo en los estadios 0-0 y 15-17

(Figuras 3b y 3e). La diversidad acumulada fue significativamente mayor después del huracán en los estadios sucesionales 5-6 y 8-10. En el BM la diversidad fue significativamente menor tras el paso del huracán (Figura 3c, 3d, 3f).

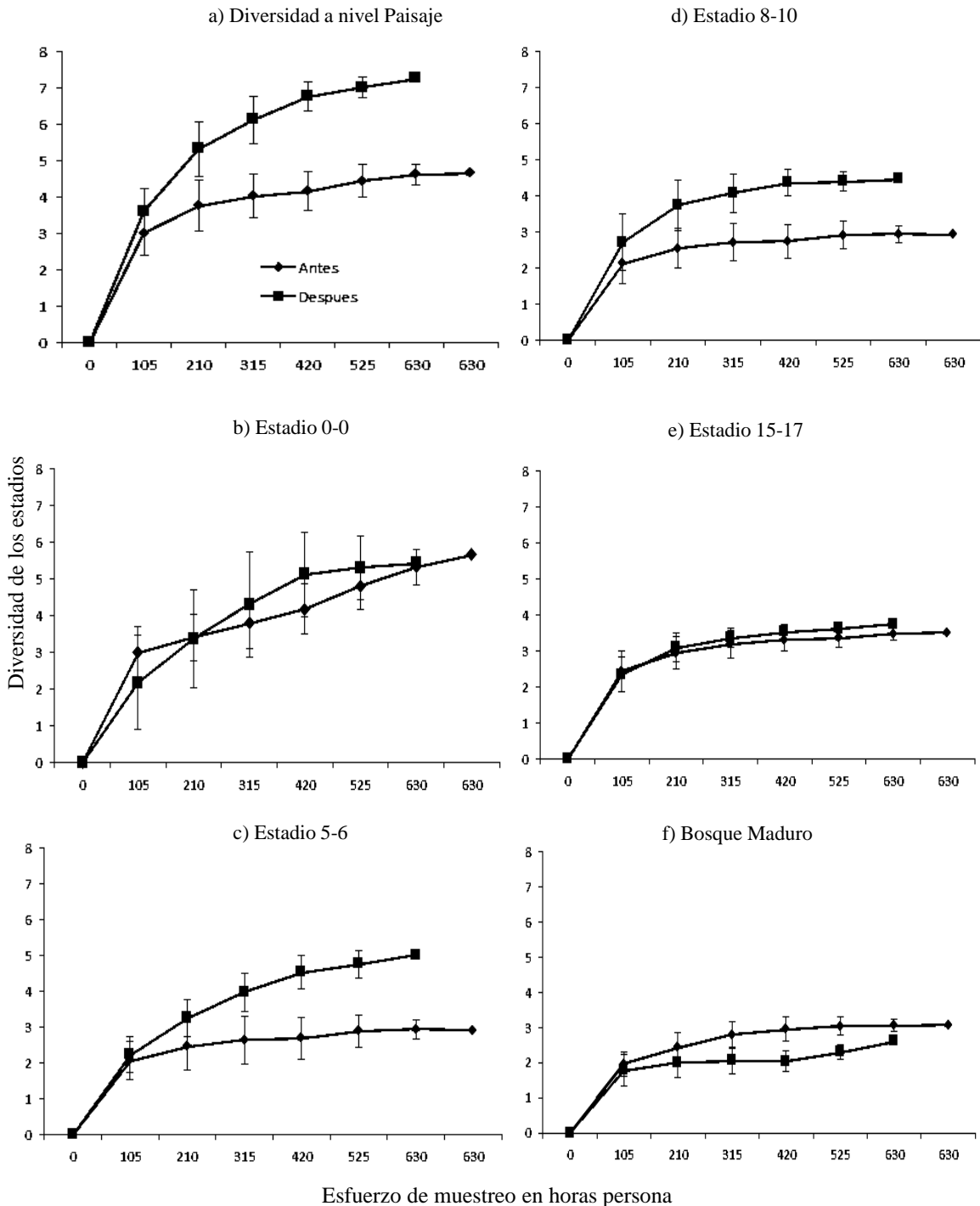


Figura 3. Diversidad de anfibios por los diferentes estadios sucesionales antes y después del huracán Jova, en la región de Chamela, Jalisco, México. 0-0= cero años de edad de abandono, 5-6= estadio sucesional de cinco a seis años de edad de abandono, 8-10= estadio sucesional de ocho a diez de edad de abandono, 15-17= estadio sucesional de quince a diecisiete años de edad de abandono y BM= bosque maduro.

La abundancia de los anfibios tendió a ser menor tras el paso del huracán Jova en todas las categorías sucesionales, especialmente en el bosque maduro donde la abundancia se redujo en 50% (Figura. 4).

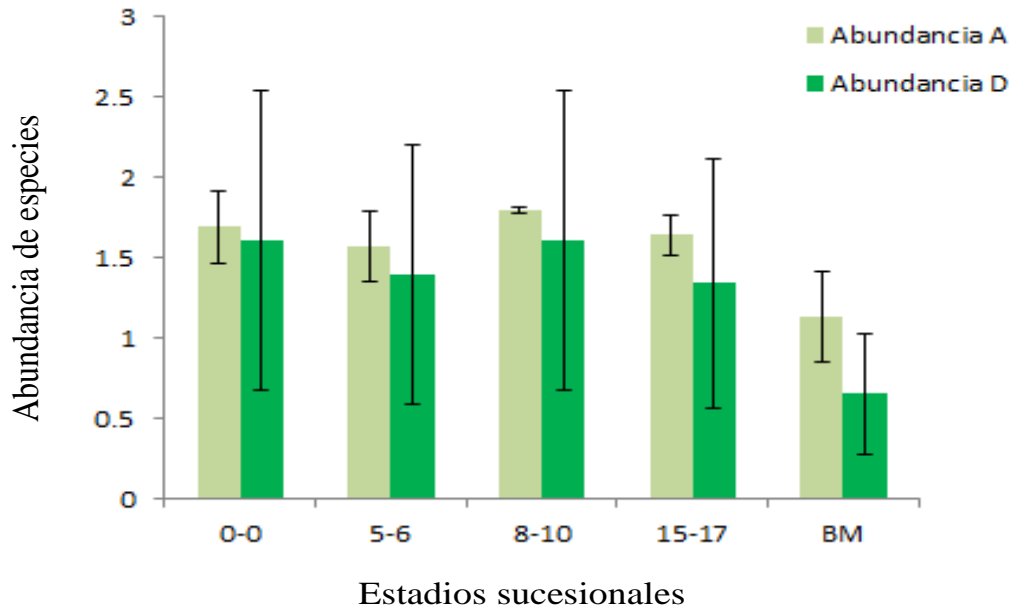


Figura 4. Abundancia de anfibios en los diferentes estadios sucesionales antes y después del huracán Jova, en la región de Chamela, Jalisco, México. A= antes del huracán, D= después del huracán. 0-0= cero años de edad de abandono, 5-6= estadio sucesional de cinco a seis años de edad de abandono, 8-10= estadio sucesional de ocho a diez de edad de abandono, 15-17= estadio sucesional de quince a diecisiete años de edad de abandono y BM= bosque maduro.

Las curvas de rango abundancia por estadio sucesional indican que la mayor riqueza de anfibios se registró en el estadio 0-0 y la menor en el bosque maduro tanto antes como después del huracán (figura 5 y 6). Presentados en orden de mayor a menor riqueza de especies, los estadios sucesionales antes del huracán son 0-0, 8-10, 15-17, 5-6 y BM. Ordenados de la misma manera, después del paso del huracán, los estadios sucesionales son 0-0, 15-17, 8-10, 5-6 y BM (Figura 5 y 6). Antes del huracán, *D. spatulata* fue la especie más abundante en todos los estadios excepto en el 0-0 y bosque maduro en los que la especie más abundante fue *I. marmoratus*. Antes del huracán, en el estadio 0-0 la segunda especie más abundante fue *S. fodiens*, seguida por *A. dacnicolor*. En el estadio 5-6, la segunda especie más abundante fue *T. typhoniensis*, seguida por *I. marmoratus*. En los estadios

8-10 y 15-17 la segunda especie más abundante fue *I. marmoreus* , seguida por *S. fodiens* y en el bosque maduro la segunda especie más abundante fue *D. spatulata* , seguida por *T. smithii* (Figura 5). Al igual que antes del huracán, después del huracán *D. spatulata* fue la especie más abundante en los estadios 5-6 y 8-10, sin embargo, en el 15-17 esta especie fue reemplazada en primer lugar en abundancia por *I. marmoreus* (figura 5 y 6). Después del huracán, en el estadio 0-0 la especie más abundante fue *L. melanonotus* , reemplazando a *I. marmoreus* como especie en primer lugar de abundancia antes del huracán. El segundo lugar en abundancia en este estadio después del huracán correspondió a *S. fodiens*. En el estadio 5-6, después del huracán, la segunda especie más abundante fue *S. baudini*, mientras que en el 8-10 la segunda especie más abundante fue *I. marmoreus*. En el estadio 15-17, la especie con mayor abundancia después del huracán fue *I. marmoreus*, seguida por *D. spatulata*. En el BM la especie más abundante después del huracán fue *T. smithii* seguida por *E. smaragdina* (Figura 6).

Trachycephalus typhonius estuvo presente en todos los estadios sucesionales antes del paso del huracán, mientras que después del huracán no se registró en el bosque maduro. *D. spatulata* e *I. marmoreus* fueron las únicas especies presentes en todos los estadios sucesionales tanto antes como después del huracán. *I. mazatlanensis* y *L. melanonotus* fueron especies exclusivas al estadio 0-0 antes y después del paso del huracán (figura 5 y 6), mientras que *T. smithii* fue exclusiva al bosque maduro solo antes del huracán (figura 5 y 6). *L. forreri* fue una especie exclusiva después del paso del huracán para el estadio 0-0, y el BM solo presentó una especie exclusiva después del paso del huracán, *E. smaragdina*. Los estadios intermedios 5-6, 8-10 y el estadio avanzado de 15-17 no presentaron ninguna especie exclusiva antes ni después del paso del huracán (Figura 5 y 6).

Anfibios por estadio sucesional

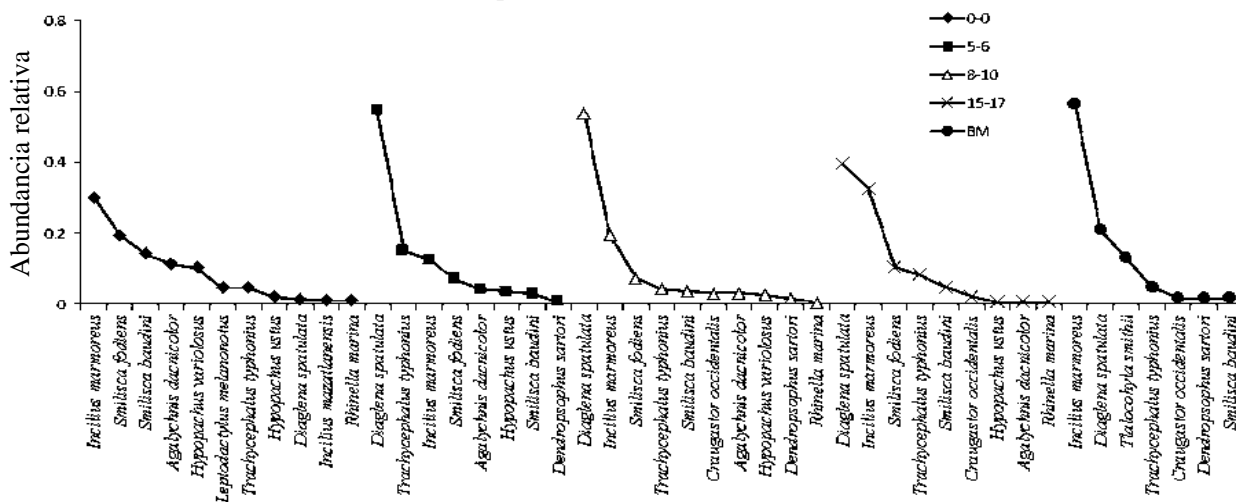


Figura 5. Curvas de rango abundancia de especies por estadio sucesional antes del paso del huracán Jova, para la región de Chamela, Jalisco, México. 0-0= cero años de edad de abandono, 5-6= estadio sucesional de cinco a seis años de edad de abandono, 8-10= estadio sucesional de ocho a diez de edad de abandono, 15-17= estadio sucesional de quince a diecisiete años de edad de abandono y BM= bosque maduro.

Anfibios por estadio sucesional

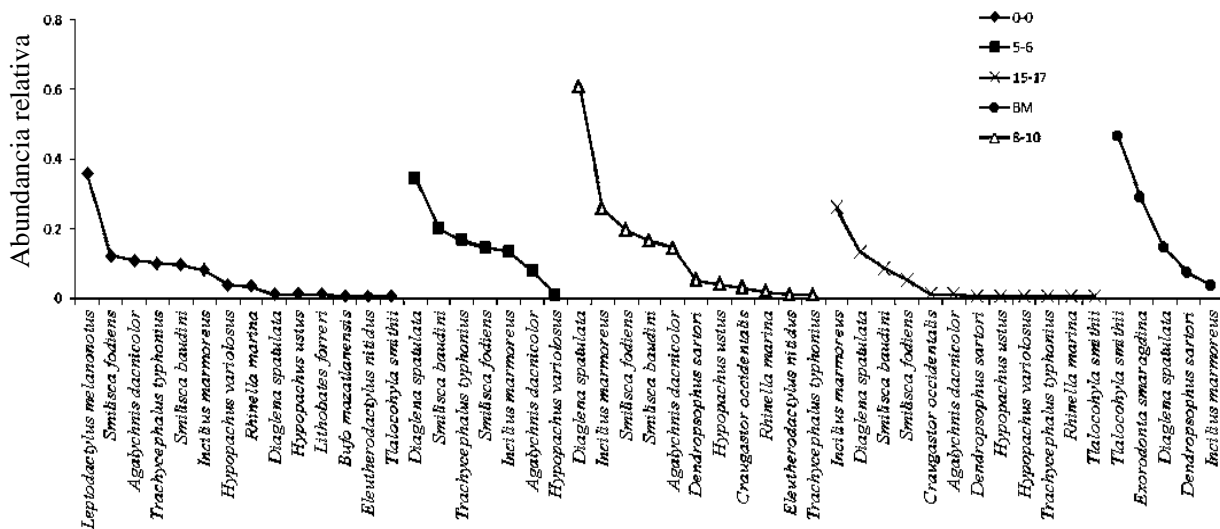


Figura 6. Curvas de rango abundancia de especies por estadio sucesional después del paso del huracán Jova, para la región de Chamela, Jalisco, México. 0-0= cero años de edad de abandono, 5-6= estadio sucesional de cinco a seis años de edad de abandono, 8-10= estadio sucesional de ocho a diez de edad de abandono, 15-17= estadio sucesional de quince a diecisiete años de edad de abandono y BM= bosque maduro.

A nivel de la similitud en riqueza y abundancia de especies, el análisis de cluster agrupo a los pastizales por ser los sitios más similares entre ellos, tanto antes como después del paso del huracán (estadios sucesionales 0-0) (Figura 7 y 8). Antes del huracán, el sitio con menor similitud con el resto fue el Zapata 0-0 seguido de los sitios Santa Cruz 0-0 y Ranchitos 0-0. Después del huracán, el sitio Santa Cruz 0-0 fue el que presentó menor similitud al resto, después el sitio de Ranchitos 0-0 y el sitio de Zapata 0-0. Después tenemos un grupo de sitios de bosque maduro con similar composición y abundancia (Gargoyo y Tejón 2) tanto antes como después del paso del huracán. Antes del huracán, el sitio de Caimán 15-17 presentó similitud a los sitios de BM (Gargoyo y Tejón 2). Antes del paso del huracán tenemos un grupo de sitios de estadios intermedios y avanzados con similar composición y abundancia de especies, dentro de este grupo el sitio con menos similitud al resto es el Tejón 1 (figura 7). Después del paso del huracán tenemos un grupo de sitios con similar composición y abundancias de especies, con estadios intermedios, avanzados y un bosque maduro, el sitio con menor similitud al del resto del grupo es Caimán 8-10 (Figura 8).

Figura 7. Análisis de cluster para los anfibios (riqueza y abundancia) antes del huracán Jova en diferentes estadios sucesionales de Chamela, Jalisco.

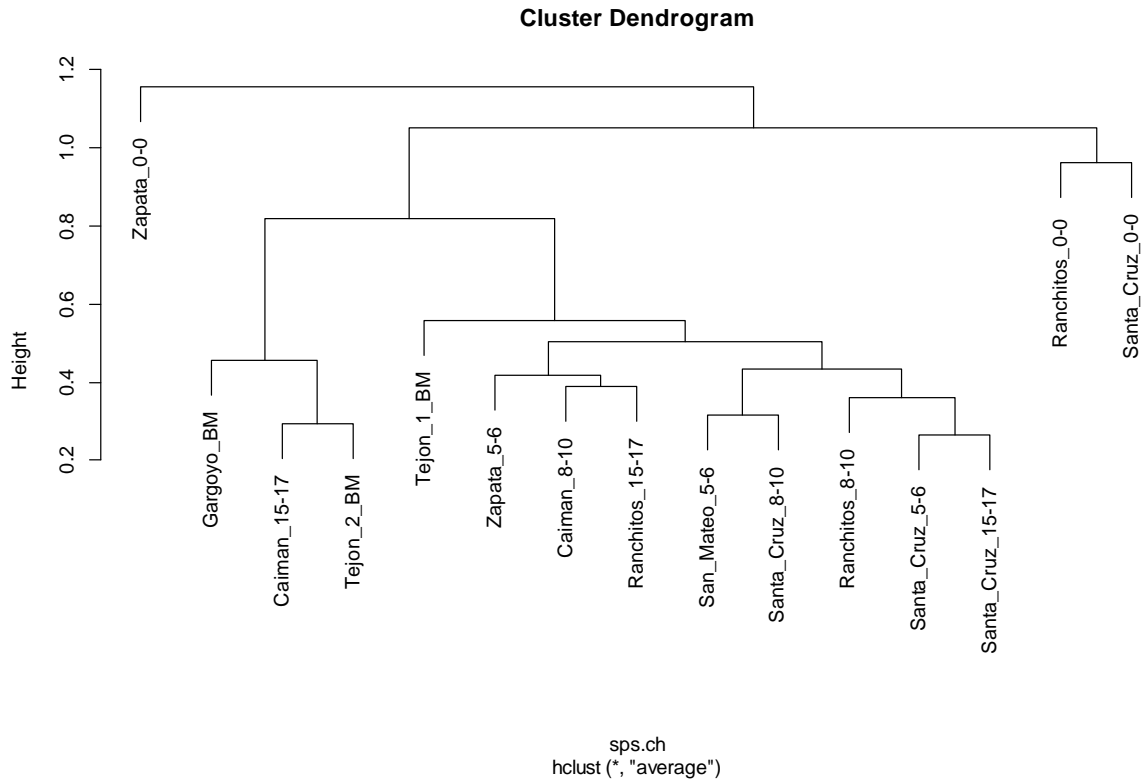
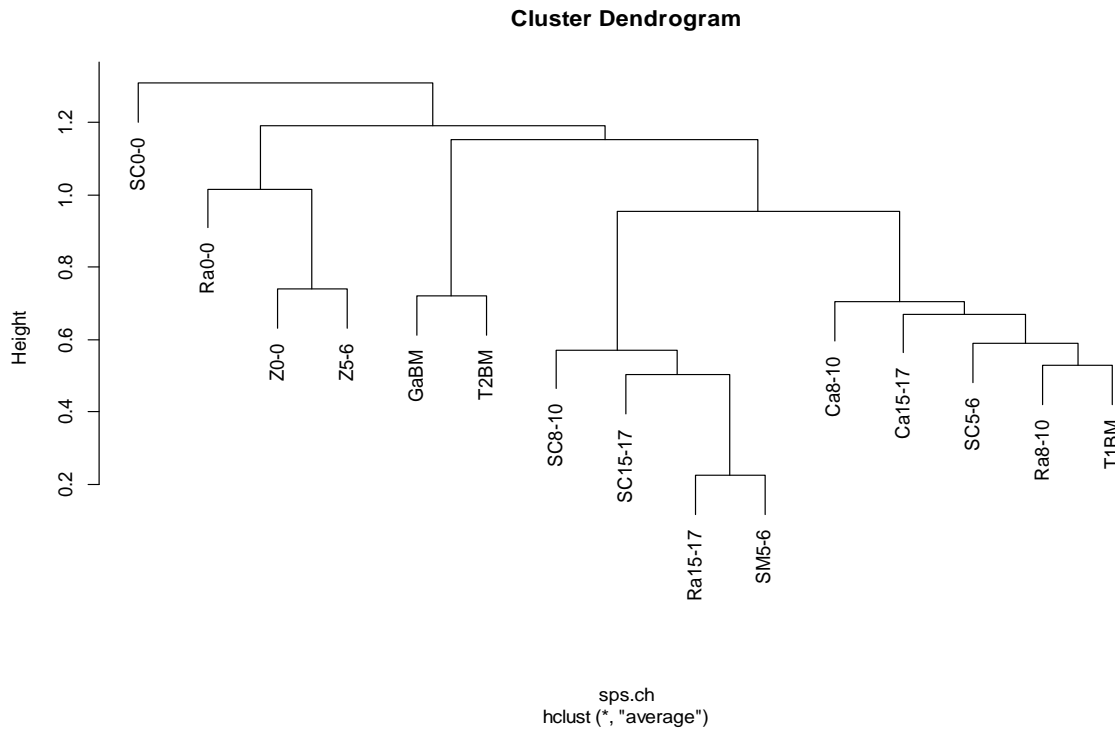


Figura 8. Análisis de cluster para los anfibios (riqueza y abundancia) después del huracán Jova, en diferentes estadios sucesionales de Chamela, Jalisco.



Al comparar la composición y abundancia de especies antes y después del huracán, el análisis de escalamiento multidimensional indica que los sitios del estadio sucesional 0-0 fueron diferentes. El sitio que presentó diferencias más marcadas fue el de Zapata 0-0, y el que presentó menos diferencias fue el sitio de Ranchitos 0-0 (Fig. 9). También podemos observar que los sitios de Zapata 0-0 y Ranchitos 0-0 tienden a ser más parecidos en cuanto a composición y abundancia de especies después del huracán, Zapata 0-0 mostró una fuerte asociación con la especie *Eleutherodactylus nitidus*, mientras que los sitios Santa Cruz y Ranchitos no mostraron una asociación con una especie en particular (Fig. 9). El estadio 5-6 también mostró diferencias en abundancia en composición de especies antes y después del huracán. El sitio que presentó mayores diferencias fue San Mateo, y el que presentó menos diferencias fue el Santa Cruz. Que ahora tiende a parecerse en cuanto a composición y abundancia al sitio de Santa Cruz 5-6, El sitio Santa Cruz mostró una fuerte asociación con la rana *Smilisca fodiens*, mientras que los sitios San Mateo y Zapata no mostraron una asociación con una especie en particular (Fig. 9). El estadio 8-10 presentó poca diferencia al comparar la composición y abundancia de especies antes y después del huracán, siendo el de Santa Cruz el que presentó mayor diferencia y el de Ranchitos el que presentó la menor diferencia. El sitio Santa Cruz mostró una asociación con la rana de *Hypopachus ustus*, mientras que los sitios Caimán y Ranchitos no mostraron una asociación con una especie en particular. En el estadio 15-17 los sitios presentaron poca diferencia en cuanto a composición y abundancia de especies antes y después del huracán, el sitio que mayor cambio tuvo de este estadio es el sitio de Caimán 15-17 que también tiene una fuerte asociación con la rana *Craugastor occidentalis*, mientras que los sitios Santa Cruz y Ranchitos no mostraron una asociación con una especie en particular, y el sitio que tuvo un menor cambio fue el de Ranchitos 15-17, el sitio que menor cambio tuvo tras fue el Ranchitos. Los sitios de bosque maduro en general fueron los que mayor diferencia tuvieron, los sitios con mayor cambio fueron los sitios de Gargoyo y Tejón 2, el sitio de bosque maduro que menor cambio tuvo fue el sitio de Tejón 1. El sitio de Gargoyo tuvo una fuerte asociación con dos especies de ranas de *Tlalocohyla smithii* y *Exorodonta smaragdina*, mientras que los sitios Tejón 1 y Tejón 2 no mostraron una asociación con una especie en particular (**Figura 9**).

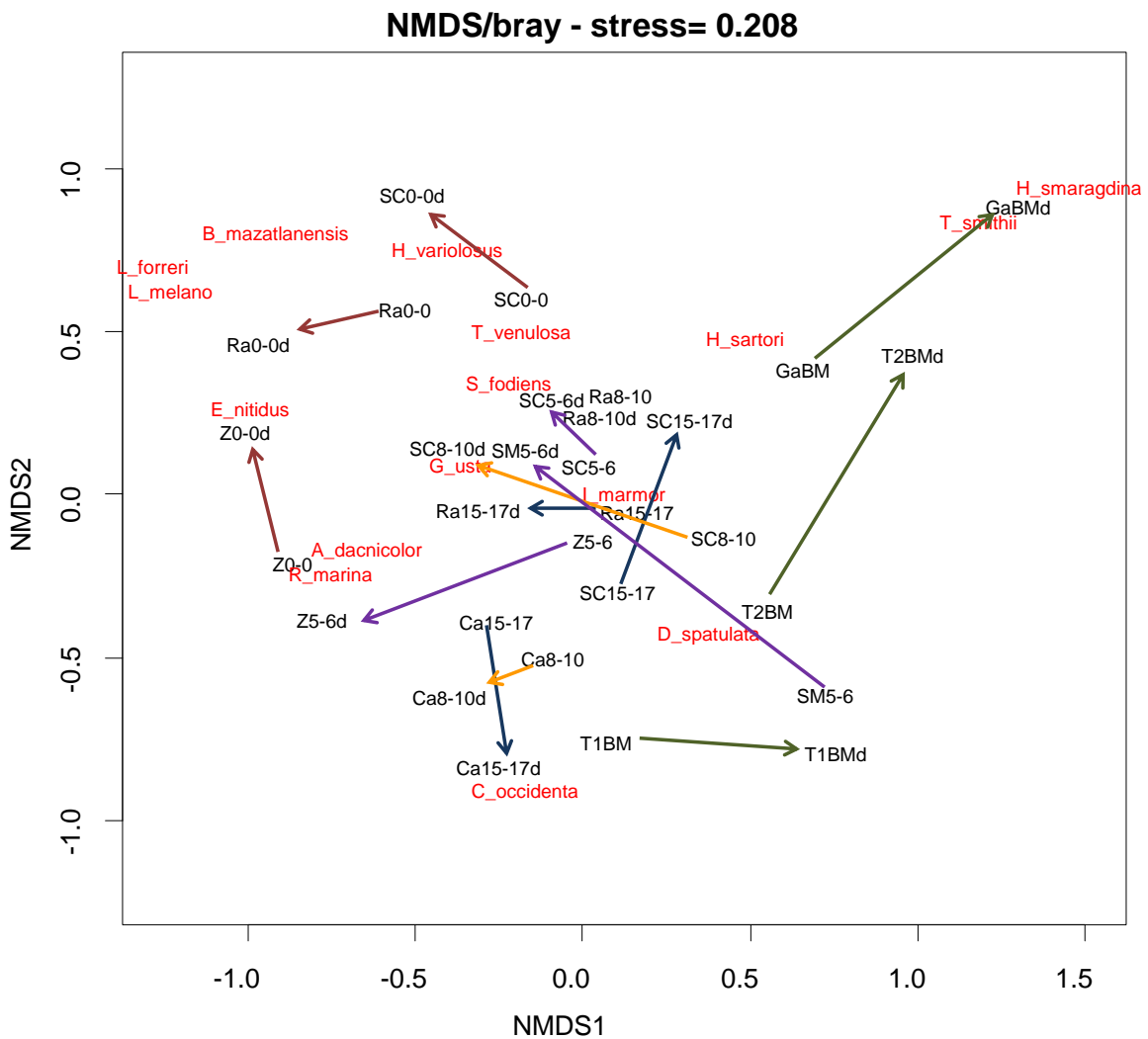


Figura 9. Desplazamiento de los estadios sucesionales dado por el análisis de escalamiento multidimensional para los anfibios (en distancia de Bray curtis) de Chamela, Jalisco, México. d= después del huracán.

Los valores del índice de similitud de Bray-Curtis coincidieron con los resultados del análisis de escalamiento, siendo los estadios con mayor similitud antes y después del paso del huracán los 8-10 y 15-17 (valores de distancia de 0.4072701 y 0.4008808, respectivamente), mientras que el bosque maduro fue el que tuvo una mayor distancia (0.6952381) (Tabla 3). Los sitios que presentaron cambios intermedios fueron los estadios 0-0 y 5-6, con distancias de Bray-curtis de 0.5689718 y 0.5779774, respectivamente (Tabla 3).

Tabla 3. Similitud dada por distancias de Bray Curtis entre los diferentes estadios antes y después del paso del huracán Jova, en la región de Chamela, Jalisco, México. *= antes del huracán, d= después del huracán. 0-0= cero años de edad de abandono, 5-6= estadio sucesional de cinco a seis años de edad de abandono, 8-10= estadio sucesional de ocho a diez de edad de abandono, 15-17= estadio sucesional de quince a diecisiete años de edad de abandono y BM= bosque maduro.

Sitios	0-0d	5-6d	8-10d	15-17d	BMd
0-0*	0.5689718				
5-6*		0.5779774			
8-10*			0.4072701		
15-17*				0.4008808	
BM*					0.6952381

12. Discusión

En el presente estudio se registraron 17 de las 19 especies de anfibios reportadas para la región de Chamela, Jalisco (Ramírez-Bautista 1994). De acuerdo a los resultados de los estimadores no paramétricos, el muestreo tuvo una completitud a nivel de paisaje del 90% al 98%. A nivel de estadios sucesionales los muestreos presentaron un rango de completitud del 50% en el estadio 15-17 (12 especies) al 100% en el 5-6 (7 especies) y BM (5 especies). El nivel de completitud alcanzado a nivel de paisaje, así como a nivel de tratamientos sucesionales en este estudio fue similar al registrado en el estudio pre huracán por Paz (2012), quién reporta una completitud a nivel de paisaje del 95% al 100% y de estadios sucesionales un rango de 54% en el bosque maduro a 100% en el estadio 0-0 y 8-10. Los estadios sucesionales que presentaron las mayores diferencias en nivel de completitud antes y después del huracán fueron el 15-17 (63-93% pre-huracán, 50-83% post-huracán) y el BM (55-87% pre-huracán, 88-100% post-huracán). El bosque maduro tuvo un mayor aumento en sus niveles de completitud del muestreo en el estudio tras el paso del huracán Jova, esto se puede deber a que la riqueza de especies fue menor y se mantuvo casi constante en los sitios de bosque maduro tras el paso del huracán por lo tanto los estimadores tienden a llegar a la asíntota y estimar un número muy parecido a la riqueza observada (Moreno 2001). Mientras que para el resto de los estadios los niveles de completitud se mantuvieron muy parecidos con el estudio antes del paso del huracán (Paz 2012). Los niveles de representatividad alcanzados para el estudio pre y post huracán se encuentran dentro del rango frecuentemente alcanzado en estudios de inventarios herpetofaunísticos [(e.g. 78% en anfibios y 64% en reptiles (Salvatore 2006), entre 88% y 93% para anfibios y reptiles (Urbina-Cardona y Reynoso 2005), 60% para anfibios y 48% para reptiles (Urbina-Cardona et al. 2006)]. Las siguientes especies registradas previamente en el área de estudio (Ramírez-Bautista 1994): *Craugastor hobartsmithi*, *Eleutherodactylus modestus*, no fueron registradas por Paz (2012) ni en el presente estudio post huracán. Estas especies son sumamente raras y es posible que por esa razón no se hayan registrado en el muestreo (García y Ceballos 1994, Ramírez-Bautista 1994).

Varios estudios han indicado la importancia de los bosques maduros en la conservación de la herpetofauna tropical (e.g. Lieberman 1986, Marsh y Pearman 1997, Vallan 2000, Vallan 2002, Tocher et al. 2002, Jenkins et al. 2003, Gillespie et al. 2005, Barlow et al. 2007) ya que en los estadios sucesionales no se registran todas o la mayoría de

las especies presentes en el bosque maduro. En cambio hay estudios como el de Paz (2012) que no encuentran diferencias significativas en diversidad, abundancia y riqueza de anfibios y/o reptiles entre los diferentes estadios sucesionales, incluyendo el bosque maduro. Al comparar la riqueza pre y post-huracán se registra una diferencia en las curvas de riqueza. A nivel de paisaje y en los estadios 0-0, 8-10 y 15-17 la riqueza tendió a aumentar después del paso del huracán, lo que concuerda con algunos autores que reportan que tras un disturbio natural se pueden liberar recursos por ejemplo, recursos alimenticios y sitios de ovoposición que pueden ser aprovechados por algunas especies para colonizar las áreas afectadas, aumentando así la riqueza a nivel paisaje (Begon et al. 1990, Roxburgh, 2004 y Vega y Peters 2005). El bosque maduro en cambio presentó un efecto contrario, presentando una disminución significativa en la riqueza después del paso del huracán. Esto puede ser resultado de que el bosque maduro se ve modificado en cuanto a la estructura vegetal ya que los árboles más grandes son vulnerables a los efectos causados por el huracán, por lo tanto al verse modificada la estructura vegetal también se ve modificado el ensamble de anfibios (Avila-Cabadilla et al. 2009). Comparando los valores de riqueza antes y después del huracán se encontró una diferencia significativa a nivel de paisaje y en los estadios 0-0, 15-17 y bosque maduro, ya que la riqueza aumento tras el paso del huracán a nivel paisaje y en los estadios 0-0, 8-10 y 15-17, mientras que para el bosque maduro la riqueza fue menor tras el paso del huracán, esto se puede deber a que en el bosque maduro el número de estratos es mayor que en el resto de los estadios sucesionales y en general tiene una estructura vegetal más compleja que en el resto de los estadios sucesionales este conjunto de características lo hace más susceptible a las tormentas y vientos causados por el huracán ocasionando la caída de árboles lo cual causa un aumento en la temperatura y una disminución en la humedad del suelo afectando así algunas especies de anfibios (Tanner et al. 1991, Woolbright 1991, Everham y Brokaw 1996).

A nivel de paisaje, la diversidad de especies de anfibios fue significativamente mayor tras el paso del huracán, mientras que a nivel de estadios sucesionales, los estadios 5-6 y 8-10 mostraron una diversidad significativamente mayor (42% en el 5-6; 34% en el 8-10) tras el paso del huracán. Esto puede ser el resultado de que los estadios 5-6 y 8-10 se ven menos afectados tras el paso de un huracán ya que son menos susceptibles a los daños causados por el huracán (presentan una estructura vegetal menos propensa a la destrucción

por vientos huracandos, es decir árboles de poca altura) y por lo tanto al modificar menos los patrones estructurales del hábitat también se ve poco modificado el ensamble de anfibios (Urbina-Cardona et al., 2006). La diversidad en los estadios sucesionales 0-0 y 15-17 fue similar antes y después del huracán, y en el bosque maduro la diversidad disminuyó 16%. Los bosques maduros son más propensos a sufrir defoliación y daño estructural en los árboles por efecto de vientos huracandos, incluyendo desenraizamiento y pérdida de copas debido a que tienen árboles notoriamente de mayor tallas que el resto de los estadios sucesionales (Tanner et al. 1991, Everham y Brokaw 1996).

La abundancia de los anfibios fue menor tras el paso del huracán Jova en todas las categorías sucesionales, especialmente en el bosque maduro donde la abundancia se redujo en 50%. En general, aunque la abundancia se ve afectada en todos los estadios sucesionales ya que tendieron a disminuir, podemos ver que por el contrario la mayoría de los estadios sucesionales tendió a presentar una mayor riqueza que la que se había reportado en el estudio pre huracán de Paz en 2012, estos resultados muestran que aunque el huracán ocasiona una disminución en sus abundancias también proporcionan nuevos espacios para que algunas especies colonicen nuevos espacios en las que no estaban presentes, esto coincide con lo reportado por Woolbright(1991), quien reporta que algunas especies de anfibios disminuyen drásticamente, aunque después de este tipo de fenómenos algunas de las poblaciones que se ven afectadas tienden a ir aumentando gradualmente hasta su total recuperación (Woolbright 1991).

A pesar de que *Diaglena spatulata* fue la especies más abundante de los anfibios en los estudios antes y después del huracán, esta presentó una disminución en abundancia de 54 % tras el paso del huracán. Antes del huracán *D. spatulata* fue la más abundante en los estadios 5-6, 8-10 y 15-17, mientras que después del huracán fue la especie más abundante en los estadios 5-6 y 8-10, esto tal vez debido a que el huracán afecta principalmente a los árboles derribándolos y por lo tanto causa una disminución en la disponibilidad de sustrato para percha y refugio adecuado (Wiley y Wunderle 1993, Avila-Cabadilla et al. 2009, Pérez et al. 2012). En el estadio 0-0, la especie más abundante antes del huracán fue *Incilius marmoratus* (59 individuos), mientras que después del huracán en el mismo estadio la especie más abundante fue *L. melanonotus*. una de las posibles razones por las cuales pudo haber aumentado es porque esta especie es exclusiva de la del estadio 0-0 años de abandono

uno de los estadios que menos se vio afectado por el efecto del huracán debido a su poca vegetación que en general consiste solamente de arbustos y pasto (Tanner et al. 1991, Everham y Brokaw 1996), otra de las posibles razones es que las especies acuáticas se ven beneficiadas tras el paso de un huracán según Enge (2005), quien encontró que tras el paso de un huracán las especies acuáticas se ven beneficiadas por las fuertes tormentas y la cantidad de agua disponible para estas especies con estos hábitos, esta también puede ser la razón por la cual se encontró la especie de *L. forreri* la cual fue reportada únicamente para el estudio después del paso del huracán. En el estadio sucesional 15-17, *D. spatulata* fue desplazada por *I. marmoreus* como la especie más abundante tras el paso del huracán, probablemente como resultado de que los huracanes liberan recursos y crean refugios debido a la cantidad de materia orgánica que se deposita en el suelo por los vientos y tormentas, estos recursos pueden ser aprovechados principalmente por la especies terrestres (Woolbright 1991). En el bosque maduro, la especie más abundante antes del huracán fue *I. marmoreus* y después del paso del huracán fue *Tlalocohyla smithii*, debido posiblemente a que tras el paso de un huracán algunas de las especies favorecidas son aquellas asociadas a cuerpos de agua como *T. smithii* (Enge 2005 y Portilla et al 2005). La especie menos abundante en el muestreo post-huracán fue *E. nitidus*, una especie que se caracteriza por un ciclo de vida de desarrollo directo y por ser sensible a la perturbación del hábitat (Suazo-Ortuño et al. 2008), es tal vez esa misma razón por la cual es una especie rara. De las 17 especies registradas, 7 (*A. dacnicolor*, *D. spatulata*, *I. marmoreus*, *L. melanonotus*, *S. fodiens*, *S. baudini*, *T. typhonius*) mostraron abundancias mayores a 20 individuos por lo que pueden considerarse especies comunes, mientras que el resto de las especies presentaron menos de 16 individuos (*C. occidentalis*, *D. sartori*, *E. nitidus*, *E. smaragdina*, *H. variolosus*, *H. ustus*, *I. mazatlanensis*, *L. forreri*, *R. marina*, *T. smithii*) por lo que pueden considerarse especies poco frecuentes o raras.

A nivel de la similitud en riqueza y abundancia de especies, el análisis de cluster agrupó a los pastizales por ser los sitios más similares entre ellos, tanto antes como después del paso del huracán (estadios sucesionales 0-0) (Figura 7 y 8). Antes del huracán, el sitio con menor similitud con el resto fue el Zapata 0-0 seguido de los sitios Santa Cruz 0-0 y Ranchitos 0-0. Después del huracán, el sitio Santa Cruz 0-0 fue el que presentó menor similitud al resto, después el sitio de Ranchitos 0-0 y el sitio de Zapata 0-0. Después tenemos un grupo de sitios de bosque maduro con similar composición y abundancia

(Gargoyo y Tejón 2) tanto antes como después del paso del huracán. Antes del huracán, el sitio de Caimán 15-17 presentó similitud a los sitios de BM (Gargoyo y Tejón 2). Antes del paso del huracán tenemos un grupo de sitios de estadios intermedios y avanzados con similar composición y abundancia de especies, dentro de este grupo el sitio con menos similitud al resto es el Tejón 1 (figura 7). Después del paso del huracán tenemos un grupo de sitios con similar composición y abundancias de especies, con estadios intermedios, avanzados y un bosque maduro, el sitio con menor similitud al del resto del grupo es Caimán 8-10 (Figura 8). Por lo tanto, estos resultados sugieren que las relaciones de similitud entre estadios sucesionales en cuanto a abundancia y composición de las especies de anfibios no fueron afectadas por el efecto del huracán.

Los estadios sucesionales que mayor cambio tuvieron de acuerdo al análisis de escalamiento multidimensional son el 0-0 5-6 y el BM, mientras que los sitios con menor variación en cuanto a composición y abundancia fueron los estadios 8-10 y 15-17. Esto coincide con el índice de similitud de Bray-Curtis, el cual nos muestran que los sitios que mayor cambio tuvieron fueron los estadios 0-0, 5-6 y el bosque maduro, mientras que en general el cambio en los estadios 0-0 y 5-6 se dio de manera positiva, es decir la riqueza y diversidad tendieron a aumentar. En los sitios de bosque maduro la riqueza y diversidad disminuyó, esto se puede deber a que al cambiar la estructura vegetal del bosque maduro también cambia la composición y abundancia, en este caso la caída de árboles y la apertura del dosel pudieron haber ocasionado una pérdida de refugio, sitios de ovoposición, disminuyendo la disponibilidad de recursos alimenticios (Conroy 1999, Urbina-Cardona et al. 2006), mientras que los estadios que mayor similitud tienen antes y después del huracán son los estadios 8-10 y 15-17 que son los que sufren menos cambios tras el paso de un huracán.

Aunque los resultados del presente estudio apoyan a los estudios que indican que los bosques secundarios son relevantes para la conservación de la biodiversidad (Guariguata y Ostertag 2001, Dunn 2004). Es importante considerar que la diferencia con otros estudios similares muestran diferentes resultados en este tema, esto puede ser el resultado de la utilización de diferentes métodos o el estudio de paisajes con diferentes grados y tipos de modificación y diferentes configuraciones del paisaje (Gardner et al. 2007).

13. Literatura citada

- Arizmendi, M.C., H. Berlanga, L. Márquez, L. Navajiro y F. Ornelas. 1990. Avifauna de la Región de Chamela, Jalisco. Cuadernos del Instituto de Biología 4, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF.
- Avila-Cabadilla, L. D., K. E. Stoner, M. Henry, y M. Y. Alvarez-Añorve. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 258:986-996.
- Avila-Cabadilla, L.D., Stoner K.E., Henry M., Alvarez M.Y. 2009. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecol. Manage.* In press.
- Bascompte J, P. Jordano, 2008. Redes mutualistas de especies. *Investigación y ciencia* 384:50-59
- Bascompte J., P. Jordano; C.J. Melián y J.M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100:9383-9387.
- Blaustein A.R. y D.B. Wake 1995. The puzzle of declining amphibian populations. *Scientific American*. 272(4): 56-61.
- Boero, F. 1996. Episodic events: Their relevance to Ecology and Evolution. *P.S.Z.N. I, Mar. Ecol.* 17: 237-250.
- Boucher, DH, J.H. Vandermeer, M.A. Mallona, N. Zamora y I. Perfecto, 1994. Resistance and resilience in directly regenerating rainforest: Nicaraguan trees of the Vochysiaceae after Hurricane Joan. *Forest Ecology and Management* 68: 127 - 136
- Bowen, M.E., C.A. McAlpine, A.P.N. House, y G. C. Smith. 2007. Regrowth forests on abandoned agricultural land: a review of their habitat values for recovering forest fauna. *Biological Conservation* 140: 273-296.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press. Brown, J.H. y Lomolino M.V. 1998, *Biogeography*, 2nd edition. Sinauer Associates. Massachusetts, USA.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco and trends in the South Coastal Region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology* 36: 297-316.

- Bullock, S., H. Money y E. Medina. 1995. Seasonal dry forest. Cambridge University Press, Cambridge, United Kindom.
- Cabrera-Guzmán E. 2005. Estructura de las comunidades de anfibios y reptiles en fragmentos pequeños de bosque tropical perennifolio de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Instituto de Biología. UNAM.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. Los mamíferos de Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F, México.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1994. Los mamíferos de la costa de Jalisco. Fundación ecológica de Cuixmala, A.C., México, DF.
- Ceballos, G., A. García y P. Rodríguez. 1993. Plan de manejo de la reserva ecológica de Chamela-Cuixmala. Fundación Ecológica de Cuixmala, A.C., México, D.F., México
- Ceballos, G., García, A., 1995. Conserving neotropical biodiversity: the role of dry forest in western Mexico. *Conservation Biology* 9, 1349–1356.
- Chazdon R. L. C. 2008. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in plant ecology. Evolution and Systematics* 6: 51-71.
- COLLINS, J. & A. STORFER. 2003. Global amphibian declines: Sorting the hypotheses. *Diversity Distribution* 9: 89–98.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, (345): 101-118 pp.
- Conroy, S. 1999. Lizard assemblage response to a forest ecotone in Northeastern Australia: a synecological approach. *Journal of Herpetology* 33: 409–419.
- Cook W.M., J. Yao, B.L. Foster , R.D. Holt y B. Patrick 2005. Secondary succession in an experimentally fragmented landscape: community patterns across space and time. *Ecology* 86 (5) 2005.
- Cotler, H., E. Duran y C. Siebe. 2002. Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio.
- Coulson, G. 1993 Use of heterogeneous habitat by the western gray kangaroo, *Macropus fuliginosus*. *Wild life Res* 20: 137-149

- Donnelly, M. 1998. Potential effects of climate change on two neotropical amphibian assemblages. *Climatic Change* 39: 541-561.
- Duellman, W.E. & L. Trueb, 1994 *Biology of Amphibians*. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press.
- Dunn, R.R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology* 18: 302–309.
- Everham, E.M. y N.V.L. Brokaw, 1996. Forest damage and recovery from catastrophic wind. *Botanical Review* 62:113-185.
- García, A. 2006. Using ecological niche modelling to identify diversity hotspots for the herpetofauna of pacific lowlands and adjacent interior valleys of Mexico. *Biological Conservation* 130: 25–46.
- García, A. y G. Ceballos. 1994. Guía de campo de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco. Fundación Ecológica de Cuixmala. A. C. e Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. D.F.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- García-Oliva F., A. Camou y J.M. Maass. 2002. El clima de la región central de la Costa del Pacífico Mexicano. En: Noguera, F. A., J. H. Vega, A. N.
- Gentry, A. H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forest. Pages 103-126. En: Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Gotelli N.J., y G.L. Entsminger. 2004. *EcoSim: Null models software for ecology*. Version 7. Acquired Intelligence Inc. y Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>
- Gotelli, J. N. y G. R. Graves. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press. Washington and London.
- Guariguata M.R. y R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology Management* 148 185-206.

- IUCN, 2008 a. Threats Classification Scheme (Version 3.0). http://www.iucnredlist.org/static/major_threats
- Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. Pp. 130-137 In E. O. Wilson (ed.). Biodiversity. National Academy Press, Washington, D. C.
- Jauregi E.; Vidal, J. y F. Cruz, 1980. Los ciclones y tormentas tropicales en Quintana Roo durante el periodo 1871-1978. Memorias del Simposio Quintana Roo: Problemática y Perspectiva, Instituto de Geografía, UNAM y CIQRO: 47-64.
- Jauregi, E. 1989. Los huracanes prefieren a México. Información Científica y Tecnológica CONACYT, México 11 (155): 32-39.
- Jauregi, E. 1989. Los huracanes prefieren a México. Información Científica y Tecnológica CONACYT, México 11 (155): 32-39.
- Jauregi, E.; J. Vidal, y F. Cruz, 1980. Los ciclones y tormentas tropicales en Quintana Roo durante el periodo 1871-1978. Memorias del Simposio Quintana Roo: Problemática y Perspectiva, Instituto de Geografía, UNAM y CIQRO: 47-64.
- Koh, L. P. y T. A. Gardner. 2010. Conservation in human-modified landscapes. Pp.236-261 In N. S. Sodith and P. R. Ehrlich (eds.) Conservation Biology for All. Oxford University Press Inc., New York.
- Krebs C. J. 1998. Ecological Methodology. University of British Columbia. Secon Edition Eddison Wesley Longman. Estados Unidos. 620 pp.
- Krebs, C. J. 1998. Ecological Methodology. University of British Colombia. Second Edition Wesley Longman. Estados Unidos.
- Lavilla, E .O., 2001. Amenazas, declinaciones poblacionales y extinciones en anfibios argentinos, Cuadernos de Herpetología 15: 59-82.
- Lugo, A. E. 2008. Visible and invisible effects of hurricanes on forest ecosystems: An international review. Austral. Ecol. 33:368-398.
- Lugo, A.E.; S.C. Rogers, y S. Nixon, 2000. Hurrricanes, coral reefs and rainforests: resistance, ruin and recovery in the Caribbean. Ambio 29: 106-114.
- Maass, J. M. 1995. Tropical deciduous forest conversion to pasture and agriculture. Pp. 399-422 In S. H. Bullock, H. A. Mooney and E. Medina (eds.) Sasonally dry tropical forests. Cambridge University Press

- Mac Arthur, R.H. y J.W. Mac Arthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42 : 594-598.
- Magurran E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science, Malden, Massachusetts. E. U.
- Morales J. y L. Sarmiento 2002. Dinámica de los macroinvertebrados edáficos y su relación con la vegetación en una sucesión secundaria en el páramo Venezolano. *Ecotrópicos* 15(1): 99 -110.
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 pp.
- Murphy P.G., y A. E. Lugo 1986. Ecology of tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 66-68.
- Murphy, P.G. y A.E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 67-88.
- Myers, N. 1997. Mass extinction and evolution. *Science* 278:597-598
- Navarrete N., M. Rojas., G. Contreras y G. Fernández. 2005. Sucesión ecológica. El proceso de restauración natural de las comunidades. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México., México D.F.
- Noguera, A., J.H. Vega, A. N. Garcia y M. Quesada. 2002. *Historia natural de Chamela*. Instituto de biología UNAM.
- Noss, R. F. y B. Csuti. 1997. Habitat Fragmentation. pp. 269-304 en G. K. Meffe y R. C. Carroll, eds. 1997. *Principles of Conservation Biology*. USA: Sinauer Associates
- Palmer M. W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology*, (71): 1195-1198 pp.
- PARRIS, M. 1999. Review: amphibian surveys in forest and woodlands. *Contemporary Herpetology* 1: 1-14.
- Paz G.J.G. 2012. Estructura y composición del ensamble de anfibios en estadios sucesionales del bosque tropical seco en la región de Chamela, Jalisco, México. Tesis de licenciatura Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Pechmann J.H.K. y H.M. Wilbur 1994. Putting declining amphibian populations in perspective: natural fluctuations and human impact. *Herpetologica*. 50(1): 65-84.

- Perez R.E., M.Y. Lemus y B.F. Fuster, 2012. Efectos del huracán Iván sobre el hábitat de los reptiles en la Reserva de la Biosfera Península de Guanahacabibes, Cuba. *Mapping Revista interacional de ciencias de la tierra*. 151: 57-61(http://issuu.com/mappinglatino/docs/mapping_espana_151/51#share)
- Pescador-Rubio A., A. Rodríguez-Palafox y F. A. Noguera. 2002. Diversidad y estacionalidad de Arthropoda. En: Noguera, F. A., J. H. Vega, A. N. García, M. Quesada. *Historia Natural de Chamela*. 1ra. Ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Pounds, J. A., M. R. Bustamante, L. A. Coloma, J. A. Consuegra, M. P. L. Fogden, P. N. Foster, E. La Marca, K. L. Masters, A. Merino-Viteri, R. Puschendorf, S. R. Ron, G. A. Sánchez-Azofeifa, C. J. Still, and B. E. Young. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439:161-167.
- Román-Contreras R., A. Rocha-Ramírez y S. Cházaro-Olvera 2008. Efectos del huracán “Pauline” (1997) sobre la fauna asociada a la planta *Eichhornia crassipes* en la Laguna Coyuca, Pacífico Sur de México. *Revista de Biología Tropical*. 56 (2): 603-611
- Ramírez-Bautista, A. 1994. Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México. Instituto de Biología (cuadernos 23) UNAM.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México, D.F.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México, D.F.
- S.J. VanBloem, A.E. Lugo y P.G. Murphy. 2006 Structural response of Caribbean dry forests to hurricane winds: a case study from Guanica Forest, Puerto Rico *Journal of Biogeography*, 33: 517–523
- Salazar, S. 2001. Huracanes y biodiversidad costera tropical. *Revista de Biología Tropical*. 50 (2):415-428.
- Salazar-Vallejo, S.I. y N.E. González. 1993. Panorama y fundamentos para un programa nacional; p. 6-38. In S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.). *Biodiversidad Marina y Costera de México* CONABIO y CIQRO, México
- Sánchez-Sánchez, O. Y G.A. Islebe, 1999. Hurricane Gilbert and structural changes in a tropical forest. *Global Ecology and Biogeography* 8: 29-38.
- Sanders, T.A. y W.D. Edge 1998 Breeding bird community composition in relation to riparian vegetation structure in western United States. *J. Wildl Manage* 62: 461-473.

- Schaaf, P. 2002, Geología y Geofísica de la costa de Jalisco. En: Noguera, F. A., J. H. Vega, A. N. Garcia, M. Quesada. Historia Natural de Chamela. 1ra. Ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp. 11-16.
- Scheffer M., S. Carpenter, J.A. Foley, C. Folke y B. Walker. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591-596.
- Stebbins, R.C. y N.W. Cohen, 1995 A natural history of amphibians. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Stokstad, E. 2008. A second chance for rainforest biodiversity. *Science* 320:1436-1438.
- Stuart , S. N.; J. S. Chanson; N. A. Cox ; B. E. Young; A. S. L. Rodríguez ; D. L. Fischman ; R. W. Waller. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306:1783-1786.
- Suazo-Ortuño, I., J. Alvarado-Díaz, y M. Martínez-Ramos. 2008. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblage. *Conservation Biology* 22:362-374.
- Suazo-Ortuño, I., J. Alvarado-Díaz, y M. Martínez-Ramos. 2010. Riparian Areas and Conservation of Herpetofauna in a Tropical Dry Forest in Western Mexico. *Biotropica* (II): 1-9.
- Tanner E.V.J., V. Kapos y R. Healey 1991. Hurricane effects on forest ecosystems in the Caribbean. *Biotropica* 23: 513-521.
- Tews, J., U. Brose, V. Grim, K. Tielbörger, M.C. Wichman, M. Schwager, M.F. Jeltsch 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogra.* 31: 79-82
- Trejo-Vázquez, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133–142.
- Urbina-Cardona, J. N., M. Olivares-Perez, and V. H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Tuxtla Biosphere Reserve of Veracruz, México. *Biological Conservation* 132:61–75.
- Vieira, L.M. D. y A. Scariot, 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 4: 11-20.
- Villers-Ruiz, L. y I. Trejo Vazquez 1997 Assessment of the vulneravility of forest ecosystem to climate change in Mexico. *Clim. Res.* 9: 87-93

- Von Storch, H., M. Latif, J. Biercamp, M.J. McPhaden, and E. Kirk, 1988: Simulation of the Southern Oscillation. Meteorologisches Institut der universitat Hamburg, Technical Report #2, G. Fischer (editor), 169-189.
- Walker, L. R., J. Walker y R. J. Hobbs (Eds.). 2007. Linking restoration and ecological succession (Springer, New York).
- Walker, L.R.; W.L. Silver, M.R. Willig y J.K. Zimmermann, 1996. Long term responses of Caribbean ecosystems to disturbance. *Biotropica*. 23: 414-613.
- Wiley, J. W., y J. M. Wunderle, Jr. 1993. The effects of hurricanes on birds, with special reference to Caribbean islands. *Bird Conserv. Internat.* 3:319-349.
- Williams B.K., S. Mahabir, J. Schlagel, y D.E. Capen 1997 Patterns in wildlife-vegetation association matrices. *J. Environ. Manage* 51: 1-13
- Wilson, E.O. 1988. The current state of biological diversity. En: *Biodiversity*. Wilson, E.O.(ED.), pp13-18. National Academic Press. EUA, Washington.
- Woodley, J.D., E.A. Chornesky, P.A. Clifford, J.B.C. Jackson, L.S. Kaufman, N. Knowlton, J.C. Lang, M.P. Pearson, J.W. Porter, M.C. Rooney, K.W. Rylaarsdam, V.J. Tunnicliffe, C.M. Wahle, J.L. Wulff, A.S.G. Curtis, M.D. Dullmeyer, B.P. Jupp, M.A.R. Koehl, J. Neigel y E.M. Sides. 1981. Hurricane Allen's impact on Jamaican coral reefs. *Science* 214: 749-755.
- Zar J. 1996. *Biostatistical analisis*. Tercera ed. Prentice Hill. E.U.A

14. Capítulo III Atributos Funcionales del ensamble de anfibios en Chamela, Jalisco

14.1 Resumen

Existen especies funcionalmente más semejantes que otras, sin importar su linaje evolutivo y su distribución. Estas especies similares constituyen lo que se denomina un grupo funcional. En este ensamble de anfibios existen especies de hábitos arbóreos, de hábitos terrestres y acuáticos (especies asociadas a cuerpos de agua). En cuanto al tamaño del cuerpo hay especies grandes (>60 mm svl), medianas (± 40 y 60 mm) y pequeñas (< 40 mm svl). En cuanto a hábitos reproductivos hay especies que depositan sus huevos en cuerpos de agua y presentan una larva acuática que nada libremente (Tipo 1), especies que depositan los huevos en la vegetación que rodea los cuerpos de agua, de larva acuática y vida libremente (Tipo 2), especies que depositan sus huevos en nidos de espuma en o cerca de los cuerpos de agua con la larva acuática (Tipo 3) y especies que depositan sus huevos sobre el suelo, con desarrollo directo y sin fase larvaria acuática (Tipo 4). El tipo de reproducción 1 tendió a disminuir en todos los estadios excepto en el 8-10, el tipo de reproducción 4 se presentó después del huracán en el estadio 0-0 mientras que desapareció en BM. Las especies de anfibios del grupo funcional acuáticas y las terrestres tendieron a aumentar tras el paso del huracán en el estadio 0-0, las especies del grupo funcional arborícolas tendieron a disminuir. En cuanto al grupo funcional de talla grande y pequeña tendieron a disminuir tras el huracán. Mientras que el grupo funcional de talla mediana tendió a aumentar. El tipo de reproducción 1, de hábitos arborícolas y de talla grande tendió a presentar una mayor disminución en las diferentes categorías sucesionales, que el resto de los atributos funcionales. Para el BM las abundancias de las especies de todos los grupos funcionales, excepto las especies arborícolas tendieron a disminuir tras el paso del huracán. Palabras claves: Atributos funcionales, Huracán, Anfibios, perturbación.

14.2 INTRODUCCIÓN

En la literatura actual sobre ecología se registra en un incremento marcado de estudios enfocados a comprender cuales son los componentes principales de la biodiversidad, incluyendo en estos a la diversidad funcional como un enfoque que ayuda a explicar y predecir la función de los organismos en los ecosistemas (Petchey y Gaston 1996) e identificar los procesos en los que intervienen. En la actualidad, diversos autores consideran que la función del ecosistema no depende del número de especies, sino de los rasgos funcionales de las especies presentes (composición) (Mason et al. 2003). Esta función se ha medido indirectamente con el uso de rasgos simples que son indicativos de las características funcionales, resultando generalmente en la utilización de un juego (set) de rasgos, ya que los tipos y rango de esos rasgos son los que determinan el papel que pueda jugar en determinada función un individuo dentro de los procesos que se dan en un ecosistema (Chapin et al. 2000, Díaz y Cabido 2001).

Más allá de la vida como propiedad común, los millones de especies de bacterias, protozoos, hongos, líquenes, algas, musgos, plantas vasculares y animales difieren en algún grado en cómo obtienen y usan energía y recursos durante el desarrollo de sus funciones vitales y por ende en el papel que tienen en los ecosistemas. Sin embargo, dentro de esta variación, existen especies que son funcionalmente más semejantes que otras, sin importar su linaje evolutivo y su distribución biogeográfica (Reich et al. 1997, Duckworth et al. 2000). Estas especies similares constituyen lo que se denomina un grupo funcional, es decir, un conjunto de especies que poseen atributos (morfológicos, fisiológicos, conductuales o de historia de vida) que son semejantes y que desempeñan papeles ecológicos equivalentes (Chapin III et al. 2002). Los grupos funcionales pueden identificarse por sus efectos sobre las propiedades de las comunidades bióticas y de los ecosistemas así como por sus respuestas a cambios en el ambiente, provocados, por ejemplo, por disturbios (desastres) naturales o de origen humano (Smith et al. 1997, Duckworth et al. 2000, Hooper et al. 2002, Lavorel y Garnier 2002). La diversidad funcional es definida por Petchey et ál. (2004) como los componentes de la biodiversidad que influyen en cómo un ecosistema opera o funciona. Incluye dos componentes: a) la riqueza funcional, a menudo medida como el conjunto de especies que comparten rasgos biológicos y juegan un papel similar en los procesos de los ecosistemas; y b) la

composición funcional, expresada comúnmente como la presencia o ausencia de la especies que componen los grupos funcionales (Díaz y Cabido 2001).

Esta diversidad funcional como un sub-conjunto de la diversidad biológica, se mide por los valores y rangos de los rasgos, por rasgo se entiende cualquier característica morfológica, fisiológica o fenológica mensurable a nivel individual para todo organismo, sin referencia ambiental o cualquier otro nivel de organización (Violle et ál. 2007). En muchos casos, rasgos importantes en una determinada función del ecosistema puede ser compartida entre múltiples especies (Naeem y Wright 2003). Dado esta redundancia de distribución de rasgos, los esfuerzos han llevado a clasificar las especies con características similares en grupos funcionales. En un intento por medir la diversidad funcional, varios autores han propuesto índices de diversidad funcional, definidos como el número de diferentes grupos funcionales, también llamados grupos de diversidad funcional (Bengtsson 1998, Tilman 2001). Existen alrededor de 18 índices de diversidad funcional clasificados en multivariados y univariados (Casanoves et ál. 2008), muchos de ellos incluyen una clasificación a priori de los rasgos y número de grupos funcionales. Entre los más conocidos están el propuesto por Walker et al. (1999), FAD1- Atributo de diversidad funcional, que se define como el número de diferentes combinaciones de los rasgos que ocurren en la comunidad, que debe ser igual o menor que el número de especies; el FD- Diversidad funcional: distancias entre especies a lo largo de clasificaciones jerárquicas (Petchey y Gaston 2002); FDvar-Divergencia funcional: variación en los valores de los rasgos de las especies presentes en un sitio, ponderada por su abundancia (Mason et al. 2003); FGR- Riqueza de Grupos Funcionales y MPC-Media Ponderada de la Comunidad: se expresa como el valor agregado de un rasgo a nivel de la comunidad o suma de los valores de un rasgo de las especies en estudio, ponderada por la abundancia u otro parámetro de ponderación (Violle et ál. 2007). Lavorel y Garnier (2002) y Flynn et ál. (2009) afirman que los rasgos funcionales otorgan información de la función que las especies desempeñan en el ecosistema y su respuesta ante un determinado factor ambiental y los impactos ecológicos de su pérdida. El conocimiento de los grupos funcionales es crítico para las sociedades humanas ya que, por ejemplo, servicios de los ecosistemas como la provisión de agua dulce, la fertilidad de suelos agrícolas (por ejemplo, Mikola et al. 2002), la regulación del clima (Chapin III et al. 2002), el control de plagas y enfermedades, la producción de alimentos, la prevención de desastres naturales (como tormentas y

deslaves) y la regeneración de la vegetación (Voigt y Perner 2004), entre muchos otros, dependen de manera crítica de la actividad de diferentes grupos funcionales (Townsend 2007) y de la biodiversidad contenida en ellos (Balvanera et al. 2006).

El tema de grupos funcionales como área de conocimiento, en el contexto de la biodiversidad presente en México, se encuentra en una fase inicial. Una muestra de ello es que el número de artículos científicos, hasta finales del año 2007 en la base de datos del Institute for Scientific Information (isi, Thomson) sobre el tema de grupos funcionales en México, no es mayor de 20.

14.3 ANTECEDENTES

La necesidad de transferir los conocimientos adquiridos a partir de especies individuales a un enfoque más generalizado ha llevado al desarrollo de sistemas de categorización, donde similitudes especies en las estrategias de vida y los rasgos se clasifican en grupos ecológicos (EG) como grupos / clases funcionales o gremios. La principal ventaja de la aplicación de EG a través de enfoques de una sola especie en la comprensión de los cambios de biodiversidad a las alteraciones del medio ambiente es la generalización de los resultados. Por ejemplo, el desarrollo de estrategias de manejo para la conservación de la biodiversidad requiere una comprensión basada en proceso de múltiples especies, que es prácticamente imposible de implementar en un tiempo razonable y el marco coste utilizando solo métodos especies. En cambio, el uso de un enfoque EG, donde las especies han sido descritas por otro lado los atributos de las especies se incluyen la sensibilidad de múltiples especies en una decisión de gestión. Asimismo, la evaluación de la riqueza grupo funcional en lugar de limitarse a la medición de la riqueza de especies es favorable ya que los grupos funcionales están directamente relacionados con los rasgos en lugar de una clasificación taxonómica basada en la evolución, que no podrán referirse a la capacidad de los organismos de coordinación para proporcionar un servicio ambiental específico (Tilman et. al 1997).

Mientras gremios describen la similitud en el intercambio de recursos y la competencia sin tener en cuenta los procesos y funciones, grupos funcionales en ecología animal refieren hasta ahora a las especies que realizan una función igual o similar en los ecosistemas, funciones similares sin ninguna relación de competencia (Blondel 2003). En esta definición los grupos funcionales son vistos como grupos de efectos y se

complementan con los gremios comparables a los grupos de respuesta funcional en ecología vegetal, donde las plantas se agrupan en función de sus respuestas funcionales a las perturbaciones (por ejemplo, fuego y capacidad de rebrote) (por ejemplo Lavorel y Garnier 2002). Sin embargo, la similitud entre los gremios y los grupos de respuesta funcional se limita a los casos en que el uso de recursos determina la respuesta al ambiente (Blondel 2003).

Root (1967) introdujo los EG a la ecología de los animales y se define el término “gremio” como un grupo de especies que se aprovechan de la misma clase de los recursos ambientales de manera similar y que se solapan significativamente en sus requisitos de nichos. Unos años más tarde, el término “tipo funcional” fue ideado por Cummins (1974) para describir los grupos de invertebrados marinos que agotan la misma clase de recursos alimenticios. Gitay y Noble (1997) sugirieron el uso del término grupo funcional y relizaron unna clasificación no filogenética de organismos que responden de una manera similar a un conjunto de factores ambientales. Otros autores han aplicado el término para describir a las especies que no responden de una manera similar a las funciones del ecosistema, pero forman parte del ecosistema por ejemplo, influyendo en el ciclo de nutrientes, la productividad, la absorción de agua, o los niveles tróficos (Box 1996, Díaz y Cabido 1997, Blondel 2003, Díaz et al 2004, Dumay et al 2004).

En los casos sin una explotación de recursos, por ejemplo, con respecto a la respuesta a las perturbaciones ambientales, los grupos funcionales de respuesta podrían verse asignados de forma diferente. Por ejemplo, si la perturbación conduce a un aumento en la abundancia de los depredadores, las especies de los grupos funcionales deben reflejar la capacidad de luchar con las nuevas condiciones por ejemplo, modificación en la conducta para evitar la depredación o de un incremento en la tasa de crecimiento poblacional. Principalmente, son dos enfoques diferentes los que se aplican para la asignación de especies a los EGs, En primer lugar, el conocimiento experto en parámetros de las especies de la comunidad se utiliza para la definición de las categorías de agrupación. Sin embargo, este enfoque a priori puede dar lugar a conjuntos artificiales de especies sintópicas, que están a menudo relacionadas taxonómicamente, mientras que el tipo de relación no está muy clara (Jaksic 1981, Terborgh y Robinson 1986, Blondel 2003). En segundo lugar, los EG se identifican a posteriori mediante el uso de métodos estadísticos

cuantitativos, por ejemplo, estadísticas más cercanos vecinos, análisis de conglomerados, análisis de componentes principales, correlación canónica, y las técnicas de Monte Carlo (Hawkins y MacMahon 1989, Simberloff y Dayan 1991, Pilar 1999).

Son muy pocos los estudios realizados con atributos funcionales en nuestro país (Martínez-Ramos, 2008) y la mayor parte de los estudios que existen con atributos funcionales se han realizado en el extranjero. La gran mayoría de los estudios que existen sobre atributos funcionales, son con relación a las comunidades de plantas. No hay estudios sobre cómo responden los grupos funcionales de los anfibios a un disturbio natural.

Los huracanes son fenómenos naturales que ocurren en México con frecuencia en gran parte del océano pacífico, el Golfo de México y el Mar Caribe (Salazar, 2001), estos eventos naturales, abren nuevos espacios disponibles causados por la caída de árboles inundaciones y fuertes vientos, estos espacios pueden ser aprovechados por algunas especies con similares atributos funcionales que pueden verse beneficiados para colonizar o recolonizar áreas en las que no se encontraban presentes o habían sido desplazadas, los huracanes también eliminan algunos recursos en el ecosistema de tal manera que algunos otros grupos funcionales se ven desfavorecidos y desplazados disminuyendo su abundancia poblacional (Sousa 1984 y Sosa y Puig 1987).

Woolbright en 1991 reporta que tras el paso del huracán Hugo las especies terrestres se ven beneficiadas por la cantidad de refugios que proporciona la caída de árboles, arbustos y la hojarasca en el suelo tras el paso del huracán además de que también puede deberse a una baja importante en las poblaciones de los depredadores, Perez y colaboradores en 2012 tras el paso del huracán Iván en Cuba reporta la disminución de algunas especies arborícolas, sobre todo de las que habitaban cerca del litoral costero. Las especies acuáticas también tienden a aumentar su número poblacional debido a que se ven beneficiadas por las fuertes tormentas y la cantidad de agua que llega a formar pequeñas charcas y estanques temporales (Enge 2005 y Portilla et al 2005)

Es necesario y de vital importancia identificar grupos funcionales de especies y su rol en el hábitat, ya que estos pueden ser utilizados como indicadores, en programas de valoración, conservación y manejo ambiental en la mayoría de los trabajos (Silvestre 2003).

En la región de chamela Jalisco eh identificado cuatro grupos funcionales(Hábitos, talla, tipo de desarrollo y tipo de reproducción) en los que se congregan todas las especies, estos grupos se definieron según los criterios de Blondel (2003), los grupos funcionales más susceptibles a los daños causados por el huracán Jova son las especies que pertenecen a los hábitos arborícolas, ya que se ha comprobado que al impactar un huracán puede modificar la estructura vegetal derribando árboles y creando grandes espacios de claros naturales sin árboles por lo que este grupo funcional se ve altamente afectado (Wiley y Wunderle1993, Avila-Cabadilla et al., 2009, Pérez et al., 2012). Al igual que los organismos de talla pequeña ya que al crearse espacios abiertos quedan expuestos a mayor radiación solar y por lo tanto a una mayor desecación lo que puede conllevar a una disminución del grupo de organismos de talla pequeña (cita mayor tamaño menor pérdida de agua). En cuanto al tipo de desarrollo y tipo de reproducción las especies mayormente afectadas tras el paso del huracán son las de desarrollo directo y/o que ponen sus huevos directamente en suelos húmedos sin tener que pasar por un estadio larvario de vida libre, ya que se ha reportado que tras el paso de un huracán las especies que se ven mayormente afectadas son las especies de desarrollo directo y/o que ponen sus huevos en suelos húmedos (Woolbright 1991, Vilella y Fogarty 2005).

15. Metodología

Para ver localizacion del área de estudio y trabajo de campo ver capitulo II (Pagina 31-36) Ensamble de estudio.-- Diez y seis especies de anfibios se han registrado en la región de Chamela, Jalisco (Ramírez-Bautista, 1994,) y fueron las especies de vertebrados que se estudiaron. En este ensamble de anfibios existen especies de hábitos arbóreos (e.g. *Agalychnis dacnicolor*, *Smilisca fodiens*, *Smilisca baudini* *Diaglena spatulata*, *Exorodonta smaragdina*, *Tlalocohyla smithi*, *Dendropsophus sartori* y *Trachycephalus typhonius*), especies de hábitos terrestres (e.g. *Rhinella marina*, *Craugastor occidentalis*, *Eleuterodactylus nitidus*, *Incillius marmoreus*, *I. mazatlanensis*, *Leptodactylus malanonotus*, *Gastrophryne usta* e *Hypopachus variolosus*), y de hábitos acuáticos (especies asociadas estrechamente a cuerpos de agua, e.g. *Lithobates forreri*, *Leptodactylus melanonotus*) . En cuanto al tamaño del cuerpo hay especies grandes (>60 mm svl, eg. *A. dacnicolor*, *S. fodiens*, *S. baudini*, *D. spatulata*, *R. marina*, *I. marmoreus*, *I. mazatlanensis*, *L. forreri* y *T. typhonius*), medianas (entre 40 y 60 mm eg *L. malanonotus*) y especies

pequeñas (< 40 mm svl, ej., *E. smaragdina*, *E. nitidus*, *T. smithi*, *D. Sartori*, *G.usta* y *H. variolosus*). En cuanto a hábitos reproductivos hay especies que depositan sus huevos en cuerpos de agua y presentan una larva acuática que nada libremente (*S. fodiens*, *S. baudini*, *D. spatulata*, *R. marina*, *I. marmoreus*, *I. mazatlanensis*, *L. forreri*, *T. typhoni*, *E. smaragdina*, *T. smithi*, *D. Sartori*, *G.usta* y *H. variolosus*), especies que depositan los huevos en la vegetación que rodea los cuerpos de agua y la larva es acuática y nada libremente (*A. dacnicolor*), especies que depositan sus huevos en nidos de espuma en o cerca de los cuerpos de agua con la larva acuática (*L. malanonotus*) y especies que depositan sus huevos sobre el suelo, con desarrollo directo y sin fase larvaria acuática (*C. occidentalis* y *E. nitidus*).

15.1 Análisis de datos.- Para evaluar estadísticamente los cambios en la composición y abundancia de los atributos funcionales del ensamble de anfibios se realizaron ANCOVAS con el programa estadístico R 2.14.2. Para lo cual se creó una matriz de datos utilizando los valores de abundancia de especies, las ANCOVAS.

16. Resultados

El tipo de reproducción que domino en todos los estadios sucesionales y el bosque maduro fue el tipo de reproducción 1 (Depositán sus huevos en cuerpos de agua y presentan una larva acuática que nada libremente), seguido por el tipo de reproducción 2 (Depositán los huevos en la vegetación que rodea los cuerpos de agua y la larva es acuática y nada libremente) presente en todos los estadios sucesionales excepto en el bosque maduro. Después el tipo de reproducción 4 (Especies que depositán sus huevos sobre el suelo, con desarrollo directo y sin fase larvaria acuática), presente en los estadios 0-0, 8-10 y 15-17. Y por último es tipo de reproducción 3 (Depositán sus huevos en nidos de espuma en o cerca de los cuerpos de agua y con la larva acuática) (Tabla 4). El tipo de reproducción 1 fue menor tras el paso del huracán Jova, mientras que el tipo de reproducción 3 aumento tras el paso del huracán, la presencia de especies de los tipos de reproducción 2 y 4 fueron similar antes y después del huracán(Tabla 4). Los estadios sucesionales y el BM estuvieron dominados por las especies de hábitos arborícolas antes y después del paso del huracán Jova, aunque después del huracán se observa una disminución en este grupo funcional (Tabla 4). Las especies de talla pequeña y grande sufrieron una disminución en el bosque maduro. En el estadio 15-17 los organismos de talla pequeña aumentaron tras el paso del huracán, mientras que los organismos de talla grande disminuyeron. En el estadio sucesional 0-0 los organismos de talla mediana aumentaron, mientras que para este mismo estadio los organismos de talla grande y talla pequeña tendieron a disminuir. En el estadio 5-6 y 8-10 no se observó una diferencia notoria en cuanto a la presencia de especies de talla pequeña y grande tras el paso del huracán (Tabla 4).

Tabla 4. Atributos funcionales de las especies encontradas después del huracán.

Spp.	Habitos	Talla	Tipo de desarrollo	*Tipo de reproducción	E 0-0	E 5-6	E 8-10	E 15-17	BM
<i>Agalychnis dacnicolor</i>	arboricola	grande	indirecto	2	P/P	P/P	P/P	P/P	A/A
<i>Craugastor occidentalis</i>	terrestre	pequeña	directo	4	A/A	A/A	P/P	P/P	P/A
<i>Dendropsophus sartori</i>	arboricola	pequeña	indirecto	1	A/A	P/A	P/P	A/P	P/P
<i>Diaglena spatulata</i>	arboricola	grande	indirecto	1	P/P	P/P	P/P	P/P	P/P
<i>Eleuterodactylus nitidus</i>	terrestre	pequeña	directo	4	A/P†	A/A	A/P†	A/A	A/A
<i>Exerodonta smaragdina</i>	arboricola	pequeña	indirecto	1	A/A	A/A	A/A	A/A	A/P†
<i>Hypopachus ustus</i>	terrestre	pequeña	indirecto	1	P/P	P/A	A/P	P/P	A/A
<i>Hypopachus variolosus</i>	terrestre	pequeña	indirecto	1	P/P	A/P	P/A	A/P	P/A
<i>Incilius marmoreus</i>	terrestre	grande	indirecto	1	P/P	P/P	P/P	P/P	P/P
<i>Incilius mazatlanensis</i>	terrestre	grande	indirecto	1	P/P	A/A	A/A	A/A	A/A
<i>Leptodactylus melanonotus</i>	acuatico	mediana	indirecto	3	P/P	A/A	A/A	A/A	A/A
<i>Lithobates forreri</i>	acuatico	grande	indirecto	1	A/P†	A/A	A/A	A/A	A/A
<i>Rhinella marina</i>	terrestre	grande	indirecto	1	P/P	P/A	P/P	P/P	A/A
<i>Smilisca baudinii</i>	arboricola	grande	indirecto	1	P/P	P/P	P/P	P/P	P/A
<i>Smilisca fodiens</i>	arboricola	grande	indirecto	1	P/P	P/P	P/P	P/P	A/A
<i>Tlalocohyla smithii</i>	arboricola	pequeña	indirecto	1	A/P	A/A	A/A	A/P	P/P
<i>Trachycephalus typhonius</i>	arboricola	grande	indirecto	1	P/P	A/P	P/P	P/P	A/A

*Tipos de reproducción

1. Depositán sus huevos en cuerpos de agua y presentan una larva acuática que nada libremente; 2. Deposita los huevos en la vegetación que rodea los cuerpos de agua y la larva es acuática y nada libremente; 3. Depositán sus huevos en nidos de espuma en o cerca de los cuerpos de agua y con la larva acuática; 4. Especies que depositan sus huevos sobre el suelo, con desarrollo directo y sin fase larvaria acuática.

†Especie reportada únicamente tras el paso del huracán Jova.

Al realizar las ancovas vemos que no hubo diferencia significativa en cuanto a los distintos tipos de atributos funcionales (talla, tipo de reproducción y hábitos) antes y después del huracán, (Fig. 5a, 5b y Fig. 5c).

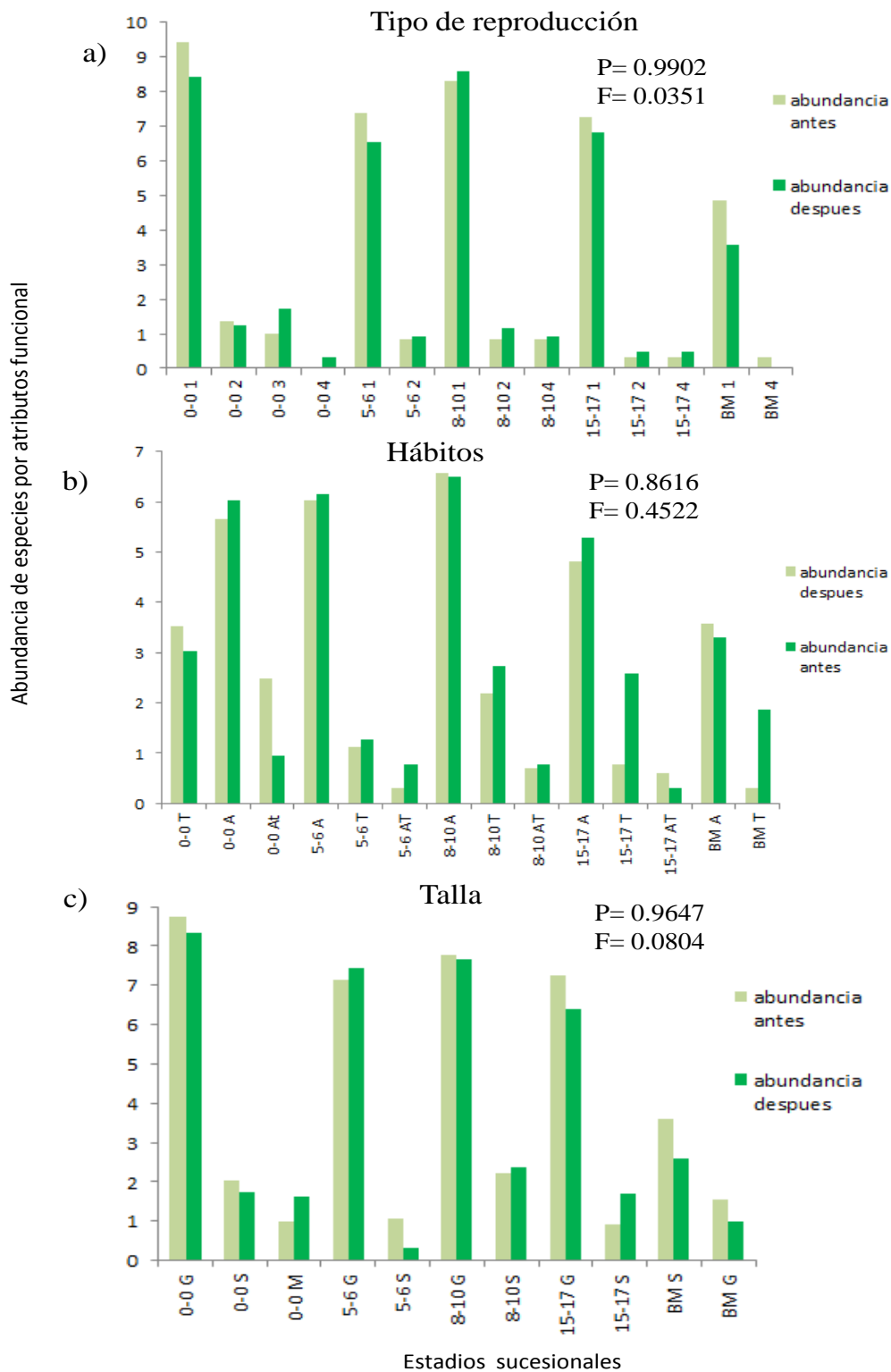


Figura 5. Abundancia de anfibios por los diferentes atributos funcionales, en los distintos estadios sucesionales en la región de Chamela, Jalisco, México. 0-0= cero años de edad de abandono, 5-6= estadio sucesional de cinco a seis años de edad de abandono, 8-10= estadio sucesional de ocho a diez de edad de abandono, 15-17= estadio sucesional de quince a diecisiete años de edad de abandono y BM= bosque maduro. Figura 5b. A= Arborícolas, T= Terrestre, AT= Acuaticas. Figura 5c. G= Grande, M= Mediana, S= Pequeña.

17. Discusión

E. nitidus fue una de las especies que se registró solamente tras el paso del huracán en los estadios 0-0 y 8-10, esta especie es el ejemplo de como algunas especies pueden colonizar algunas áreas tras el paso de un huracán, ya que se ha reportado que algunas especies de *Eleuterodactylus* suelen aumentar su número poblacional después de un huracán, debido a la cantidad de árboles y arbustos derribados, ramas, desperdicios y hojas que sirven como refugio, además de la posible merma de depredadores y que las especies que aumentan su número poblacional también tienen una mayor tolerancia a cambios en la humedad y en la temperatura del suelo (Woolbright 1991). Esto también podría explicar la desaparición de *C. occidentalis* del BM post-huracán ya que esta especie es sensible a las modificaciones del hábitat y a los cambios de temperatura y humedad en el suelo (Suazo-Ortuño et al. 2008).

Las especies *Exerodonta smaragdina* y *Lithobates forreri* fueron especies que solo estuvieron presentes tras el paso del huracán Jova; *E. smaragdina* en el bosque maduro y *L. forreri* en el estadio 0-0, mientras que *Tlalocohyla smithii* en el estudio de Paz (2012) solo se había reportado en el bosque maduro y en el estudio después del paso del huracán se reporta además del bosque maduro en los estadios 0-0 y 15-17. Probablemente se trata de especies oportunistas que aprovecharon los espacios que se generan tras un fenómeno natural, aprovechando los recursos y los refugios que se forman por la caída de árboles y hojarasca al suelo.

Aunque no existió una diferencia significativa en cuanto a la abundancia de especies por atributo funcional, podemos observar que las especies afines al grupo funcional de hábitos acuáticos aumentaron tras el paso del huracán en el estadio 0-0, mientras que para algunos estadios (5-6,8-10 y 15-17) las especies terrestres tendieron también a aumentar, contrario a lo que paso con las especies arborícolas en la mayoría de los estadios, en donde tendieron a disminuir. Esto coincide con lo reportado por (Woolbright 1991) quien reporta que tras el paso de un huracán las especies más afectadas son las arborícolas debido a la caída y descopamiento de los árboles y las que mayor aumento tienen en sus poblaciones son las terrestres debido a que la caída de árboles ramas y hojarasca proporciona una mayor cantidad de refugios y recursos que pueden ser aprovechados por los anfibios y algunas presas como los insectos tal y como lo reporta Wiley y Wunderle (1993) quienes mencionan que tras el paso de un huracán la cantidad de insectos aumenta. Esto también se

puede explicar con lo reportado por ((Greenberg 2001) huracán Rita) quien menciona que algunas especies de herpetofauna se ven beneficiadas tras el paso de un huracán, mientras que otras sufren una baja poblacional.

En cuanto al atributo funcional de tipo de reproducción aunque no hubo una diferencia estadística el tipo de reproducción 4(especies que ponen sus huevos sobre el suelo o hojarasca, teniendo un desarrollo directo, sin pasar por una larva de vida libre) tendieron a aumentar tras el paso del huracán ya que en el presente estudio está presente en el estadio 0-0 y tendió a aumentar en el estadio 8-10 y 15-17, sin embargo desapareció el tipo de reproducción 4 del bosque maduro, lo que coincide con lo reportado por Woolbright (1991) quien reporta que algunas especies de desarrollo tipo cuatro tienden a aumentar sus poblaciones casi el doble, los tipos de reproducción tipo 1(estas especies depositan sus huevos directamente sobre cuerpos de agua, teniendo una larva de vida acuática de desarrollo indirecto) tendieron a disminuir en todos los estadios excepto en el estadio 8-10 que presenta un pequeño aumento. Las disminuciones en este tipo de reproducción se pueden deber a que al crearse espacios abiertos por la caída de árboles ocasiona una pérdida de humedad en el suelo y pueden desecarse algunos cuerpos de agua pequeños que las especies de este atributo funcional usan como sitio de ovoposición (Sánchez-Sánchez y Islebe 1999, Lugo 2008). El tipo de reproducción que se vio favorecido tras el paso del huracán fue el 2 (las especies depositan sus huevos en nidos de espuma cerca de cuerpos de agua, teniendo una larva de vida acuática con un desarrollo indirecto), esto se puede deber que los disturbios liberan recursos, tanto alimenticios como sitios de reproducción que pueden ser utilizados por especies de un mismo grupo funcional (Sousa, 1984).

Las especies de talla pequeña y grande sufrieron una disminución notoria en el bosque maduro, esto se puede deber principalmente a que el bosque maduro es más susceptible a los daños causados por el huracán y al ocasionar cambios estructurales del hábitat también se modifican los componentes críticos de la biología de las especies, tales como la disponibilidad de recursos, como alimento, sitios de ovoposición, o refugio contra depredadores (Conroy 1999), y por lo tanto esto puede afectar de manera negativa a las poblaciones de anfibios presentes en el bosque maduro. En el estadio 15-17 los organismos de tallas pequeñas tendieron a aumentar tras el paso del huracán, mientras que los organismos de talla grande tendieron a disminuir. En el estadio sucesional 0-0 los

organismos de talla mediana también tendieron a aumentar mientras que para este mismo estadio los organismos de talla grande y talla pequeña tendieron a disminuir, esto podría deberse a que mientras que algunos organismos tienden a disminuir después del paso de un desastre natural, algunas otras tienden a aprovechar los recursos que son liberados(Sousa, 1984, Woolbright 1991), esto es una de las principales características de los grupos funcionales, ya que las especies que comparten un mismo atributo funcional también tienden a responder de manera similar a cambios en el ambiente, provocados, por ejemplo, por disturbios naturales o antropogénicos (Smith et al. 1997, Duckworth et al. 2000, Hooper et al. 2002, Lavorel y Garnier 2002).

18. Literatura citada

- Balvanera, P., A.B. Pfisterer, N. Buchmann, J. He, T. Nakashizuka et al. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecological Letters* 9: 1146-1156.
- Bengtsson J. 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology* 10:191-199.
- Blondel J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100:223–231
- Box EO. 1996. Plant functional types and climate at the global scale. *J Veg Sci* 7:309–320
- Casanoves, F; Di Rienzo, JA; Pla, L. 2008. User Manual f-Diversity: Statistical software for the analysis of functional diversity. First Edition, Argentina. p.43
- Chapin III, F.S., P.A. Matson y H. Mooney. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer-Verlag, Nueva York.
- Chapin, FS; Bret-Harte, MS; Hobbie, S; Zhong, H. 1996. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science* 7:347-358.
- Cummins KW. 1974 Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience* 24:631–641
- Diaz S y Cabido M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *J Veg Sci* 8:463–474
- Diaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Marti G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y, Band SR, Basconcelo S, Castro-Diez P, Funes G, Hamzehee B, Khoshnevi M, Perez-Harguindeguy N, Perez-Rontome MC, Shirvany FA, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, Torres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martinez M, Romo-Diez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak MR. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *J Veg Sci* 15:295–304
- Díaz, S y Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16(11): 646-655.

- Duckworth, J.C., M. Kent y P.M. Ramsay. 2000. Plant functional types: An alternative to taxonomic plant community description in biogeography? *Progress in Physical Geography* 24 : 515-542.
- Dumay O, Tari PS, Tomasini JA, Mouillot D. 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *J Fish Biol* 64:970–983
- Flynn, FB; Gogol-Prokurat, M; Nogeire, T; Molinari, N; Richers, BT; Lin, BB; Simpson, N; Mayfield, MM; DeClerck, F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12: 22-33.
- Gitay H y Noble IR. 1997. What are functional types and how should we seek them? In: Smith TM, Shugart HH, Woodward FI (eds) *Plant functional types- their relevance to ecosystem properties and global change*. University Press, Cambridge
- Hawkins CP y MacMahon JA. 1989. Guilds: the multiple meanings of a concept. *Annu Rev Entomol* 34:423–451
- Jaksic FM. 1981. Abuse and misuse of the term guild in ecological-studies. *Oikos* 37:397-400
- Lavorel, S y Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.
- Mason, N y MacGillivray, K; Steel, JB; Wilson, J. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14:571-578.
- Mikola, J., R.D. Bardgett y K. Hedlund. 2002. Biodiversity, ecosystem function and soil decomposer food webs, en M. Loreau, S. Naeem y P. Inchausti (eds.), *Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford, pp. 195-208.
- Naeem, S; Wright, JP. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6: 567-79.
- Petchey, L., y K.J. Gaston. 2006. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecological Letters* 9:741-758.
- Petchey, OL; Gaston, KJ. 2002. Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of Real. Society*. 269: 1721-1727.

- Petchey, OL; Hector, A; Gaston, KJ. 2004. How do different measures of functional diversity perform?. *Ecology* 85(3):847-857.
- Pillar VD. 1999. On the identification of optimal plant functional types. *J Veg Sci* 10:631-640
- Reich, P.B., M.B. Walters y D.S. Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academic of Sciences* 94: 13730-13734.
- Root RB. 1967. Niche exploitation pattern of blue-gray gnatcatcher. *Ecol Monogr* 37:317-334
- Salazar, S. 2001. Huracanes y biodiversidad costera tropical. *Revista de Biología Tropical*. 50 (2):415-428.
- Silvestre R, C.R.F. Brandao, Rosa da Silva R. 2003. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado. *Introducción a las Hormigas de la región Neotropical*, Capítulo 7.
- Simberloff D, Dayan T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annu Rev Ecol Syst* 22:115-143
- Sosa V.J., Puig H., 1987. Regeneración del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña. CAPITULO VI. El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. Instituto de Ecología. México. 186 pp.
- Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:353-391
- Terborgh J, Robinson S. 1986. Guilds and their utility in ecology. In: Kikkawa J, Anderson DJ (eds) *Community ecology: pattern and process*, 1st edn. Blackwell Scientific Publications, Palo Alto
- Tilman, D. 2001. Diversity functional. *Encyclopedia of biodiversity* 3: 109-120.
- Tilman, D; Knops, J; Wedin, D; Reich, P; Ritchie, M; Siemann, E.1997. The Influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277:1300-1302.
- Townsend, C.R. 2007. *Ecological applications: Towards a sustainable world*. Blackwell Publishing, Londres.
- Violle, C; Navas, ML; Vile, D; Kazakou, E; Fortunel, C; Hummel, I; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos* 116: 882-892.

- Voigt, W., y J. Perner. 2004. Functional group interaction paterns across trophic levels in a regenerating and a seminatural grassland, en V.M. Temperton, R.J. Hobbs, T. Nuttle y S. Halle (eds.), *Assembly rules and restoration ecology*. Island Press, Washington, D.C., pp. 156-188.
- Walker, BH; Kinzing, A; Langridge, J. 1999. Plant Attribute Diversity, Resiliencie, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems* 2: 95-113.

20. Discusión general

Considerando el número de especies registradas en la región de La Chamela Jalisco (Ramírez-Bautista 1994), el nivel de representación de la muestra (porcentaje de especies incluidas en el muestreo respecto al total registrado en la región) logrado en el presente trabajo (89%) fue semejante al alcanzado por otros estudios que emplearon un esfuerzo de muestreo similar (60% para anfibios, 672 horas/persona; Urbina-Cardona et al. 2006) o inclusive mayor (78% anfibios, 2169 horas/persona; Salvatore 2006). Es probable que las especies no registradas fueran aquellas con abundancias muy bajas o especies raras.

Comparando los valores de riqueza antes y después del huracán se encontró una diferencia significativa a nivel de paisaje y en los estadios 0-0, 15-17 y bosque maduro, ya que la riqueza tendió aumentar tras el paso del huracán a nivel paisaje y en los estadios 0-0, 8-10 y 15-17, mientras que para el bosque maduro la riqueza fue menor tras el paso del huracán, esto se puede deber a que en el bosque maduro el número de estratos es mayor que en el resto de los estadios sucesionales y en general tiene una estructura vegetal más compleja que en el resto de los estadios sucesionales este conjunto de características lo hace más susceptible a las tormentas y vientos causados por el huracán ocasionando la caída de árboles lo cual causa un aumento en la temperatura y una disminución en la humedad del suelo afectando así algunas especies de anfibios (Tanner et al. 1991, Woolbright 1991, Everham y Brokaw 1996). A nivel de paisaje, la diversidad de especies de anfibios fue significativamente mayor tras el paso del huracán, mientras que a nivel de estadios sucesionales, los estadios 5-6 y 8-10 mostraron una diversidad significativamente mayor (42% en el 5-6; 34% en el 8-10) tras el paso del huracán. Esto puede ser el resultado de que los estadios 5-6 y 8-10 se ven menos afectados tras el paso de un huracán ya que son menos susceptibles a los daños causados por el huracán (presentan una estructura vegetal menos propensa a la destrucción por vientos huracanos, es decir árboles de poca altura) y por lo tanto al modificar menos los patrones estructurales del hábitat también se ve poco modificado el ensamble de anfibios (Urbina-Cardona et al., 2006). La diversidad en los estadios sucesionales 0-0 y 15-17 fue similar antes y después del huracán, y en el bosque maduro la diversidad disminuyó 16%. Los bosques maduros son más propensos a sufrir defoliación y daño estructural en los árboles por efecto de vientos huracanos, incluyendo desenraizamiento y pérdida de copas debido a que tienen árboles notoriamente de mayor

tallas que el resto de los estadios sucesionales (Tanner et al. 1991, Everham y Brokaw 1996).

La llamada teoría neutral de la biodiversidad y biogeografía propuesta por Hubbell (2001) propone que la forma de las curvas de rango-abundancia están determinadas por las tasas de mortalidad, reclutamiento y de inmigración de las especies. La teoría es neutral en el sentido de que estas tasas dependen únicamente de las abundancias relativas de las especies y no de propiedades biológicas/ecológicas intrínsecas a cada especie. Bajo este escenario, se espera que la abundancia de las especies deriven al azar y, en ausencia de inmigración, con el tiempo quede una especie en la comunidad. Cuando la inmigración es elevada, la curva de rango-abundancia tiende a ser log-normal con una equitatividad alta entre las abundancias relativas de las especies. La forma de la curva tiende a una de tipo geométrica a medida que la tasa de inmigración se reduce. De acuerdo con esta teoría, la curva de tipo geométrica encontrada en todas categorías sucesionales sugiere que las especies tienen una baja tasa de inmigración, es decir, una pobre capacidad de movimiento entre sitios. . Esta teoría proporciona una manera efectiva de visualizar la tasa de migración en los diferentes estadios sucesionales antes y después del paso del huracán. Las curvas de rango abundancia antes y después del huracán tienden a ser de forma geométrica (exponencial), esto nos estaría indicando de acuerdo con la teoría neutral de la biodiversidad y biogeografía propuesta por Hubbell en 2001 que la tasa de migración es baja, esta podría ser una de las razones por las cuales la composición de especies de anfibios no vario tras el paso del huracán en los diferentes estadios sucesionales, ya que en general la composición y las especies más y menos abundantes en después del paso del huracán coinciden con las especies reportadas para los mismos estadios sucesionales antes del paso del huracán. En general, las abundancias de anfibios en todas las categorías sucesionales tendió a ser menor después del paso del huracán en comparación con las abundancias reportadas por Paz (2012). Esto podría deberse a que los anfibios tienen una baja capacidad de desplazamiento, por lo que después del paso de un huracán las poblaciones tienden a disminuir a causa de la modificación del hábitat. Esto coincide con varios trabajos (Woolbright 1991, Vilella y Fogarty 2005, Pérez 2012) que reportan que tras el paso de un huracán las abundancias de anfibios y reptiles tienden a ser menores que las abundancias pre-huracán (Woolbright 1991, Vilella y Fogarty 2005, Perez 2012).

Tanto en riqueza como en diversidad de especies, los ensamblajes de anfibios y reptiles encontrados en los bosques secundarios fueron significativamente mayores que aquellos registrados en el bosque maduro, aunque esto difiere de la mayoría de los estudios que se han realizado acerca de cómo responden las comunidades de herpetofauna a los paisajes fragmentados, ya que varios estudios concuerdan que la diversidad y riqueza es mayor en los bosques maduros que en los bosques secundarios en diferentes etapas sucesionales, (Pawar et al. 2004, Gardener et al. 2006, Luja et al. 2008). Sin embargo varios autores también coinciden que aunque el BM es un reservorio importante de biodiversidad, los bosques secundarios son de suma importancia como refugio de biodiversidad, sitios de reproducción y alimentación (Luja et al. 2008, Calderón-Mandujano 2008, Hernández 2009).

En general, aunque la abundancia se ve afectada en todos los estadios sucesionales ya que tendió a disminuir, la mayoría de los estadios sucesionales tendió a presentar una mayor riqueza que la que se había reportado en el estudio pre huracán de Paz en 2012. Estos resultados sugieren que aunque el huracán ocasionó una disminución en abundancias también proporciona nuevos espacios para que algunas especies colonicen nuevos espacios en las que no estaban presentes. Esto coincide con lo reportado por Woolbright (1991), quien reporta que algunas especies de anfibios disminuyen drásticamente, aunque después de este tipo de fenómenos algunas de las poblaciones que se ven afectadas tienden a ir aumentando gradualmente hasta su total recuperación (Woolbright 1991). Algunos estudios reportan la marcada importancia de los bosques maduros en el mantenimiento de la diversidad de herpetofauna al encontrar que la abundancia y diversidad fueron significativamente menor en los bosques secundarios (Pawar et al. 2004, Gardener et al. 2006, Luja et al. 2008, Calderón-Mandujano 2008). También existen estudios que mencionan que los bosques secundarios en diferentes categorías sucesionales son de suma importancia en la conservación de anfibios y reptiles en regiones tropicales ya que se ha reportado que tras la modificación de los bosques tropicales los ensamblajes de anfibios y reptiles no se ven modificados o se ven favorecidos (e.g. Vonesh 2001, Fredericksen y Fredericksen 2002, Germano et al. 2003, Fredericksen y Fredericksen 2004, Vallan et al. 2004,), esto también concuerda con el estudio realizado por Paz (2012), quien encontró que a pesar de no haber diferencia significativa en los valores de diversidad, riqueza y abundancia, los bosques en diferentes estadios sucesionales tenían valores más altos en

diversidad riqueza y abundancia que el bosque maduro. Esto coincide con lo encontrado en el estudio después del huracán Jova ya que los bosque secundarios en diferentes categorías sucesionales también fueron más ricos, diversos y abundantes en especies de anfibios que los bosques maduros.

A pesar de que no existió una diferencia significativa en las ancovas de los diferentes atributos funcional, la abundancia del grupo funcional de las especies acuáticas tendieron a aumentaron al igual que para algunos estadios (5-6,8-10 y 15-17) las especies terrestres tendieron también a aumentar, mientras que para las especies arborícolas el huracán parece a ver disminuido sus poblaciones en la mayoría de los estadios sucesionales. Este patrón coincide con lo reportado por Woolbright (1991), ya que tras el paso del huracán Hugo en Puerto rico se reporta el aumento de algunas especies terrestres mientras que también se menciona que las especies con hábitos relacionadas con una mayor cobertura de dosel y a árboles grandes tienden a disminuir sus poblaciones por la pérdida de hábitats apropiados. En cuanto al aumento en el tipo de reproducción 4 (especies que ponen sus huevos sobre el suelo o hojarasca, teniendo un desarrollo directo, sin pasar por una larva de vida libre) lo que coincide con lo reportado por Woolbright (1991) quien reporta que algunas especies de desarrollo tipo cuatro tienden a aumentar sus poblaciones casi el doble debido a que la caída de árboles, arbustos y a la cantidad de hojarasca que es depositada en el suelo, estos restos de materia orgánica desempeñan un papel importante como sitios de ovoposición y refugio contra los depredadores por tanto si aumenta el número de refugios y sitios de ovoposición también es de esperarse que aumenten las población de anfibios que explotan este recurso. los tipos de reproducción tipo 1 (estas especies depositan sus huevos directamente sobre cuerpos de agua, teniendo una larva de vida acuática de desarrollo indirecto) tendieron a disminuir en todos los estadios excepto en el estadio 8-10, las disminuciones en este tipo de reproducción se pueden deber a que al crearse espacios abiertos por la caída de árboles ocasiona una pérdida de humedad en el suelo y pueden desecarse algunos cuerpos de agua pequeños que las especies de este atributo funcional usan como sitio de ovoposición (Sánchez-Sánchez y Islebe 1999, Lugo 2008).

En cuanto a las tallas hubo una baja notoria en el bosque maduro tanto de organismos de talla pequeña como los organismos de talla grande, un posible causa de esta baja en las abundancias es que en el bosque maduro es más susceptible a los daños

causados por el huracán y al ocasiona cambios estructurales del hábitat también se ve modificado los componentes críticos de la biología de las especies, tales como la disponibilidad de recursos como alimento, sitios de ovoposición, o refugio contra depredadores (Conroy 1999). Mientras que para el resto de los estadios sucesionales al no ser afectados de igual forma en la estructura vegetal del bosque algunos organismos tanto de tallas pequeñas como grandes tendieron a aumentar, en el estadio 15-17 los organismos de tallas pequeñas tendieron a aumentar tras el paso del huracán, mientras que los organismos de talla grande tendieron a disminuir, En el estadio sucesional 0-0 los organismos de talla mediana también tendieron a aumentar mientras que para este mismo estadio los organismos de talla grande y talla pequeña tendieron a disminuir, el aumento de una un grupo funcional y la disminución de otro en un mismo estadio sucesional, nos estaría indicando que mientras un grupo funcional tiende a aprovechar los recursos liberados por el huracán (Sousa, 1984), aumentando su abundancia, algunos otros disminuyen sus poblaciones por las condiciones ambientales que subsiguen a este tipo de eventos naturales.

20. Conclusiones

En el presente estudio después del huracán Jova se registraron 17 especies de las 19 especies registradas para la región de Chamela Jalisco.

Al comparar el presente estudio con el realizado por Paz en (2012) el presente estudio aumento el número de especies de anfibios registradas a 17 en las parcelas de MABOTRO, tres más que las reportadas por Paz (2012).

De acuerdo con los estimadores de riqueza no paramétricos las especies de anfibios registradas en el presente estudio alcanzó una representatividad entre el 95-100% antes del huracán y entre 90 y el 98% después del huracán. La representatividad del muestreo varió por estadio sucesional entre 55% y 100% antes del huracán y después del huracán entre 50 y 100%.

Las especies *Diaglena spatulata* y *Incilius marmoratus*, se registraron en todos los estadios antes y después del huracán, por lo que se les puede considerar como especies generalistas, con alta capacidad adaptativa.

Diaglena spatulata fue la especie más abundante antes y después del paso del huracán Jova.

Las abundancias de anfibios se redujeron entre 22% en los estadios sucesionales, hasta un 50% en el bosque maduro tras el paso del huracán Jova.

La riqueza de especies de anfibios aumento a nivel paisaje y en los estadios 0-0, 8-10 y 15-17, mientras que para los estadios 5-6 y el bosque maduro la riqueza de especies de anfibios fue menor después del huracán Jova.

La diversidad de anfibios aumento a nivel paisaje y en los estadios 8-10 y 15-17 aumento, mientras que disminuyo en los estadios 0-0, 5-6 y bosque maduro.

Leptodactylus malanonotus antes del huracán fue una especie poco abundante con 9 individuos mientras que tras el paso del huracán fue una especie abundante aumentando a 53 individuos.

Los sitios 0-0 fueron muy similares entre sí, al igual que los bosques maduros que también presentaron una composición y riqueza muy similar tanto antes como después del huracán, mientras que los estadios de edades intermedias y avanzadas tendieron tener una mayor similitud entre ellos que con los bosques maduros y los estadios 0-0.

En general los sitios que mayor cambio tuvieron después del paso del huracán fueron los bosques maduros, mientras que los sitios del estadio 8-10 fueron los que presentaron un menor cambio en cuanto a la composición y abundancia de especies de anfibios.

No hubo diferencia significativa en ninguno de los atributos funcionales (tipo de reproducción, talla, y hábitos) antes y después de huracán.

Con el aumento en la deforestación y cambio de uso de suelo, los bosques tropicales secos en diferentes estadios sucesionales, son un componente muy importante como refugio de anfibios en las regiones tropicales.

Es evidente que los bosques secundarios son cada vez más un componente importante de los paisajes tropicales por lo que es vital el conocimiento sobre la respuesta de los anfibios a la perturbación natural y antropogénica del hábitat.

La abundancia de las especies *Smilisca baudini*, *Diaglena spatulata* y *Incilius marmoratus* disminuyó notoriamente tras el paso del huracán.

La suma de ambos disturbios puede poner en riesgo las poblaciones de las especies de anfibios de manera diferencial.

21. Literatura Citada

- Blaustein, A. R. y D. B. Wake. 1995. Declive en las poblaciones de anfibios. *Investigación y Ciencia*. Junio, 1995. p. 8-13.
- Boucher, DH, J.H. Vandermeer, M.A. Mallona, N. Zamora y I. Perfecto, 1994. Resistance and resilience in directly regenerating rainforest: Nicaraguan trees of the Vochysiaceae after Hurricane Joan. *Forest Ecology and Management* 68: 127 – 136.
- Calderón-Mandujano R, Galindo-Leal C. y Cedeño-Vázquez R. 2008. Utilización de hábitat por reptiles en estados sucesionales de selvas tropicales de Campeche, México. *Acta Zoologica Mexicana*. 24(1). 95-114.
- Cochrane MA, A. Alencar, M.D. Schulze, C.M. Souza, DC Nepstad, P Lefebvre, E.A. Davidson. 1999. Positive feedbacks in the dynamic of closed canopy tropical forests. *Science*, 284: 1834-1836.
- Collins, J. y A. Storfer. 2003. Global amphibian declines: Sorting the hypotheses. *Diversity Distribution* 9: 89–98.
- Conroy, S. 1999. Lizard assemblage response to a forest ecotone in Northeastern Australia: a synecological approach. *Journal of Herpetology* 33: 409–419.
- Crome, F.H.J., MR Thomas, L.A. Moore. 1996. A novel Bayesian approach to assessing impacts of rain forest logging. *Ecological Applications*, 6: 1104-1123.
- Curtis, H., N.S Barnes, A. Schnek y A. Massarini. 2008. *Biología Séptima Edición*. Médica Panamericana, S.A. Buenos Aires, Argentina. pp. 1089
- Donnelly, M. 1998. Potential effects of climate change on two neotropical amphibian assemblages. *Climatic Change*
- Dunn, R.R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology* 18: 302–309.
- Fredericksen, N. J., y T. S. Fredericksen. 2002. Terrestrial wildlife responses to logging and fire in a Bolivian tropical humid forest. *Biodiversity and Conservation* 11:27-38.
- Fredericksen, N. J., y T. S. Fredericksen. 2004. Impacts of selective logging on amphibians in a Bolivian tropical humid forest. *Forest Ecology and Management* 191:275-282.
- Gardener A., A. Riberiro-Junior, J. Barlow, T. Ávila-Pires Sauer, M. Hoogmoed, y A. Peres. 2007. The value of primary, secondary, and plantation forest for a neotropical Herpetofauna. *Biological Conservation*. 38: 166-179.

- Gascon C, G.B. Williamson, A.B. da Fonseca. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science*, 288: 1356-1358.
- Gentry, A. H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forest. Pages 103-126. En: Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Germano, J. M., J. M. Sander, R. W. Henderson y R. Powell. 2003. Herpetofaunal communities in Grenada: a comparison of altered sites, with an annotated checklist of Grenadian amphibians and reptiles. *Caribbean Journal of Science* 39:68-76.
- Guariguata R. y R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest and Ecology Management*. 148: 185-206.
- Hernández O. O. 2009. Cambios de composición y estructura de comunidades de anfibios y reptiles en una cronosecuencia de bosques secundarios de una región tropical cálido-húmeda. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, Michoacán.
- Hubbell P. 2001. *A Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, Princeton University Press, E.U.A.
- Jackson SM, T.S Fredericksen ,J.R. Malcom. 2002. Area disturbed and residual stand damage following logging in a Bolivian tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 166: 271-283.
- Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. Pp. 130-137 In E. O. Wilson (ed.). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D. C.
- Lips, K. R. 1998. Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conservation Biology* 12:106-117.
- Lugo, A. E. 2008. Visible and invisible effects of hurricanes on forest ecosystems: An international review. *Austral. Ecol.* 33:368-398.
- Luja H., S. Herrando Pérez, D. González- Solís, y L. Luiselli. 2008. Secondary Rain Forest are not Havens for Reptile in Tropical México. *Biotropica*. 40(6): 747-757.

- Maass, J. M. 1995. Tropical deciduous forest conversion to pasture and agriculture. Pp. 399-422 In S. H. Bullock, H. A. Mooney and E. Medina (eds.) Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press
- Malcom JR. Unifying the study of fragmentation: external vs. internal forest fragmentation. In R Fimbel, A Grajal, J Robinson, The cutting edge: conserving wildlife in logged tropical forests, pp. 136-138. Columbia University Press, New York, USA.
- Morales J. y L. Sarmiento 2002. Dinámica de los macroinvertebrados edáficos y su relación con la vegetación en una sucesión secundaria en el páramo Venezolano. *Ecotrópicos* 15(1): 99 -110.
- Nason JD, y J.L. Hamrick. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. *Journal of Heredity*, 88: 264-276.
- Nepstad DC, A. Verissimo, C. Alencar, E. Nobre, P. Lima, P. Lefebvre, C. Schlesinger, P. Potter, E. Moutinho, E. Mensoza , M. Cochrane, V. Brooks. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forest by logging and fire. *Nature*, 398: 505-508.
- Parris, M. 1999. Review: amphibian surveys in forest and woodlands. *Contemporary Herpetology* 1: 1-14.7
- Pawar S., G. Rawat, y B. Choudhury. 2004. Recovery of frog and lizard communities following primary habitat alteration in Mizoram, Northeast India. *B.M.C. Ecology*. 4: 10.
- Paz G.J.G. 2012. Estructura y composición del ensamble de anfibios en estadios sucesionales del bosque tropical seco en la región de Chamela, Jalisco, México. Tesis de licenciatura Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Pérez R.E., M.Y. Lemus y B.F. Fuster, 2012. Efectos del huracán Iván sobre el hábitat de los reptiles en la Reserva de la Biosfera Península de Guanahacabibes, Cuba. *Mapping Revista interacional de ciencias de la tierra*. 151: 57-61(http://issuu.com/mappinglatino/docs/mapping_espana_151/51#share).
- Pounds, J. A., M. R. Bustamante, L. A. Coloma, J. A. Consuegra, M. P. L. Fogden, P. N. Foster, E. La Marca, K. L. Masters, A. Merino-Viteri, R. Puschendorf, S. R. Ron, G. A. Sánchez-Azofeifam C. J. Still, and B. E. Young. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439:161-167.

- Pounds, J. A., M. R. Bustamante, L. A. Coloma, J. A. Consuegra, M. P. L. Fogden, P. N. Foster, E. La Marca, K. L. Masters, A. Merino-Viteri, R. Puschendorf, S. R. Ron, G. A. Sánchez-Azofeifa, C. J. Still, and B. E. Young. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439:161-167.
- Sánchez-Sánchez, O. Y G.A. Islebe, 1999. Hurricane Gilbert and structural changes in a tropical forest. *Global Ecology and Biogeography* 8: 29-38
- Semlitsch R.D. 2003. Amphibian conservation. Smithsonian Institution. Washington E.U.
- Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:353-391.
- Stuart S., J. Chanson, N. Cox, B. Young, A. Rodrigues, D. Fishman y R. Waller. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306: 1783-1786.
- Urbina-Cardona, J. N., M. Olivares-Pérez y R. V. H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pastures-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Tuxtla Biosphere of Veracruz, México. *Biological Conservation* 132: 61-75.
- Vallan, D., F. Andreone, V. H. Raherisoa y R. Dolch. 2004. Does selective wood exploitation affect amphibian diversity? The case of An'Ala, a tropical rainforest in eastern Madagascar. *Oryx* 38:410-417.
- Vieira, L.M. D. y A. Scariot, 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 4: 11-20.
- Vilella, F. J., AND J. H. Fogarty. 2005. Diversity and abundance of forest frogs (Anura: Leptodactylidae) before and after Hurricane Georges in the Cordillera Central of Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 41:157-162.
- Vonesh, J. R. 2001. Patterns of richness and abundance in a tropical African leaf-litter herpetofauna. *Biotropica* 33:502-510.
- Williams, S.E., y J. M. Hero. 2001. Multiple determinants of Australian tropical frog biodiversity. *Biological Conservation* 98: 1-10.
- Wilson, E.O. 1988. The current state of biological diversity. En: *Biodiversity*. Wilson, E.O.(ED.), pp13-18. National Academic Press. EUA, Washington.
- Wilson, L. D. y J. R. MacCraine. 2003. The herpetofauna of the cloud forest in Honduras. *Amph. Rept. Cons.* 3:34-48.

Woolbright LL. 1991. The impact of Hurricane Hugo on forest frogs in Puerto Rico.

Biotropica 23:462-67 203.

Young, B. E. , K. R. Lips, J. K. Reaser, R. Ibañes, A. W. Salas, J. R. Cedeño, L. A.

Colomna, S. Ron, E. La Marca, J. R. Meyer, A. Muñoz, F. Bolaños, G. Chaves y D.

Romo, 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin

America. *Conservation Biology* 15(5): 1213-1223.

Zug G., L. Vitt, y J. Cadwell. 2001. *Herpetology: an introductory biology of amphibians*

and reptiles. Academic Press, segunda edición. E.U.A.