

Informe final del proyecto de investigación: “Efectos de la agricultura sobre la diversidad taxonómica y funcional de anuros en la Reserva Nacional Tambopata, Madre de Dios”

Carlos Eduardo Almora García – carlosalmora16@gmail.com

1. INTRODUCCIÓN

Tradicionalmente los efectos de la perturbación de hábitats en los que no ha intervenido el hombre—aquí referidos como sistemas naturales—se han reconocido mediante el análisis de la diversidad taxonómica, basándose principalmente en la riqueza y abundancia de las especies en la comunidad (Morin 2011). Además de asumir aspectos poco reales sobre su biología (i.e. todas las especies cumplen la misma función y todas tienen la misma probabilidad de sobrevivir y reproducirse), utilizar únicamente este enfoque implica convertir toda la información obtenida en un índice que represente algún grado de complejidad o heterogeneidad general, lo que a su vez causa una pérdida significativa de información sobre el verdadero grado de impacto sobre las condiciones que mantienen a la flora y fauna en el lugar; limitando seriamente la capacidad para analizar la modificación de relaciones ecológicas fundamentales bajo diversos tipos del uso del suelo, como aquellas que se dan entre la diversidad, la estructura de las comunidades y el mantenimiento de los ecosistemas. Un enfoque alternativo es el de la diversidad funcional, en el que se cuantifican ciertas características asociadas a los roles ecológicos que desempeñan los individuos de una especie, denominados rasgos funcionales, para enlazar su presencia y abundancia con la manutención de las funciones claves que mantienen los ecosistemas (Villéger et al. 2010). Por tanto, llevar a cabo estudios en los que se resalten los aspectos taxonómicos y funcionales que componen la diversidad acerca a los investigadores a un entendimiento integral de los elementos e interacciones afectados en ambientes transformados.

Si bien en las últimas décadas han aumentado el número de investigaciones sobre anfibios en Perú (Catenazzi y von May 2014), mucho del trabajo que se viene realizando está limitado a descripciones y revisiones taxonómicas que incrementan al conocimiento básico de la inmensa diversidad herpetológica distribuida a lo largo del territorio peruano. En la región de Tambopata se han realizado varias evaluaciones rápidas que describen brevemente la herpetofauna local (Duellman 1995; Duellman y Salas 1991; Rodríguez y Emmons 1994; Salas 1995; Sehgelmeble 1997), y solo Doan y Arizábal (2008) han analizado la variación entre ensamblajes locales de anfibios y reptiles en la región. Pese a que estos estudios constituyen el primer paso para otorgarle valor a la diversidad biológica en la Amazonía, es indispensable reconocer que, además de las

investigaciones en taxonomía y sistemática, identificar patrones ecológicos y relacionarlos con los cambios estacionales y geográficos es la base para entender las transformaciones de las biotas y poder manejar los efectos ecosistémicos que derivan de ellas.

Los anfibios (clase Amphibia) son un grupo de vertebrados caracterizados por su “fidelidad ecológica”, ya que tienen un alto grado de restricción respecto al microhábitat y microclima en el que viven a causa de su reducida capacidad para mantener su temperatura corporal y su propensión a perder rápidamente agua corporal a través de su piel permeable, de modo que tienden a manifestar respuestas específicas y diferenciales al cambio en las variables ambientales, tales como el incremento de temperatura y el decremento de la humedad relativa (Medina-Rangel y López-Perilla 2014, Navas et al. 2008, Vitt y Caldwell 2014). Es así que se han desarrollado planteamientos teóricos acerca de los efectos que tienen los cambios en las condiciones ambientales sobre los anfibios. Desde una perspectiva térmica, la fragmentación y destrucción antropogénica de los hábitats, conducida por el cambio en el uso de la tierra y la conversión de bosque a sistemas productivos (e.g. chacras y plantaciones forestales), ha alterado significativamente la cantidad de espacios térmicamente óptimos para los anuros tropicales (Frishkoff et al. 2015). Como bien mencionan Nowakosky et al. (2018), a escala paisajística las grandes diferencias en la estructura de la vegetación entre los tipos de cobertura vegetal pueden provocar temperaturas máximas diarias del aire que difieren hasta en 10°C entre hábitats próximos, comprometiendo seriamente la supervivencia de las especies que experimentan aumentos drásticos de transpiración ante ligeros aumentos de temperatura (Robinson et al. 2013, Todd y Andrews 2008). A escala local, los microhábitats dentro de diferentes usos de la tierra; como la hojarasca húmeda, los espacios entre raíces tabulares grandes y la fitotelmata; pueden actuar como refugios térmicos protegiendo a los individuos de las temperaturas diurnas extremas (Rittenhouse et al. 2008, Scheffers et al. 2014, Stratford y Stouffer 2015). No obstante, los microhábitats que amortiguan la variación térmica pueden escasear en hábitats alterados, y las temperaturas máximas diarias de estos microhábitats aumentan con la disminución de la cobertura de sotobosque y dosel (Pringle et al. 2003, Vitt et al. 2008), afectando la exposición diaria de los individuos a los rayos del sol y con ello su patrón de actividades como el forrajeo, movilización y la reproducción (Cushman 2006, Nowakowski et al. 2017). En síntesis, los cambios macro y microclimáticos —predominantes en los bosques tropicales ante la pérdida de cobertura arbórea—, merman las poblaciones de anfibios poblaciones disminuyendo la disponibilidad de sitios de reproducción y aumentando la tasa de

mortalidad a causa del por estrés térmico (Johnson 1992; Frishkoff et al. 2015; Nowakowski et al. 2018).

En este sentido, UICN (2017) reconoce que la transformación humana del paisaje, a través de la alteración de la estructura y función ecosistémica, es el contribuyente principal en la crisis de la biodiversidad moderna y recalca que gran parte de esta transformación conduce a la modificación de hábitats, considerada como la causa más importante y documentada de las disminuciones poblacionales de anfibios en el Perú y el mundo (Catenazzi y von May 2014; Alford y Richards 1999; Gardner et al. 2007a; Thompson et al. 2016). El panorama se ha tornado aún más alarmante en la últimas décadas al registrarse aumento súbito de la mortalidad y declives masivos en varias especies de anfibios a causa de factores como la invasión del hongo quítrido (*Batrachochytrium dendrobatidis*) y el cambio climático (Catenazzi et al. 2011; Rohr y Raffel 2010), razón que ha llevado a los anuros, sus representantes más diversos en el país, al centro de la discusión sobre las problemáticas que afectan a las especies bajo categorías de amenaza (IUCN 2017). Por tanto, comprender la naturaleza de la transformación (degradación, fragmentación y pérdida) de sus hábitats es una parte clave para frenar la pérdida de su diversidad y promover la recuperación de sus poblaciones a partir del manejo sostenible de los espacios donde residen (Imbernon 1999; von May et al. 2009).

Respecto a los roles que desempeñan los anuros en los ambientes terrestres y acuáticos, existe evidencia de que contribuyen con una proporción importante de biomasa (Ficetola et al. 2008) y nutrientes (Beard 2002, 2003) para los bosques tropicales. Además, el movimiento de sedimentos y la exposición de perifiton causado por el forrajeo de los renacuajos —que frecuentemente se alimentan de microalgas encargadas de la producción primaria de biomasa en ecosistemas riparios— puede modificar la abundancia, composición y niveles de clorofila de las algas, causando cambios significativos en productividad primaria, la adquisición de nutrientes por parte de los hervívoros y la estructura física misma de los cuerpos de agua dependiendo del microhábitat que utilicen y la forma en que se alimenten (Connelly et al. 2008, Connelly et al. 2011, Flecker et al. 1999, Kupferberg 1997, Ranvestel et al. 2004; StrauB et al. 2012, Whiles et al. 2006). Es así que al considerar a los anuros como un grupo que posee rasgos asociados a procesos fundamentales (tanto en ambientes terrestres como acuáticos) para el mantenimiento de los ecosistemas (Cortés-Gómez et al. 2015), las declinaciones de sus poblaciones afectan negativamente el rol que desempeñan sobre los espacios modificados por actividades tales como la ganadería, la agricultura y el aprovechamiento forestal. A pesar de que la supervivencia de la comunidad en estos

sistemas depende más de la actividad de sus gremios ecológicos y de la manutención del ecosistema en sí que de los cambios inmediatos de la riqueza y abundancia de cierta taxón, ningún estudio previo ha tomado en cuenta de manera conjunta los cambios en la estructura de la comunidad, los roles ecológicos que cumplen los anfibios (con los anuros como sus representantes más conspicuos) y cómo —en variedad y magnitud— estos son alterados debido a la actividad antrópica sobre sus hábitats en la Amazonía peruana. En este contexto, se afirma que el ritmo creciente en el cambio en el uso del suelo amazónico para establecimientos de sistemas productivos agrícolas, pecuarios y forestales (Catenazzi y von May 2014), además de afectar el crecimiento y la supervivencia de los anfibios, afecta la función que estos desempeñan en el flujo de materia y energía de sus ecosistemas (Cortés-Gómez 2011), afectando de manera global a los bosques que habitan y favoreciendo un potencial deterioro en cascada de las comunidades faunísticas del lugar.

A partir de las diferencias entre las diversidades y su relación con la actividad agrícola, en esta investigación se busca ampliar la comprensión de los efectos que tiene la expansión de la frontera agrícola sobre la biodiversidad, de manera que se puedan elaborar mejores predicciones sobre las consecuencias ecológicas de los impactos antropogénicos y así poder delimitar objetivos de conservación claros y viables sobre qué conjunto de especies y funciones del ecosistema requieren protección urgente (Pereyra et al. 2018). Ante la necesidad de soluciones innovadoras para combatir los problemas que aquejan la inmensa biodiversidad en el Perú, este estudio apunta a demostrar las bondades de complementar los métodos tradicionales para la medición de la diversidad mediante la inclusión de la diversidad funcional, una herramienta novedosa y asequible (por no requerir de gran infraestructura o instrumental costoso) para el análisis de comunidades y la gestión de ecosistemas, basada en la información disponible sobre la historia natural de las especies así como en el rol que estas desempeñan en su entorno (Salgado-Negret 2015).

2. OBJETIVOS

a. *Objetivo Principal:*

- Determinar el efecto de la actividad agrícola sobre la diversidad de anuros en la Concesión de Conservación Kawsay, zona de amortiguamiento de la Reserva Nacional Tambopata.

b. *Objetivos Específicos:*

- Describir la composición y la abundancia de anuros en los sistemas naturales y agrícolas establecidos en la Concesión de Conservación Kawsay.
- Comparar los patrones de diversidad taxonómica y funcional entre sistemas naturales y agrícolas.

3. METODOLOGÍA

3.1 Métodos de recolección de datos

3.1.1 Zona de estudio

La investigación se realizó en la Concesión de Conservación Kawsay, localizada dentro de la zona de amortiguamiento de la Reserva Nacional Tambopata (RNT) en la margen derecha del río Madre de Dios, correspondiente al distrito de Puerto Maldonado, provincia de Tambopata, departamento de Madre de Dios. El área tiene una extensión de 200 hectáreas y se divide en tres sectores: desde el margen del río hasta 300 metros tierra adentro se encuentra el sector de aprovechamiento agrícola o de chacras, caracterizado por la presencia del cultivo de plátano (*Musa x paradisiaca*) desde los 300 metros hacia los 1000 metros tierra adentro está el sector de predios, caracterizado por una matriz de bosque secundario o purma que fue afectado por la actividad agrícola (platanales) hace veinte años y que posee trochas carrozables antiguamente utilizadas para la extracción selectiva de madera; desde los 1000 metros hasta el límite de la concesión con la RNT se encuentra el sector de bosque primario o prístino, el cuál no ha sido sometido a ningún tipo de actividad agrícola históricamente. En cuanto a la composición y estructura de la vegetación en la concesión, el sector de chacras está dominado por platanales de baja altura (< 5m) y posee poca vegetación emergente además de algunos árboles frutales (*Citrus spp.* y *Carica papaya*), de modo que presenta mucha menos cobertura arbórea-arbustiva (55%) que los otros dos sectores. En el sector de predios se encuentran parches de bosque en estadios iniciales de regeneración —con alta densidad de árboles de bajo DAP—, zonas de bambú o pacales

(*Guadua spp.*) y parches de heliconias (*Heliconia sp.*) siempre acompañados de ficus (*Ficus spp.*) y palmeras de huicungo (*Astrocaryum huicungo*) regularmente dispersos o agregados cerca de las trochas. El sector de bosque primario se caracteriza por la presencia de árboles como *Guarea sp.*, *Carapa sp.*, *Leonia crassa*, *Pseudoalmeria laevis*, *Iryanthera sp.* y *Theobroma sp.* así como por tener una cobertura de herbáceas y densidad de troncos caídos mayor a los sectores con influencia de la actividad agrícola. Tanto el DAP, la cobertura arbórea-arbustiva —78% y 84%, respectivamente— como la profundidad hojarasca en los sectores de bosque primario y de predios fueron similares (con predominancia del sector de predios o bosque secundario) y consistentemente mayores al sector de chacras.

La zona de vida correspondiente al área de la concesión corresponde a un Bosque Húmedo Subtropical (bh-S) en el sistema de Holdridge, con un rango de elevación ubicado entre los 150 y 250 m.s.n.m. en selva baja. El tipo de bosque predominante en el área es el Bosque Aluvial Inundable (BAi), una formación vegetal que se desarrolla sobre terrenos planos o depresionados, ubicados en áreas cercanas al curso de ríos — tal como el río Madre de Dios para la concesión— y quebradas con deficiencias de drenaje (INRENA, 2003).

Tabla 1. Coordenadas UTM referenciales para cada sitio de muestreo.

WGS84 18L	Este	Norte	Altitud
Bosque Primario	0500057	8614141	177
Bosque Secundario	0498589	8614817	178
Cultivos	0498268	8615134	172

El sector de aprovechamiento agrícola y el sector de predios representan al sistema agrícola y el sector de bosque prístino representa el sistema natural. Mientras que en el primer sistema se establecieron dos sitios de muestreo, correspondientes a las diferentes intensidades de uso agrícola: cultivos de plátano (CUL) y bosque secundario (BS), en el segundo sistema se estableció un solo sitio de muestreo —BP, en referencia al bosque primario o prístino—. Cada sitio mencionado fue evaluado durante cuatro semanas tanto en la temporada seca, entre septiembre y octubre del 2018, como en la temporada de lluvias, entre enero y marzo del 2019.

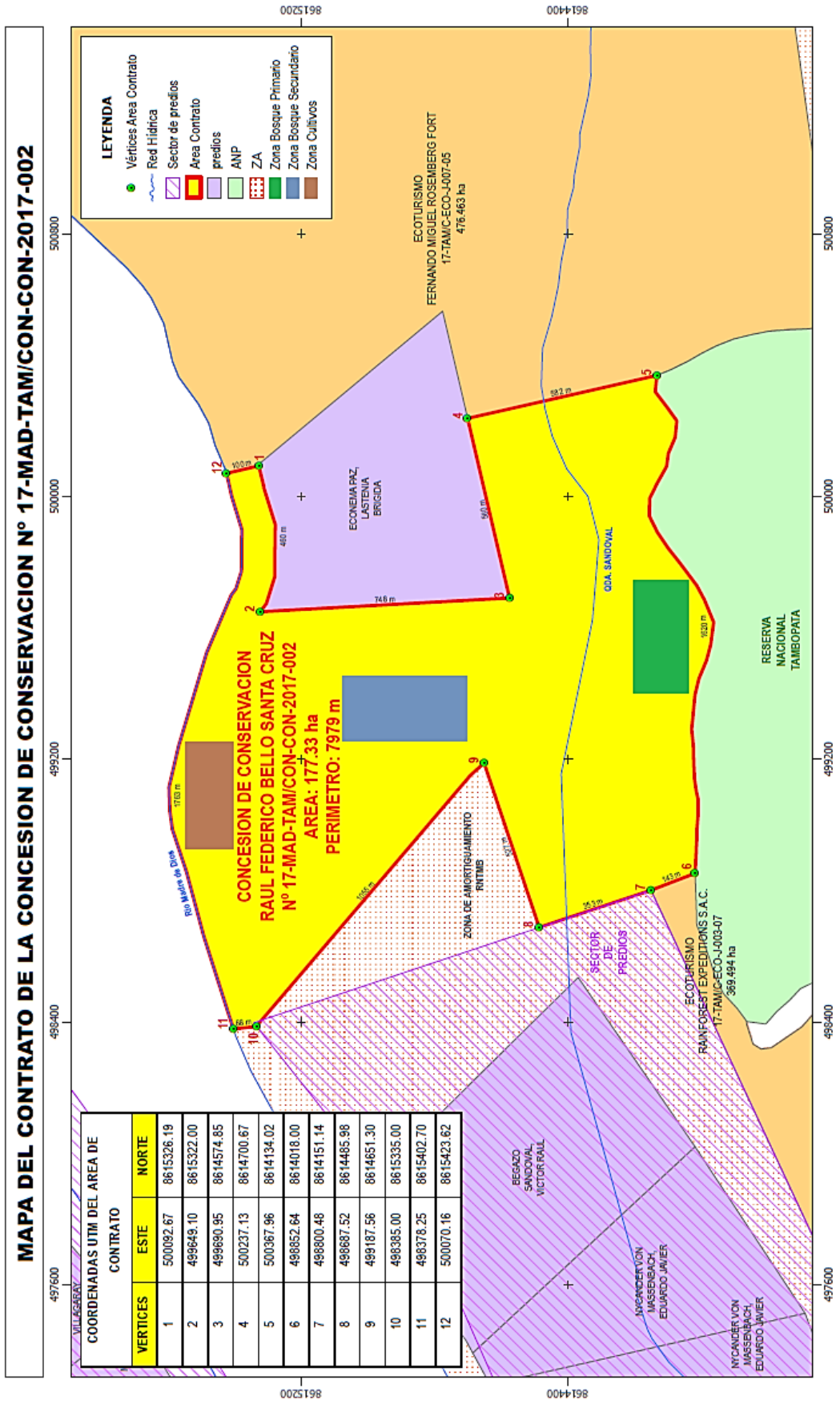


Figura 1. Mapa de la Concesión de Conservación Kawsay.

3.1.2 Muestreo de anuros

Los sitios de muestreo estuvieron separados al menos 400 m y en cada uno se realizaron muestreos por transectos de banda estrecha —de 4x30m— disponiendo sistemáticamente 30 transectos en cada sitio de muestreo (Rueda-Almonacid et al., 2006). Los recorridos fueron seleccionados aleatoriamente y se efectuaron por dos personas a velocidad constante, contabilizando los anuros observados directamente dentro de la línea prefijada del transecto y buscando activamente entre cavidades del suelo, troncos, ramas, hojas, hojarasca y cuerpos de agua ubicados de manera perpendicular a la línea y dos metros a cada lado de esta. Las búsquedas dentro de los transectos se realizaron en horarios diurnos desde las 7 hasta las 14 horas, y nocturnos, desde las 18 horas hasta las 23 horas— para cubrir los dos periodos de actividad en los que suelen estar más activos los anfibios (Cortés-Gómez, 2011).

Todos los anuros observados fueron capturados manualmente, pesados, medidos y fotografiados para corroborar posteriormente su identificación en campo. La masa corporal fue registrada con una balanza digital con una precisión de 0.01 g y las medidas morfométricas (tamaño corporal y de cabeza) fueron realizadas con un calibrador de precisión 0.01 mm al momento de la captura. Se registraron también datos de hábitat, tipo de microhábitat y la hora de captura de cada individuo. Finalmente, los individuos se liberaron a 5 m de los respectivos transectos donde fueron capturados. En todos los procedimientos anteriormente mencionados se seguirán los protocolos establecidos por Alonso-Aguirre y Lampo (2006) y Eekhout (2010). Para la determinación taxonómica se utilizó la literatura especializada de Caminer y Ron, (2014), De la Riva (1990), Duellman (1978), Duellman (2005), Duellman y Lehr, (2009), Rodríguez y Duellman (1994) y Villacampa *et al.* (2017).

3.1.3 Rasgos Funcionales

En cuanto a los rasgos funcionales se seleccionaron aquellas características ligadas a los procesos ecosistémicos en los que intervienen los anfibios, siendo su principal componente los anuros, así como las variables que se usarán como sus estimadores (Cortés-Gómez et al., 2015; Duellman, 2005):

- Rasgos relacionados a la producción de biomasa o al flujo de energía en la cadena trófica como presa: tamaño corporal (distancia hocico-cloaca en mm) y masa corporal (en gramos).

- Rasgos relacionados al consumo de biomasa o al flujo de energía en la cadena trófica como depredador: (i) tamaño de presa (ancho de cabeza en mm); (ii) gremio trófico en base al tipo de presa consumida: coleópteros, isópteros, dípteros, blatodeos, hormigas, lepidópteros, hemípteros, ortópteros, tirápteros, larvas de insectos, arañas, vertebrados pequeños y generalistas.
- Rasgos relacionados con el reciclaje de nutrientes y flujo de energía y materia a través de las cadenas tróficas como depredador y presa: gremio ecomorfológico de renacuajos —(a) endótrofo-nidícola; exótrofos: (b) lótico-béntico, (c) lótico-nectónico, (d) léntico-arbóreo/fitotelmata, (e) léntico-béntico, (f) léntico-carnívoro, (g) léntico-macrófago, (h) léntico-nectónico, (i) léntico-suspensívoro y (j) léntico-suspensívoro-raspador—.
- Rasgos que afectan el flujo de energía en la cadena trófica, ya sea como presa o depredador: [I] modo reproductivo: (a) huevos depositados en la superficie o dentro de cuerpos de agua abiertos – renacuajos se desarrollan en el agua, (b) huevos depositados en cavidades naturales o artificiales – renacuajos se desarrollan en cavidades hasta que se llenan y continúan su desarrollo en cuerpos de agua abiertos, (c) huevos se depositan en la vegetación sobre el agua – renacuajos caen a pozas, (d) huevos depositados y larvas que se desarrollan en la fitotelmata, (e) huevos depositados en nidos de espuma en la superficie o adyacentes al agua – renacuajos se desarrollan en el agua, (f) huevos depositados en nidos de espuma terrestres – renacuajos se desarrollan a partir de reservas en el nido, (g) huevos depositados en la tierra – adultos cargan a los renacuajos hacia el agua, (h) huevos depositados en la tierra tienen desarrollo directo a ranas pequeñas, (i) huevos que poseen desarrollo directo adheridos al dorso de la hembra; [II] patrón reproductivo: (a) reproductores tempranos –su reproducción inicia en noviembre, con las primeras lluvias intensas–, (b) reproductores tardíos –su reproducción inicia en enero-febrero-marzo–, (c) reproductores oportunistas –se reproducen en períodos de lluvias intensas entre noviembre y marzo, durante la temporada de lluvias–, (d) reproductores esporádicos –se reproducen de manera explosiva en intervalos irregulares durante temporada de lluvias– y (e) reproductores de la temporada seca –se reproducen de abril a setiembre-octubre–; [III] uso de hábitat: acuático, fosorial, terrestre (< 0.5 m de altura sobre el suelo) y terrestre-arbóreo (entre 0.5 m y 5 m de altura sobre el suelo); [IV] microhábitat o sustrato utilizado: hojarasca, vegetación baja (0-50 cm de altura de percha) y vegetación alta (50-500 cm de altura de percha); [V] periodo de actividad: diurno (7-14 h), nocturno (18-23 h) y diurno-nocturno (con registro de presencia entre 7-14 h y 18-23 h).

3.2 Métodos de análisis de datos

3.2.1 Descripción de los ensamblajes de anuros

Como parte previa al análisis de patrones de diversidad se halló la “cobertura de muestreo”, un índice que representa la probabilidad de registrar una nueva especie al encontrar un individuo adicional durante el muestreo, siendo así una medida de la calidad o suficiencia de la evaluación realizada en base al número de especies “raras” en cada uno de los sistemas a comparar, tales como aquellas especies que presenten solamente uno (singletons) o dos (doubletons) individuos encontrados (Chao y Jost, 2012). Además, a fin de visualizar la asociación entre especies y sistemas se realizó un análisis de correspondencia a partir de sus abundancias absolutas con el programa PAST (Hammer et al., 2001). Por último, con el propósito de comparar las estructuras de los ensamblajes anurfaunísticos en cada sistema se elaboraron curvas de rango-abundancia y se calculó el logaritmo decimal de la equidad relativa de primer orden —RLE— de cada uno (Feinsinger 2001; Jost, 2010).

3.2.2 Diversidad taxonómica

Se calcularon los números de Hill para indicar el número efectivo de especies y comparar la diversidad entre las comunidades correspondientes a sistemas naturales y agrícolas en tres órdenes: riqueza específica o 0D , la diversidad de especies comunes (1D) y la diversidad de especies dominantes o 2D (Moreno et al. 2011). Se estimarán intervalos de confianza al 95% para hallar diferencias significativas entre ellos.

La diferencia entre la diversidad de los ensamblajes de anuros, denominada también como diversidad taxonómica beta, fue hallada mediante la disimilaridad de Sorensen y sus componentes: la diversidad beta debido al anidamiento (B_{rich}) —para hallar la pérdida de especies— y la diversidad beta debido al recambio de especies o B_{turn} (Baselga et al., 2017). Los datos de diversidad taxonómica fueron analizados con el programa PAST (Hammer et al., 2001) y los paquetes *betapart* (Baselga y Orme, 2012) e *iNEXT* (Hsieh et al., 2016; Chao et al., 2014) del Software R (R Core Team, 2017).

A fin de analizar la influencia de la estacionalidad en los patrones de diversidad taxonómica se procedió a comparar las abundancias por temporada entre sistemas mediante una prueba T de student pareada con el programa PAST (Hammer et al., 2001).

3.2.3 Diversidad funcional

Se elaboró una matriz de rasgos funcionales y especies por sistema de estudio y con ella se calcularon los índices de diversidad funcional: [1] riqueza funcional (FRic), que representa el volumen ocupado por las especies de un ensamblaje en el espacio comunitario de rasgos funcionales —o espacio funcional—; [2] equidad funcional (FEve), que describe la regularidad de la distribución de la biomasa dentro de un ensamblaje en el espacio funcional; [3] especialización funcional (FSpe), que es una medida de la distintividad o rareza (valores poco comunes) de los rasgos funcionales en un ensamblaje con respecto al promedio de rasgos en la comunidad; y [4] divergencia funcional (FDiv), que es la proporción de biomasa brindada por las especies con rasgos más extremos dentro de un ensamblaje; para obtener información complementaria sobre los roles que desempeñan las especies de anuros y el funcionamiento del ecosistema (Villéger et al. 2008; Mouchet et al., 2010) con las funciones “*quality_funct_space*” y “*multidimFD*”, creadas por Villéger (Villéger 2019) además del paquete FD (Laliberté et al. 2014) del Software R (R Core Team, 2017). Además, se identificaron los grupos funcionales (agrupaciones de especies que desempeñan funciones similares en base a sus rasgos funcionales) entre sistemas con un análisis de conglomerados utilizando como medida de similaridad el índice de Gower y el algoritmo Ward en el programa PAST (Hammer et al., 2001) para determinar la redundancia y vulnerabilidad de funciones aportadas por los anuros (Mouchet et al., 2008; Thompson et al., 2016). Se calculó el recambio y la pérdida de rasgos funcionales a partir de la diversidad funcional beta (Villéger et al., 2013) con el paquete *betapart* (Baselga y Orme, 2012) del software R (R Core Team, 2017).

Se estimó la redundancia funcional (FR) a partir del promedio de especies por grupo funcional. De esta manera, se consideró a la redundancia como indicador de la cantidad de especies que se espera que aporten de manera similar (que desempeñen funciones redundantes) a los procesos ecosistémicos como representantes de sus respectivos grupos funcionales. La vulnerabilidad funcional (VU) de cada sistema se calculó como la proporción de grupos funcionales que poseen una riqueza menor que la redundancia funcional dentro de su ensamblaje y que, ante perturbación que una amenace a la comunidad de anuros, pondrían en peligro las funciones desempeñadas por los grupos funcionales conformados por menos especies. En síntesis, a partir de la redundancia y la vulnerabilidad funcional se cuantificó el riesgo de perder las funciones aportadas por los anuros en cada ensamblaje y la capacidad que estos tienen para recuperarse de los cambios influenciados por el aumento de la actividad agrícola.

4. RESULTADOS

4.1 Descripción de los ensamblajes de anuros.

Se registraron 758 individuos agrupados en 37 especies pertenecientes a 8 familias de anuros durante la temporada seca y de lluvias (Fig. 2), registrándose 28 especies en el bosque primario, 26 en el bosque secundario y 11 en el cultivo de plátano (Tabla 2). Las familias que presentaron mayores riquezas de especies y abundancias fueron Hylidae (17 spp., 164 ind.) y Leptodactylidae (7 spp., 348 ind.).

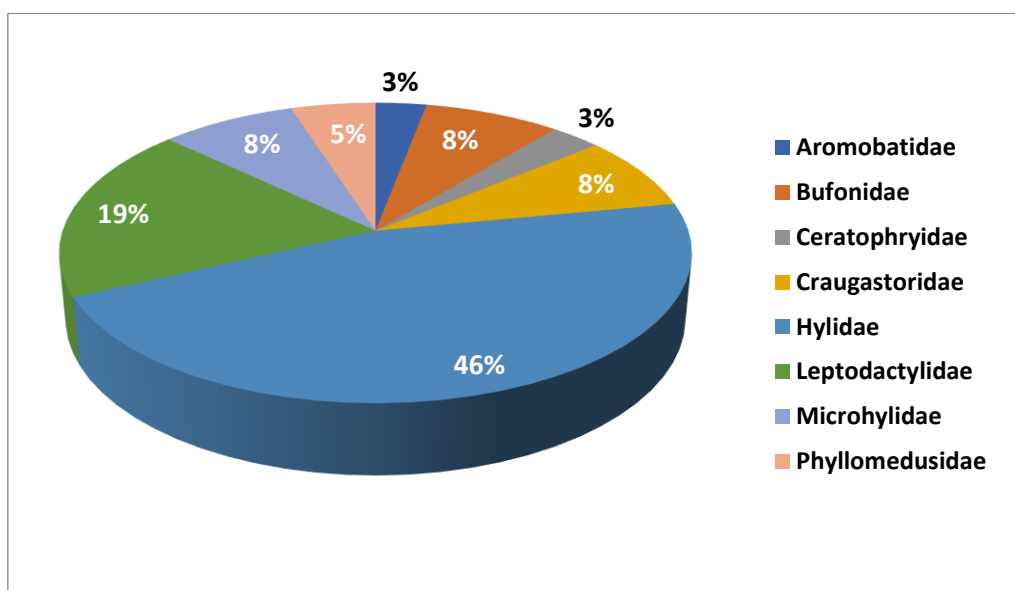


Figura 2. Porcentaje de riqueza por familia taxonómica.

Tabla 2. Abundancias por especie de anuros en sistemas naturales y agrícolas.

Código	Especies	Bosque Primario	Bosque Secundario	Cultivo de plátano
Aromobatidae				
At	<i>Allobates trilineatus</i>	53	66	
Bufonidae				
Rg	<i>Rhaebo guttatus</i>		1	
Rma	<i>Rhinella margaritifera</i>	1		
Rm	<i>Rhinella marina</i>		1	2
Ceratophryidae				
Cc	<i>Ceratophrys cornuta</i>	4	1	
Craugastoridae				
Pa	<i>Pristimantis altamazonicus</i>	1		
Pr	<i>Pristimantis sp1</i>	1	1	
Pt	<i>Pristimantis toftae</i>	1	1	
Hylidae				

Bc	<i>Boana cinerascens</i>	1		
Bf	<i>Boana fasciata</i>	1		
Bp	<i>Boana punctata</i>	1		
Dka	<i>Dendropsophus kamagarini</i>	1	24	1
Dko	<i>Dendropsophus koechlini</i>	4	8	
DI	<i>Dendropsophus leali</i>		12	
Dlu	<i>Dendropsophus leucophyllatus</i>		1	
Dr	<i>Dendropsophus rhodopeplus</i>		5	
Ds	<i>Dendropsophus schubarti</i>	1	2	
Ot	<i>Osteocephalus taurinus</i>	1		
Sg	<i>Scarthyla goinorum</i>	2	4	
Sc	<i>Scinax chiquitanus</i>		4	
Sf	<i>Scinax funereus</i>	1	6	
Si	<i>Scinax ictericus</i>	4	31	
Sp	<i>Scinax pedromedinae</i>	10	15	
Sr	<i>Scinax ruber</i>		6	
Tm	<i>Trachycephalus macrotis</i>	2		16
Leptodactylidae				
Aa	<i>Adenomera andreae</i>	33	11	10
Ah	<i>Adenomera hylaedactyla</i>			28
Ep	<i>Edalorhina perezii</i>	6		
Ef	<i>Engystomops freibergi</i>	2		
Lb	<i>Leptodactylus bolivianus</i>	30	23	124
Lb	<i>Leptodactylus didymus</i>	11	11	44
Lp	<i>Leptodactylus pentadactylus</i>	8	6	1
Microhylidae				
Chv	<i>Chiasmocleis ventrimaculata</i>	2	17	2
Em	<i>Elatochistocleis muiiraquitan</i>		7	26
Hb	<i>Hamptophryne boliviana</i>	5	22	16
Phyllomedusidae				
Ct	<i>Callimedusa tomopterna</i>	7		
Pc	<i>Phyllomedusa camba</i>	7	1	
Total		201	287	270

En el análisis de correspondencia (Fig. 2) las especies forman dos agrupaciones relacionadas tanto con el sistema de cultivos de plátano como con el conjunto de áreas boscosas (BP y BS). Por un lado, las especies más fuertemente asociadas al cultivo fueron *Adenomera hylaedactyla* (Ah), *Trachycephalus macrotis* (Tm), *Elatochistocleis muiraquitana* (Em), *Leptodactylus bolivianus* (Lb), *L. didymus* (Ld) y *Rhinella marina* (Rm). Por otro lado, entre los anuros asociados al bosque primario se encontró a *Phyllomedusa camba* (Pc), *Callimedusa tomopterna* (Ct) y *Edalorhina perezii* (Ep), mientras que para el bosque secundario *Chiasmocleis ventrimaculata* (Chv), *Dendropsophus kamagarini* (Dka), *Dendropsophus leali* (Dl), *Scinax funereus* (Sf), *Scinax ictericus* (Si), *Scinax pedromedinae* (Sp) y *Scinax ruber* (Sr) fueron las especies más representativas.

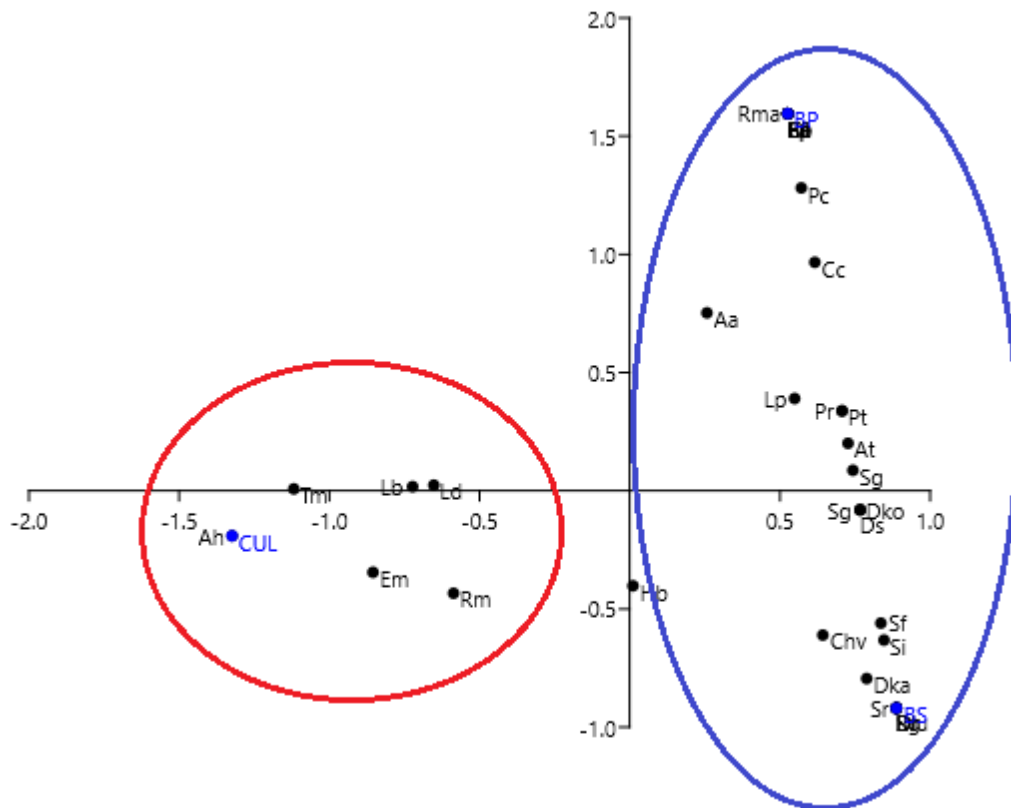


Figura 3. Análisis de correspondencia entre especies y sistemas (BP, BS, CUL).

Códigos de las especies en Tabla 2.

Los tres sistemas presentaron estructuras comunitarias similares con distribuciones equitativas de los individuos que conforman sus ensamblajes (RLE promedio = 0.76), las cuales fueron reconocidas a través de las pendientes moderadas en las tres curvas de rango-abundancia y sus respectivas equidades relativas de primer orden (Fig. 4, 5, 6 y 7). No obstante, se resalta que en el bosque secundario se registraron mayores similitudes de las abundancias intraespecíficas haciendo que la distribución de

abundancias en ese ensamblaje sea más equitativa que en el bosque primario y el platanal. El menor número de especies en el cultivo de plátanos y la dominancia de leptodactílicos incrementó la pendiente de este ensamblaje con respecto a los otros sistemas. En los sistemas de bosque *Allobates trilineatus* —una especie pequeña que suele encontrarse desplazándose y vocalizando durante el día— se mantiene como la especie más dominante mientras que la zona de cultivo es dominada por *L. bolivianus* y *L. didymus*, dos especies terrestres que presentaron actividades de diel continuas en todas las zonas evaluadas. Cabe resaltar que el incremento estacional de pozas estacionales y depresiones inundadas alteró la estructura del ensamblaje de anuros en el bosque secundario aumentando drásticamente la abundancia de algunos hílidos como *S. ictericus*, *D. kamagarini*, *D. leali* y *D. koechlini*.

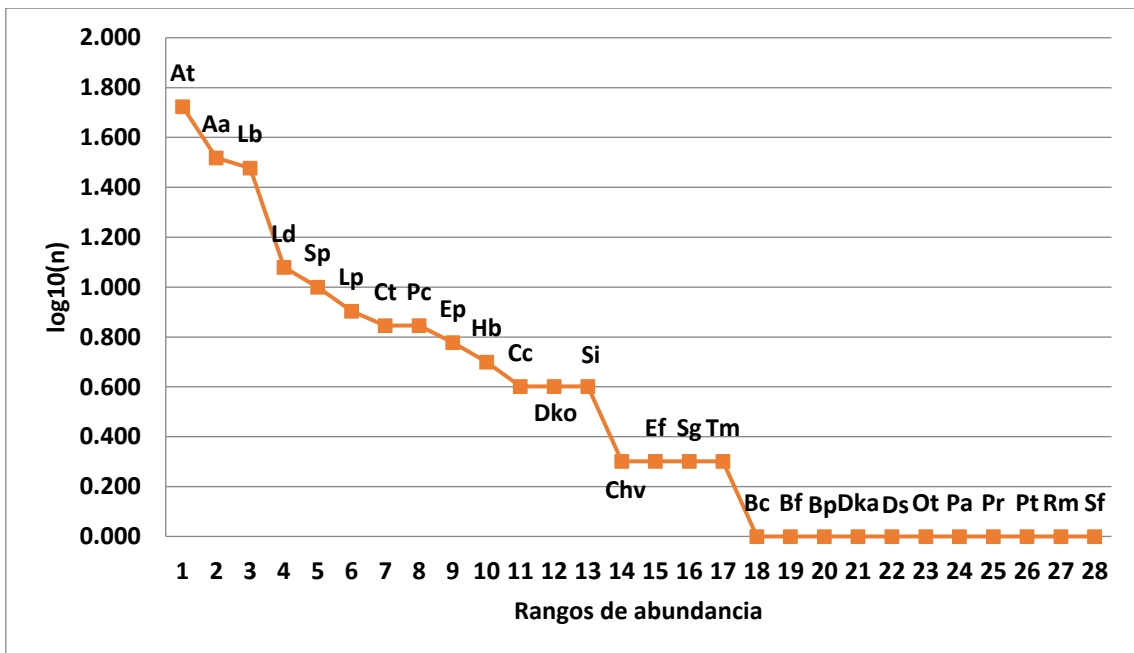


Figura 4. Curva de rango abundancia para el bosque primario (BP). Códigos de las especies en Tabla 2.

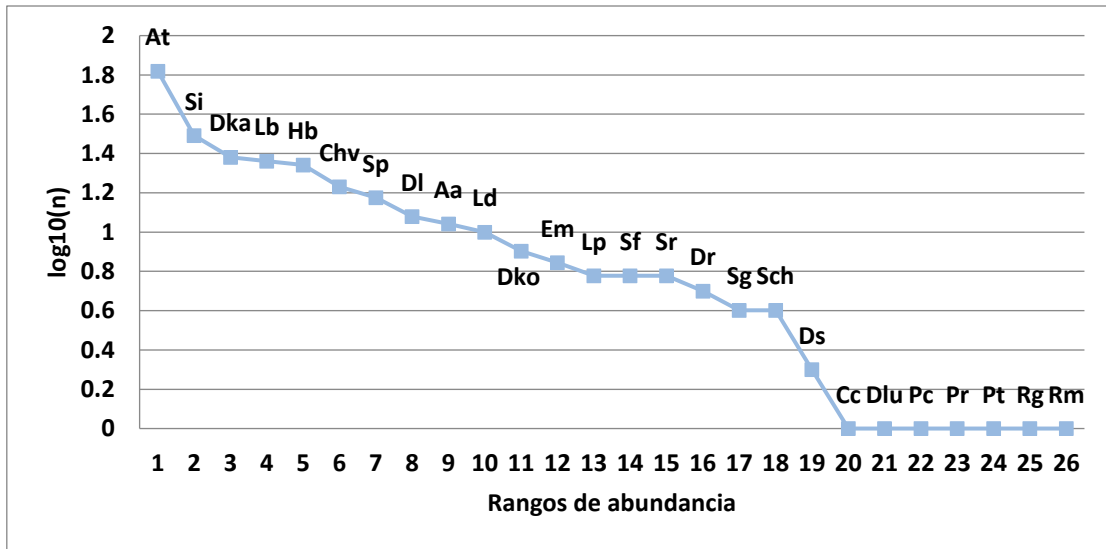


Figura 5. Curva de rango abundancia para el bosque secundario (BS). Códigos de las especies en Tabla 2.

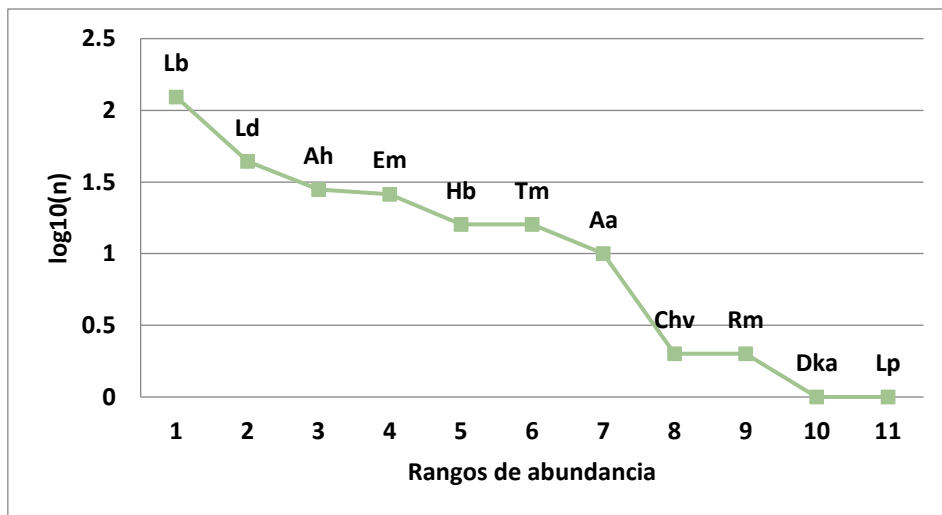


Figura 6. Curva de rango abundancia para el cultivo de plátano (CUL). Códigos de las especies en Tabla 2.

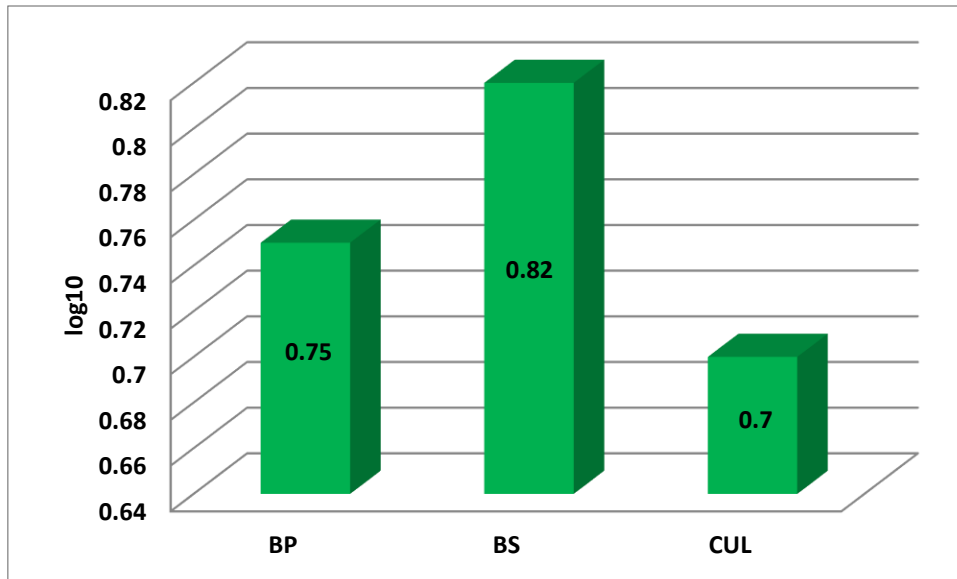


Figura 7. Equidad relativa de primer orden en el bosque primario (BP), bosque secundario (BS) y el cultivo de plátano (CUL).

4.2 Diversidad taxonómica.

Sólo se encontraron diferencias significativas entre las abundancias de los anuros en la temporada seca y de lluvias para el bosque secundario (T de Student con p-valor: 0.0066), en cambio, la estacionalidad no tuvo una influencia marcada sobre la abundancia de anuros en el bosque primario y en el cultivo (T de Student con p-valores: 0.2265 y 0.2139, respectivamente) por lo que se analizaron los datos de sendas temporadas en conjunto.

En lo que respecta al muestreo, los transectos establecidos fueron recorridos 768 veces para ambas temporadas, de modo que el esfuerzo total de captura fue de 92160 m²/persona. Las coberturas de muestreo en todos los sistemas fueron igual o mayores a 92% (BP: 92.4%; BS: 96.2%; CUL: 98.6%), aproximándose asintóticamente hacia el valor de 1 (el valor máximo de cobertura) al ser extrapoladas hasta el triple del menor tamaño muestral (Fig. 8). Estas coberturas nos indican que la representación de los anuros muestreados fue muy alta, de modo que se tiene al menos un 92% de certeza de que al haber capturar un nuevo individuo este pertenezca a alguna de las 37 especies ya registradas.

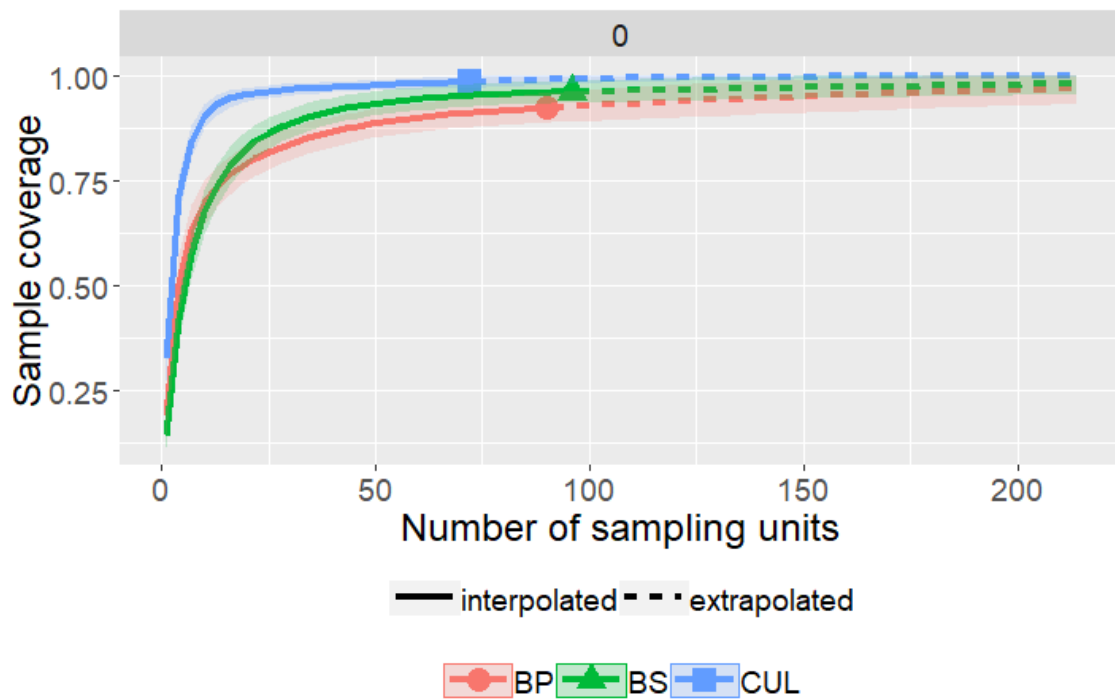


Figura 8. Coberturas de muestreos interpoladas en función del número de transectos recorridos en el muestreo de anuros. Intervalos de confianza al 95% (regiones sombreadas) obtenidos por método bootstrap basado en 200 réplicas.

Se comparó la diversidad de orden 0, 1 y 2 entre sistemas a una cobertura de muestreo de 1 (Fig. 10). El bosque primario tuvo una riqueza mayor al bosque secundario ($q_0=38.74$ y 32.15 , respectivamente) y este último a su vez poseyó casi el triple de especies que el cultivo de plátano ($q_0=11.97$). Tal patrón en riqueza de especies está influenciado por la mayor presencia de especies arbóreas raras (11 especies con solo individuo registrado tales como *Boana* spp., *Dendropsophus* spp. y *Pristimantis* spp., entre otros) con respecto al bosque secundario (7 especies con solo individuo registrado) y mucho mayor al cultivo (2 especies con solo individuo registrado). Si bien se observa que no hay diferencias significativas (los intervalos de confianza se superponen) en la diversidad de orden 1 y 2, el bosque secundario posee ligeramente un mayor número de especies comunes y abundantes que el bosque primario. De manera similar a lo registrado con la riqueza, el cultivo de plátanos presenta aproximadamente un 50% de la diversidad de especies comunes y dominantes ($q_1=7.38$; $q_2=5.98$) del bosque primario ($q_1=14.8$, $q_2=8.93$) y secundario ($q_1=17.67$, $q_2=12.82$).

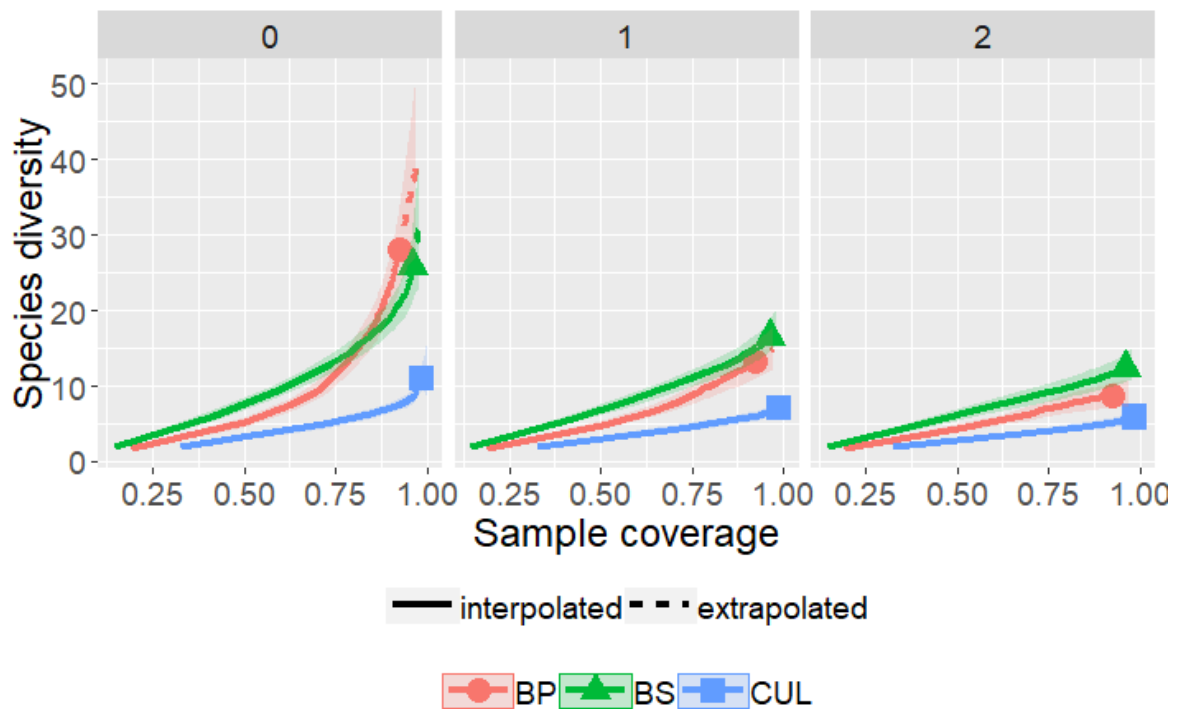


Figura 9. Diversidad taxonómica anurofaunística de orden 0 (riqueza), 1 (especies comunes) y 2 (especies dominantes) en la Concesión de Conservación Kawsay. Intervalos de confianza al 95% (regiones sombreadas) obtenidos por método bootstrap basado en 200 réplicas.

La diversidad taxonómica beta fue mayor entre el bosque primario y el cultivo de plátano ($B_{sor}=0.59$), seguida por la disimilaridad entre el bosque secundario y el cultivo ($B_{sor}=0.51$), y fue menor entre el bosque primario y secundario ($B_{sor}=0.34$). Es importante destacar que los procesos subyacentes al patrón de disimilaridades encontrado fueron distintos y contrapuestos (Fig. 11): mientras que el recambio o reemplazo de especies fue el factor más influyente entre áreas con poca o ninguna influencia de la agricultura —dado que el bosque primario y el bosque secundario tuvieron altas riquezas con pocas especies compartidas—, el factor más importante entre las zonas de bosque y el platanal fue la pérdida de especies—puesto que el ensamblaje de anuros en el cultivo estuvo principalmente conformado por especies que habitan las otras zonas y que pueden tolerar las condiciones ambientales impuestas por la escasa cobertura arbustiva-arbórea del platanal.

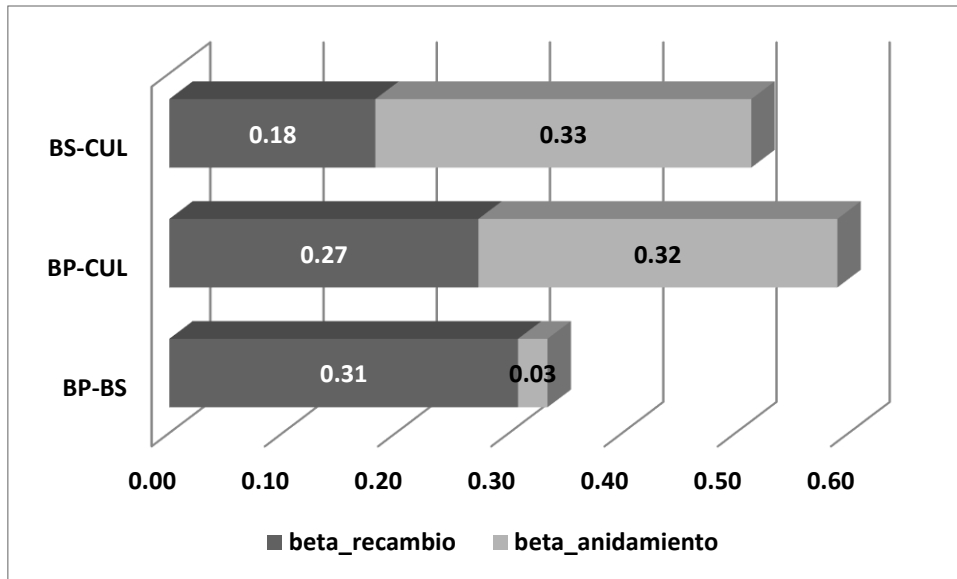


Figura 10. Diversidad taxonómica beta entre sistema naturales y agrícolas medida con la disimilaridad de Sorensen; beta_recambio: componente de disimilaridad debido al recambio de especies; beta_anidamiento: componente de disimilaridad debido al anidamiento o diferencia de riquezas.

4.3 Diversidad funcional.

Por un lado, se registró una disminución en la riqueza funcional con el aumento de la influencia de la actividad agrícola puesto que el aporte funcional de las especies del bosque secundario —FRic=0.68— y cultivo de plátano —FRic=0.09— fueron aproximadamente un 72% y 9% de las funciones aportadas por las especies del bosque primario —FRic=0.94—. Por otro lado, los valores de equidad, divergencia y especialización funcional en el bosque secundario —FEve=0.59; FDiv=0.99; FSpe=0.92—, fueron mayores al bosque primario —FEve=0.58; FDiv=0.93; FSpe=0.85—, siendo el cultivo de plátano el sistema con menores valores para dichos índices de diversidad funcional —FEve=0.38; FDiv=0.81; FSpe=0.75— (Fig. 11). Asimismo, las variaciones en los índices FEve, FDiv y FSpe entre sistemas fueron consistentemente menores que las registradas en FRic.

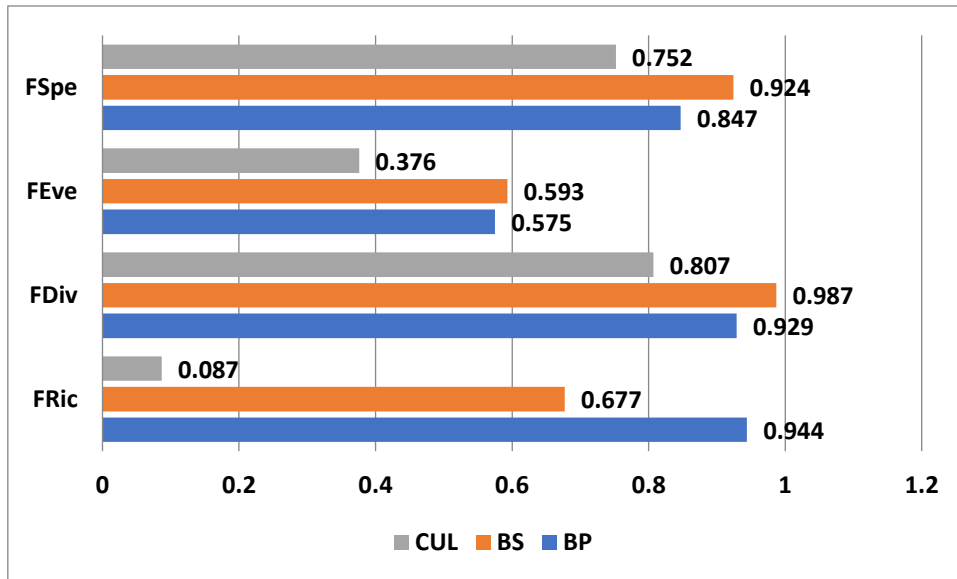


Figura 11: Índices de diversidad funcional en sistemas naturales y agrícolas de la Concesión de Conservación Kawsay.

La diversidad funcional beta fue hallada como la diferencia o disimilaridad de la contribución o la amplitud de los rasgos funcionales (calculado a través del volumen del espacio funcional ocupado por las especies de un ensamblaje) entre pares de sistemas. La disimilaridad entre el bosque secundario y el cultivo de plátanos — $B_{sor}=0.92$ — fue similar a aquella dada entre el bosque primario y el cultivo — $B_{sor}=0.88$ — y mucho mayor a la diversidad beta entre ambas zonas boscosas — $B_{sor}=0.33$ —. Con respecto a los procesos que originaron las diferencias entre la contribución funcional se observó que la pérdida de rasgos funcionales fue mucho mayor que al recambio de rasgos debido a la influencia de la actividad agrícola (Fig. 12). Se afirma entonces que la pérdida —y no el reemplazo— de las funciones desempeñadas por los anuros es una de las principales consecuencias aumento en la actividad agrícola en la Concesión de Conservación Kawsay.

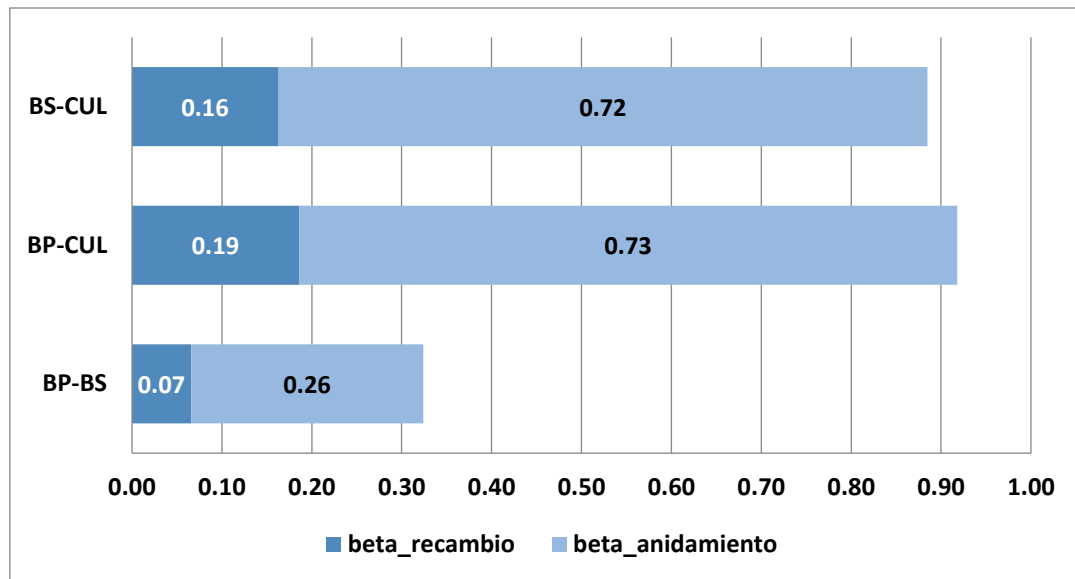


Figura 12. Diversidad funcional beta entre sistema naturales y agrícolas medida con la disimilaridad de Sorensen; beta_recambio: componente de disimilaridad debido al reemplazo de funciones; beta_anidamiento: componente de disimilaridad debido al anidamiento o diferencia de rasgos funcionales.

En el dendrograma producido por el análisis de conglomerados se identificaron 10 grupos funcionales que aportan de manera diferencial al flujo de energía en la cadena trófica y al ciclaje de nutrientes en el ecosistema (Fig. 13; Anexo 1). El grupo funcional dos –FG2– presenta la mayor riqueza y está compuesto por especies arbóreas pequeñas; como *Dendropsophus koechlini*, *Dendropsophus kamagarini*, *Dendropsophus leali*, *Dendropsophus rhodopeplus*, *Scinax ictericus*, *Scinax funereus*; y grandes usualmente asociadas a pequeños cuerpos de agua; como *Osteocephalus taurinus* y *Trachycephalus macrotis*; así como por una rana de desarrollo directo correspondiente a la especie *Pristimantis altamazonicus*. Se registró en menor número de especies (2 spp.) en cuatro grupos, lo cuales están conformados por (grupo funcional 1 – FG1) especies terrestres que tienen nidos de espuma terrestres: *Adenomera andreae* y *A. hylaedactyla*; (grupo funcional 7 – FG7) especies terrestres grandes que se alimentan de presas grandes: *Ceratophrys cornuta* y *Leptodactylus pentadactylus*; (grupo funcional 8 – FG7) especies pequeñas de desarrollo directo: *Pristimantis sp1* y *P. toftae*; (grupo funcional 9 – FG7) especies terrestres que depositan sus huevos depositados en cuerpos de agua en movimiento y que tienen renacuajos raspadores: *Rhaebo guttatus* y *Rhinella margaritifera*.

FGprom o FR	4
FV_global	0.5

Considerando al único individuo de *L. pentadactylus* (juvenil) capturado en el cultivo de plátano como un encuentro atípico para el sistema—puesto que no ofrece las condiciones del hábitat de la especie e.g., cavidades en el suelo que sirvan de refugio, cuerpos de agua cercanos—, se observa que el patrón de cambio en los grupos funcionales tiende a la disminución de especies a medida que aumenta la intensidad en la actividad agrícola. En el bosque primario y bosque secundario se hallaron todos los grupos funcionales, mientras que el cultivo sólo el 40% del total con la ausencia de los grupos 3, 4, 7, 8, 9 y 10. Asimismo, los grupos funcionales del cultivo se identificaron como más vulnerables con respecto a sus contrapartes en los sistemas de bosque —0.6 para sendos casos—, pues los grupos 1, 2 y 6 fueron representados solamente por 2 especies en el ensamblaje mientras que el grupo 5 fue representado por 4 (Fig. 14). Se reafirma entonces que la conversión del bosque en platanal favorece consistentemente la pérdida de funciones aportadas por los anuros, tanto por la pérdida de grupos funcionales como de las especies que conforman dichos grupos.

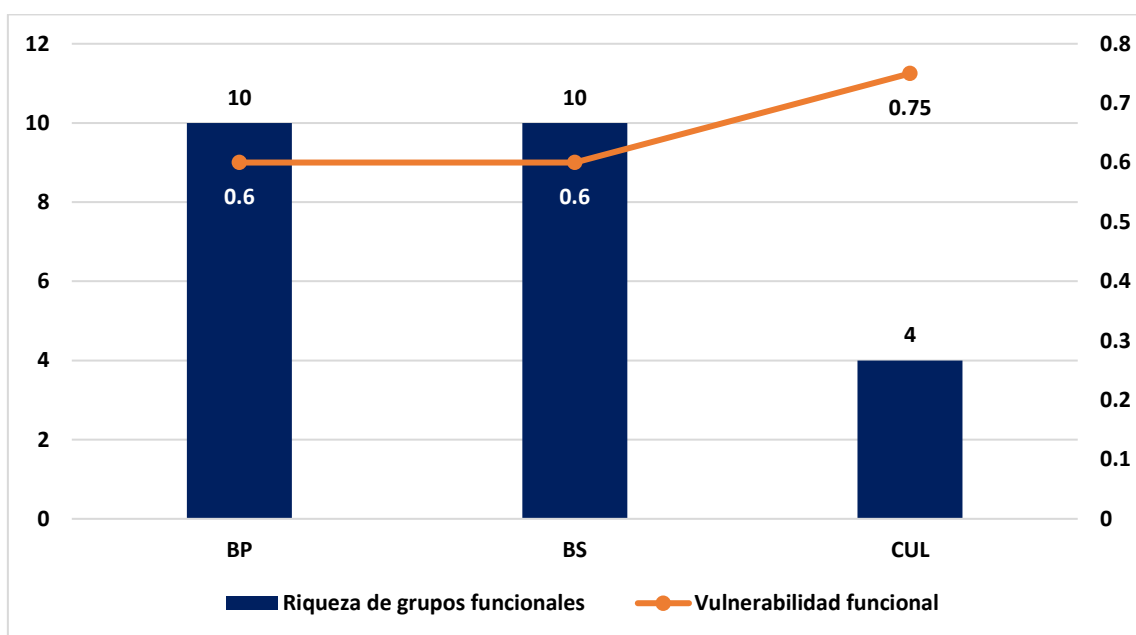


Figura 14. Vulnerabilidad funcional y riqueza de grupos funcionales entre sistemas naturales y agrícolas en la Concesión de Conservación Kawsay.

5. DISCUSIONES

Con las 96 especies registradas en listados herpetológicos en Tambopata, esta provincia de Madre de Dios cuenta con el 15.1% de los anuros que habitan en el Perú, presentando a 9 de las 15 familias de dicho orden en el país (Doan y Arizábal 2002; Frost, 2019). Si bien el presente estudio solo ha registrado un 38.54% de la riqueza total en la zona, se debe tomar en cuenta algunos aspectos que influenciaron la completitud del registro de especies: (i) el período de muestreo fue mucho más breve que otras investigaciones (Doan y Arizábal, 2000; Doan y Arizábal 2002; Doan, 2003; Duellman, 2005) y estuvo enfocado en cuatro semanas tanto en la temporada seca y de lluvias, por lo que evalúa una muestra representativa de los ensamblajes anurofaunísticos (incluyendo su variación estacional) mas no la totalidad de especies en la zona a lo largo del año; (ii) tal cómo menciona Doan y Arizábal (2002), existe una variación microgeográfica en las comunidades herpetológicas de la provincia de Tambopata, por lo que un muestreo dado en una única zona y tipo de bosque no puede compilar la totalidad de especies registrados históricamente; (iii) la metodología utilizada está enfocada en anuros terrestres y terrestres-arbóreos (i.e. que habitan estratos bajos de la vegetación o el sotobosque), de modo que otros grupos de anuros asociados a ambientes riparios, al dosel o que habitan exclusivamente cuerpos de agua no fueron registrados al no incluir metodologías especializadas para su detección; (iv) se registró un 72.7% de las familias presentes en la provincia, asimismo, la cobertura de muestreo en la zona fue muy alta (> 0.92) en sendas temporadas. En este contexto, es posible afirmar que se reconocieron ensamblajes localmente representativos dentro de la comunidad anurofaunística en Tambopata, los cuál permitió estimar correctamente la diversidad de anuros entre los distintos sistemas naturales y agrícolas de la Concesión de Conservación Kawsay.

5.1 Diversidad Taxonómica

Dos líneas de evidencia apoyan la hipótesis de que la actividad agrícola tiene una influencia negativa sobre la diversidad de anuros. Por un lado, las diversidades de especies raras, comunes y dominantes en el sistema del cultivo de plátano fueron menores a las diversidades en los sistemas de bosque, los cuales presentan pocas diferencias en cuanto a la composición de sus ensamblajes puesto que en el bosque secundario las especies arbóreas de la familia Hylidae fueron más abundantes que en el bosque primario. Se plantea que en la Concesión de Conservación Kawsay está ocurriendo una dinámica de fuente-sumidero entre los ensamblajes de anuros de bosque primario y secundario: el bosque maduro en la Reserva Nacional Tambopata

(representado por el BP) actúa como una fuente de especies para las zonas donde históricamente se transformó la cobertura vegetal en detrimento de las condiciones óptimas para la supervivencia de los anuros (representada por el BS), dando lugar a la recuperación de los ensamblajes direccionada por aquellas especies que pueden establecerse bajo las condiciones ambientales imperantes en la zona de regeneración (e.g. *Allobates trilineatus*, *Scinax pedromedinae*). Bajo esta perspectiva, el alto número de especies encontradas en el sistema de BS y su similitud con BP ($1-B_{sor}=0.66$) se consideran indicadores del éxito en la regeneración del bosque promovida por la creación de la RNT, considerando a la recuperación paulatina de la composición y abundancia faunística un elemento indispensable en la restauración de los procesos ecológicos en zonas impactadas (Brady et al. 2002; Chazdon, 2008, Chazdon et al. 2009, de la Peña-Domene et al. 2014; Dunn, 2004). Se respalda entonces la importancia que tienen los bosques transformados en los que se ha permitido el progreso de la sucesión ecológica, ya que la regeneración local sostenida de la cobertura vegetal favorece la recolonización progresiva de la fauna (Figura 15; Duarte-Marín et al. 2018, Herrera-Montes y Brokaw, 2010, Hernández-Ordoñez et al. 2015, Hilje y Aide, 2012, Rios-López y Aide, 2007, pero leer Gardner et al. 2007b).

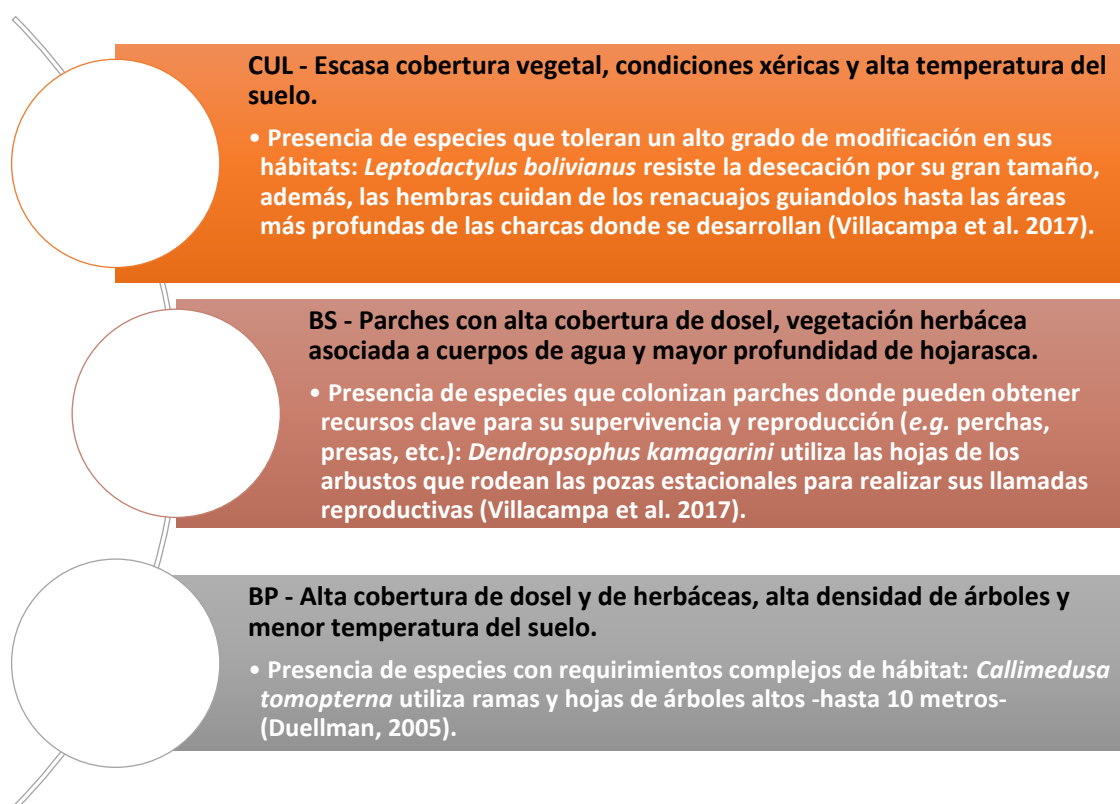


Figura 15. Modelo de recuperación anurofaunística de especies entre sistemas naturales y agrícolas en la Concesión de Conservación Kawsay

Aunque la recuperación de anuros se postula como el principal mecanismo detrás de los elevados niveles de diversidad en el BS, no necesariamente es la única explicación para ello. En el bosque secundario se registraron tanto especies ubicuas (*L. didymus* y *L. bolivianus*) como adaptadas para tolerar las condiciones de aridez típicas del cultivo (*E. muiraquitana*, *H. boliviana* y *C. ventrimaculata*), siendo posible que la riqueza y estructura de los ensamblajes se haya mantenido frente a la perturbación a través de una dinámica compensatoria (de reemplazo) en donde la pérdida de algunas especies especialistas de bosques maduros o prístinos se amortigua con la llegada de otras asociadas a ambientes modificados, enmascarando la pérdida de biodiversidad en la comunidad (Morante-Filho et al. 2016; Russildi et al. 2016; Supp y Ernest, 2014). En tal caso, se esperaría que la pérdida de especies entre BS-BP sea elevada, al igual que la similaridad entre BS-CUL. Sin embargo, siendo el recambio ($B_{sim}=0.31$) y la diferencia de especies ($B_{sor}=0.51$) los factores más importantes entre BS-BP y BS-CUL respectivamente, se requiere de más evidencia para presumir que las dinámicas compensatorias son el principal mecanismo para ensamblar los ensamblajes anurofaunísticas durante la regeneración del bosque.

Por otro lado, la falta de perchas vegetales, las altas temperaturas diurnas y la poca humedad retenida en el suelo del cultivo suponen condiciones adversas para las poblaciones de anfibios, produciéndose un “filtrado ambiental” que limita la ocurrencia de especies con requerimientos de hábitat complejos y promueve la pérdida de especies —principalmente arbóreas—, tal como se observa a través de los valores de diversidad beta debido al anidamiento (Gangenova et al. 2018, Pereyra et al. 2018, Salgado-Negret, 2015). De este modo, la menor diversidad local se presentó en el cultivo de plátanos y estuvo asociada a un subgrupo de especies tolerantes a ambientes xéricos tales como *Leptodactylus* spp., *Adenomera* spp y *Rhinella marina* (da Silva-Vieira et al. 2009; Borges-Leite et al. 2015; Tingley et al. 2012; Villacampa et al. 2017). En concordancia con Méndez-Narváez y Bolívar-García (2016), la asociación de bosque primario-secundario ofrece mayor disponibilidad de microhábitats acuáticos (pozas estacionales con vegetación herbácea y arbustiva periférica) y terrestres (refugios ante la desecación en troncos caídas, acumulaciones de hojarasca, raíces tabulares y cavidades subterráneas), que junto a una mayor cobertura arbustiva-arbórea encargada de filtrar el paso de los rayos solares, favorece el crecimiento y la reproducción de los individuos, manteniendo mayores diversidades de especies con respecto a los ambientes con intervención antropogénica (i.e. cultivo de plátano).

5.2 Diversidad Funcional

A diferencia de lo hallado a través de la diversidad taxonómica, se detectó una fuerte erosión funcional en los ensamblajes de anuros, caracterizada por la disminución monótona de los rasgos funcionales acorde con el incremento de la influencia agrícola. A partir del cambio en la riqueza funcional, se evidencia que incluso cuando la riqueza de especies es similar entre los sistemas de bosque, la variedad de rasgos funcionales—expresado por la región del espacio funcional ocupado por las especies en sus respectivos ensamblajes— disminuye al darse un reemplazo entre especies ecológicamente más disimiles en el BP (tales como las ranas arbóreas del género *Boana* y el sapo terrestre *Rhinella margaritifera*) por otras con funciones más similares al conjunto comunitario de anuros en el BS (especies con tamaños, biomasas y modos reproductivos más comunes como *Dendropsophus* spp. y *Scinax* spp.). Tal como se determinó a través de la diversidad funcional beta, la pérdida global de rasgos funcionales es el proceso principal relacionado con la intensificación del impacto causado por las prácticas agrícolas en las chacras de plátano. Asimismo, se constata que el incremento de riqueza y el reemplazo de especies que tiene lugar en los bosques secundarios enmascara la pérdida de las funciones desempeñadas por los anuros. Por lo tanto, se recomienda el uso de medidas de diversidad complementarias para mejorar la comprensión de los cambios que ocurren en los ensamblajes ante una perturbación que degenerate en la degradación de sus hábitats (Baraloto et al. 2012, Gerisch et al. 2012, Moreno et al. 2018, Purshcke et al. 2013, Villéger et al. 2010).

A partir del análisis de diversidad entre varios grupos biológicos Flynn et al. (2009) establecen que la disminución abrupta de la diversidad funcional faunística está relacionada a ensamblajes que pierden rápidamente a sus especies funcionalmente más únicas ante la intensificación del uso de la tierra. Los resultados aquí presentes, junto a los estudios de Ernst (2006) y Pereyra et al. (2018), corroboran que la perturbación proveniente de la modificación prolongada y la intensificación de la actividad agrícola reducen drásticamente la contribución de los anuros a los procesos ecosistémicos como el flujo de energía-materia y el ciclaje de nutrientes, de modo que es posible considerar a la comunidad de anuros en la Concesión de Conservación Kawsay como poco redundante en cuanto a sus funciones. Ahora bien, aunque todos los ensamblajes poseen rasgos poco comunes en la comunidad (F_{Spe} promedio >0.75), el mayor número de especies de los géneros *Dendropsophus* spp. y *Scinax* spp. en el BS lo hacen el sistema con mayor grado de distintividad funcional, dado que dichas especies poseen rasgos más únicos en la comunidad en cuanto al tamaño y gremio ecomorfológico de sus renacuajos. No obstante, se siguen marcando diferencias entre

las zonas de bosque y el platanal, registrando de manera consistente la pérdida de rasgos funcionales raros en el cultivo a causa del filtrado ambiental impuesto a las especies que allí habitan, así como a los rasgos que estas aportan.

En contraste con la simplificación de funciones detectada a través de la FRic, no se encontraron diferencias notables entre en la equidad y divergencia funcional entre los sistemas de bosque. Por un lado, parece ser que la regeneración del bosque ha podido reestablecer e incluso incrementar la homeogeneidad en la distribución de abundancias y biomásas con respecto al bosque primario, al mismo tiempo que ha incrementado la proporción de biomasa aportada por las especies funcionalmente más raras (*C. cornuta* y sobre todo *L. pentadactylus*). En el cultivo la situación cambia pues, al albergar un ensamblaje conformado en su mayoría por anuros pequeños, la biomasa aportada corresponde principalmente a los individuos adultos de *L. bolivianus* y *T. typhonius* (de menor masa que *L. pentadactylus*), de modo que la distribución de biomasa se hace más inequitativa y la divergencia funcional disminuye con respecto a los sistemas de bosque. En contraste con Díaz-García et al. (2017), se demuestra que la pérdida de las funciones relacionada al incremento de la actividad agrícola viene acompañada por una alteración en la estructura trófica de la comunidad. Convirtiendo remanentes de bosque en cultivos no solo se pierden especies, sino que incrementa el riesgo de perder un eslabón clave en la cadena trófica al concentrar la biomasa en pocas especies que, siendo ecológicamente similares, no pueden ocupar todos los nichos que los anuros utilizaban en sus hábitats naturales.

Tal y como se ha visto, la diversidad funcional basada en rasgos —a través de los índices funcionales previamente utilizados— puede aproximarnos directamente a los efectos que tiene la perturbación sobre el conjunto de rasgos funcionales que contiene un ensamblaje (Mouillot et al. 2013). Sin embargo, frecuentemente es difícil asignarle un rol particular a una especie dentro de su ambiente puesto que (i) la actividad de los individuos de una especie cambia espaciotemporalmente, (ii) los procesos ecosistémicos en sí mismos surgen como propiedades emergentes de las múltiples interacciones entre las especies de varios grupos taxonómicos y su medio físico —i.e. energía, oxígeno, carbono, nutrientes y agua—, (iii) porque históricamente la relación entre la diversidad y la función del ecosistema se ha examinado a partir de estudios experimentales, siendo pocos los estudios observacionales donde se discierne funciones específicas concretas; siendo aún más complicado hallar la contribución relativa de todas las especies con respecto a un proceso clave en la regulación del funcionamiento de los ecosistemas (Chapin III et al. 2010, Führer 2000, Martín-López et al. 2007; Monteith y Unsworth 2013, Naem y Wright 2003, Tilman 2001). Con el fin de

complementar este enfoque y comprender de manera simultánea las relaciones entre las especies, las funciones que desempeñan y la actividad agrícola, es necesario agruparlas según los atributos morfológicos, fisiológicos, ecológicos y reproductivos que poseen o, como se les conoce más comúnmente, según al grupo funcional al que pertenezcan. Es así que los grupos funcionales son asociaciones de especies funcionalmente equivalentes, en otras palabras, especies que utilizan recursos o transforman el medio en el que habitan de manera similar jugando el mismo papel en la regulación y manutención de los procesos ecosistémicos (Blondel, 2003, Vilá 1997; Chao et al. 2019).

Las condiciones imperantes en el bosque secundario no solo han logrado mantener un alto nivel de diversidad taxonómica, sino que ha preservado la totalidad de grupos funcionales en la comunidad de anuros, indicando que aún bajo la pérdida de rasgos funcionales la recuperación de la cobertura vegetal durante 20 años ha permitido reestablecer la contribución de los anuros a los procesos ecosistémicos. Díaz-García et al. (2017) y Pawar et al. (2004) encontraron patrones similares en la recuperación de grupos funcionales en zonas donde se había permitido o promovido la regeneración del bosque después de la conversión a tierras agrícolas. En cambio, se constata que el panorama entre las zonas de bosque y el cultivo de plátanos es funcionalmente crítico, pues la disminución de grupos funcionales y la pérdida de especies dentro de ellos (con énfasis en el FG6, el grupo más especioso y redundante en los otros sistemas) ponen en manifiesto otra vez el impacto negativo que tiene la transformación de los hábitats naturales de los anuros a chacras, tal como ya lo habían reportado Pineda et al. (2005) así como Trimble y van Aarde, (2014) en México y Sudáfrica, respectivamente (Sin embargo ver Cortés-Gómez et al. 2011). Teniendo en cuenta que la Amazonía una de las regiones más intensamente deforestadas en el planeta, con una alta tasa de conversión de bosque con fines agropecuarios en el territorio peruano, es alarmante hallar que el reemplazo de bosques por monocultivos favorece una triple pérdida de biodiversidad: declinación en las poblaciones de anuros, desaparición de rasgos ecológicos-funcionales asociados a las especies perdidas y detrimento de los roles que desempeñan sus individuos en la red trófica así como en el ciclaje de nutrientes en los cuerpos de agua estacionales (Dancé, 1980; Laurance et al. 2004; Cortés-Gómez et al. 2015).

5.3 Diversidades y sucesión secundaria

Antes de concluir, es necesario hacer algunas aclaraciones respecto la naturaleza de la sucesión de plantas y animales, así como del término “recuperación de los ensamblajes”

al comparar las diversidades entre sistemas naturales y alterados. Aun cuando se ha visto tradicionalmente a la sucesión secundaria como un proceso determinístico, hay evidencia de que tanto procesos determinísticos como estocásticos interactúan direccionando el ensamblaje de la flora en los bosques (Adler 2007, Clements 1916 y Gleason 1926 en Santos-Bitencourt et al. 2019; Guimarães-Mesquita et al. 2015). Consecuentemente, se ha comprobado que los bosques secundarios tropicales pueden tomar rutas altamente idiosincráticas —en cuanto a las tendencias en la densidad del tronco, área basal y densidad de especies en diversos estadios sucesionales— en la sucesión aun conociendo el uso de la tierra y las condiciones ambientales antes de la perturbación, motivo por el cual actualmente se les consideran como sistemas complejos adaptativos que, al surgir de la interacción entre la historia natural de las especies y las fuerzas que promueven la regeneración, siguen trayectorias impredecibles en el proceso de sucesión secundaria (Arroyo-Rodríguez et al. 2017; Chazdon 2003; Feldpausch et al. 2007, Norden et al. 2015).

Considerando la incertidumbre como un paradigma en el proceso de sucesión, conviene analizar la diversidad de los ensamblajes faunísticos durante la regeneración del bosque a la luz del contexto ecológico-histórico local pues, así como los ensamblajes vegetales son afectados por múltiples factores, la coocurrencia de sus miembros es el producto de un proceso dinámico de “ensamblamiento” en el que participan tanto fenómenos internos —demográficos— como externos —disponibilidad de recursos, interacciones interespecíficas, gradientes climáticos y procesos biogeográficos tales como dispersión, vicarianza, extinciones— a las especies. En particular, estos factores actúan simultáneamente modelando la taxocenosis de anuros en la Concesión de Conservación Kawsay, de modo que, si bien es posible aproximarse a la influencia que tuvo la agricultura como fuente de perturbación sobre su diversidad local, resulta muy complicado prever la totalidad de efectos de la conversión de bosque a chacras sobre los ensamblajes anurofaunísticos. Mas aun, ante esta pléyade de factores ecológicos e históricos interactuando —y teniendo en cuenta la naturaleza y la escala temporal del presente estudio—, resulta imposible rastrear una suerte de trayectoria o secuencia de los ensamblajes a lo largo de la sucesión ecológica encaminada hacia un futuro estado “clímax” de la comunidad faunística (Stanturf, 2005), tal como intentan hacer los estudios enfocados en la recuperación de los ensamblajes herpetofaunísticos mediante cronosecuencias de Heinen (1982), Hilje y Aide (2012), Hernández-Ordoñez et al. (2015), Herrera-Montes y Brokaw (2010), y Rios-López y Aide (2007). Por el contrario, para elaborar estrategias de conservación eficaces que permitan cuantificar la efectividad de las medidas de restauración ecológica utilizadas, es posible y necesario

determinar la magnitud y tasa de pérdida —o recuperación— de especies, grupos y rasgos funcionales de la fauna en los bosques secundarios, purmas y zonas fuertemente alteradas (Chazdon 2008; Stanturf et al. 2014). Bajo esta perspectiva es que se buscó evidenciar las diferencias entre la diversidad anurofaunística de sistemas naturales (BP, no sujetos a transformación histórica de la cobertura vegetal) y sistemas con diferentes grados de impacto antrópico (BS y CUL).

Si bien se han propuesto modelos robustos para describir lo que ocurren en la comunidad vegetal durante el proceso de sucesión secundaria (en referencia a condiciones de bosques maduros o antiguos), es poco lo que se sabe sobre los fenómenos subyacentes al cambio en los ensamblajes faunísticos en regeneración, o como también se le denomina, sobre la sucesión secundaria animal (Finegan 1996; Guariguata y Ortertag, 2001; Cortés-Gómez 2011; Cortés-Gómez et al. 2013). Rios-López y Aide (2007) sugirieron dos reglas del ensamblaje que explicaban el desarrollo de las comunidades herpetofaunísticas durante la sucesión secundaria. La primera de ellas dice que la riqueza de especies se incrementa rápidamente durante la sucesión secundaria conforme se va recuperando la estratificación vegetal en el ecosistema, de manera similar a como ocurre con otros taxones (Diamond, 1975; Lawton, 1987). La segunda regla sugerida establece que la estructura trófica cambia lentamente durante la sucesión, dependiendo de la rapidez con la que se reestablezcan los microhábitats requeridos por las especies de distintos gremios tróficos en el ensamblaje. Destacando que la variabilidad de los rasgos aportados por los anuros en el BS —a diferencia de la riqueza de especies y grupos funcionales— no ha logrado equiparar al bosque prístino durante los 20 años donde ha prevalecido la regeneración natural de la cobertura vegetal, esta investigación amplía los alcances de la segunda regla del ensamblaje planteando que la composición de rasgos funcionales se recupera lentamente a lo largo de la sucesión faunística, de modo que la reestructuración trófica antes mencionada es el reflejo de la recuperación gradual en la variabilidad de gremios dietarios del BS. En otras palabras, de manera análoga a lo hallado por Dunn (2004) y Purshcke et al. (2013) para otros taxa (no obstante ver Dorneles-Audino et al. 2014), se propone que tanto la recuperación de la composición de especies y el restablecimiento de las funciones desempeñadas por los anuros ocurren de manera conjunta, lenta y progresivamente, conforme el bosque avanza en la sucesión secundaria hasta estadios tardíos. Se hipotetiza además que las etapas sucesionales más avanzadas del bosque (en las que se le denomina “maduro”), la complejidad estructural del dosel y el sotobosque ofrece una gama más amplia de microhábitats potenciales para especies con requerimientos más complejos de hábitat —particularmente ranas arbóreas con diversos modos

reproductivos–, las mismas que al ocupar nichos ecológicamente menos comunes en el ensamblaje de anuros incrementan la diversidad de rasgos funcionales.

6. CONCLUSIONES

Bajo las condiciones imperantes en el presente estudio puede concluirse lo siguiente:

- Existen diferencias entre las tendencias de la diversidad taxonómica (DT) y funcional (DF) con respecto a los sistemas naturales y agrícolas. A nivel de diversidad local o alfa, mientras que las estimaciones de DT fueron similares entre las zonas de bosque, la riqueza funcional del bosque primario fue mayor a la del secundario. Asimismo, los análisis de disimilaridad o diversidad beta muestran diferencias entre los procesos subyacentes a las diferencias de TD y FD de las zonas de bosque, siendo el recambio de especies el fenómeno más importante a nivel taxonómico y la pérdida de rasgos funcionales a nivel funcional.
- Se registraron 8 familias taxonómicas y 37 especies de anuros en la Concesión de Conservación Kawsay, 28 de las cuales se encontraron en el bosque primario (BP, conformando el sistema natural), 26 en el bosque secundario y 11 en el cultivo de plátano (BS y CUL respectivamente, conformado el sistema agrícola). Las familias que presentaron mayores riquezas de especies y abundancias fueron Hylidae (17 spp., 164 ind.) y Leptodactylidae (7 spp., 348 ind.). Las estructuras de los ensamblajes anurofaunísticos de los sistemas naturales y agrícolas fueron similares, formándose dos agrupaciones reconocibles entre las especies de zonas boscosas (asociación BP-BS) y cultivos.
- Con respecto a las comparaciones de DT entre sistemas naturales y agrícolas, extrapolando la cobertura del muestreo hasta su máximo valor, los índices de DT de orden 0, 1 y 2 fueron similares entre el bosque secundario y primario, siendo ambos significativamente mayores a los presentes en el cultivo de plátanos. Por su parte, la diversidad taxonómica beta mostró que la pérdida de especies fue el proceso más influyente entre las zonas de bosque y cultivo.
- Con respecto a las comparaciones de DF entre sistemas naturales y agrícolas; aun cuando no se registraron grandes variaciones de divergencia, equidad, especialización y vulnerabilidad funcional; se reportó una drástica pérdida o erosión funcional conforme aumentó la influencia de la actividad agrícola ($FRic\ BP > FRic\ BS \gg FRic\ CUL$). Del mismo modo, la conversión de zonas de bosque a chacras de plátano mermó la cantidad de grupos funcionales y amplificó la vulnerabilidad funcional de los anuros.

- Se constata que el incremento de riqueza y el reemplazo de especies que tiene lugar en el bosque secundario enmascara la disminución de la variabilidad de rasgos funcionales asociados a los anuros. Dicha contracción del aporte funcional se encuentra englobada en una triple pérdida de biodiversidad (especies, grupos funcionales y rasgos funcionales) ligada al establecimiento de monocultivos, como el platanal, en la Amazonía.

7. AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a Raúl Bello por alojarme y brindarme la oportunidad de llevar a cabo el presente estudio en la Concesión de Conservación Kawsay, un sitio idóneo para el desarrollo de la ciencia en la provincia de Tambopata y en la Amazonía peruana. Agradezco a Tambopata Reserve Society (TREES) por haberme otorgado una beca para financiar los materiales, instrumentos y el transporte durante la fase de campo de la investigación. Agradezco a la Dr. Marta Williams León de Castro y a Germán Chávez, asesora del presente trabajo e investigador del Centro de Ornitología y Biodiversidad (CORBIDI) respectivamente, por las sugerencias y recomendaciones durante la elaboración del proyecto y manuscrito de la presente investigación. Finalmente, agradezco encarecidamente a Cristhiam Oropeza, Nelson Follador, Marcela Ossandón, Liz López Mendoza, Laura Boujalance, Daniela Olivera, Alieska Salazar, Camila Talavera, Julián Jaramillo, Erick Lenden-Hasse, Florian Chotard, Dorian Chañi, William Ttito, Yngrid Córdova y demás compañeros que me apoyaron con los muestreos y sin los cuales este trabajo no se hubiera logrado exitosamente.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

- 1) Adler, P. B., HilleRisLambers, J., & Levine, J. M. (2007). A niche for neutrality. *Ecology letters*, 10(2), 95-104.
- 2) Alford, RA; Richards, SJ. 1999. Global Amphibian Declines: A Problem in Applied Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30(1):133-165.
- 3) Alonso-Aguirre, A; Lampo, M. 2006. Protocolo de bioseguridad y cuarentena para prevenir la transmisión de enfermedades en anfibios. *In* Angulo A, Rueda-Almonacid, JV; Rodríguez-Mahecha, JV; La Marca, E (Eds). *Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina*. Bogotá D.C., Colombia. Panamericana Formas e Impresos S.A. 298 p.
- 4) Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., Norden, N., Santos, B. A., Leal, I. R., & Tabarelli, M. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from

forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 92(1), 326-340.

- 5) Baraloto, C., Hérault, B., Paine, C. T., Massot, H., Blanc, L., Bonal, D., Molino, J. F., Nicolini, E. A., & Sabatier, D. (2012). Contrasting taxonomic and functional responses of a tropical tree community to selective logging. *Journal of applied ecology*, 49(4), 861-870.
- 6) Baselga, A; Orme, CDL. 2012. betapart : an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3(5):808-812.
- 7) Baselga, A; Orme, D; Villeger, S; De Bortoli, J; Maintainer, FL. 2017. Package 'betapart' (en línea, sitio web). Consultado 14 mar. 2018. Disponible en <https://cran.r-project.org/web/packages/betapart/betapart.pdf>.
- 8) Beard, K. H., Vogt, K. A., & Kulmatiski, A. (2002). Top-down effects of a terrestrial frog on forest nutrient dynamics. *Oecologia*, 133(4), 583-593.
- 9) Beard, K. H., Eschtruth, A. K., Vogt, K. A., Vogt, D. J., & Scatena, F. N. (2003). The effects of the frog *Eleutherodactylus coqui* on invertebrates and ecosystem processes at two scales in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*, 19(6), 607-617.
- 10) Berriozabal-Islas, C; Badillo-Saldaña, LM; Ramírez-Bautista, A; Moreno, CE. 2017. Effects of habitat disturbance on lizard functional diversity in a tropical dry forest of the pacific coast of Mexico. *Tropical Conservation Science* 10:1-10.
- 11) Blondel, J. 2003. Guilds or Functional Groups: Does it Matter?. *Oikos* 100(2): 223-231.
- 12) Borges-Leite, M. J., Rodrigues, J. F., Gondim, P. M., & Borges-Nojosa, D. M. (2015). Reproductive activity of *Adenomera* aff. *hylaedactyla* (Anura: Leptodactylidae) in a coastal area of Brazil. *Animal Biology*, 65(2), 101-111.
- 13) Brady, V. J., Cardinale, B. J., Gathman, J. P., & Burton, T. M. (2002). Does facilitation of faunal recruitment benefit ecosystem restoration? An experimental study of invertebrate assemblages in wetland mesocosms. *Restoration Ecology*, 10(4), 617-626.
- 14) Brandl, SJ; Bellwood, DR. 2014. Individual-based analyses reveal limited functional overlap in a coral reef fish community. *Journal of Animal Ecology* 83(3):661-670.
- 15) Caminer, MA, & Ron, SR. (2014). Systematics of treefrogs of the *Hypsiboas calcaratus* and *Hypsiboas fasciatus* species complex (Anura, Hylidae) with the description of four new species. *Zookeys* (370), 1-68.

- 16) Catenazzi, A; Lehr, E; Rodriguez, LO; Vredenburg, VT. 2011. *Batrachochytrium dendrobatidis* y el Colapso de la Riqueza de Especies y Abundancia de Anuros en el Parque Nacional del Manu, Sureste de Perú. *Conservation Biology* 25(2):382-391.
- 17) Catenazzi, A; von May, R. 2014. Conservation Status of Amphibians in Peru. *Herpetological Monographs* 28(1):1-23.
- 18) Chao, A; Chazdon, RL; Colwell, RK; Shen, TJ. 2006. Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. *Biometrics* 62(2):361-371.
- 19) Chao, A; Gotelli, NJ; Hsieh, TC; Sander, EL; Ma, KH; Colwell, RK; Ellison, AM. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84(1):45-67.
- 20) Chao, A; Jost, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93(12):2533-2547.
- 21) Chao, A., Chiu, C. H., Villéger, S., Sun, I. F., Thorn, S., Lin, Y. C., Chiang, J. M. & Sherwin, W. B. (2019). An attribute-diversity approach to functional diversity, functional beta diversity, and related (dis) similarity measures. *Ecological Monographs*, 89(2), e01343.
- 22) Chapin III, F. S., Carpenter, S. R., Kofinas, G. P., Folke, C., Abel, N., Clark, W. C., Olson, P., Stafford-Smith, D. M., Walker, B., Young, O. R., Berkes, F., Biggs, R., Morgan-Grove, J., Naylor, R. L., Pinkerton, E., Steffen, W., & Swanson, F. J. (2010). Ecosystem stewardship: sustainability strategies for a rapidly changing planet. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(4), 241-249.
- 23) Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, evolution and systematics*, 6(1-2), 51-71.
- 24) Chazdon, R. L. (2008). Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science*, 320(5882), 1458-1460.
- 25) Chazdon, R. L., Peres, C. A., Dent, D., Sheil, D., Lugo, A. E., Lamb, D., Stork, N. E. & Miller, S. E. (2009). The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation biology*, 23(6), 1406-1417.
- 26) Clements FE. (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington, Washington, DC.
- 27) Connelly S, Pringle CM, Bixby RJ, Brenes R, Whiles MR, Lips KR, Kilham S, Huryn AD. (2008). Changes in stream primary producer communities resulting from large-scale catastrophic amphibian declines: Can small-scale experiments predict effects of tadpole loss?. *Ecosystems* 11:1262-1276.

- 28) Connelly, S., Pringle, C. M., Whiles, M. R., Lips, K. R., Kilham, S., & Brenes, R. (2011). Do tadpoles affect leaf decomposition in neotropical streams?. *Freshwater Biology*, 56(9), 1863-1875.
- 29) Coomes, OT; Grimard, F; y Burt GJ. 2000. Tropical forests and shifting cultivation: secondary forest fallow dynamics among traditional farmers of the Peruvian Amazon. *Ecological Economics* 32(1):109-124.
- 30) Cortés-Gómez, A. 2011. Ensamblajes de anfibios presentes en tres coberturas vegetales con diferentes estados sucesionales de bosques húmedos en el litoral pacífico colombiano. Tesis de Maestría. Santiago de Cali, Colombia. Universidad del Valle. 99 p.
- 31) Cortés-Gómez, A. M., Castro-Herrera, F., & Urbina-Cardona, J. N. (2013). Small changes in vegetation structure create great changes in amphibian ensembles in the Colombian Pacific rainforest. *Tropical Conservation Science*, 6(6), 749-769.
- 32) Cortés-Gomez, AM; Ruiz-Agudelo, CA; Valencia-Aguilar, A; Ladle, RJ. 2015. Ecological functions of neotropical amphibians and reptiles: A review. *Universitas Scientiarum* 20(2):229-245.
- 33) Cushman, SA. 2006. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological conservation* 128(2):231-240.
- 34) Dancé, C. J. (1980). Tendencias de la deforestación con fines agropecuarios en la Amazonía Peruana. *Revista Forestal del Perú* 10(1-2): 1-8 p.
- 35) da Silva-Vieira, W. L., Santana, G. G., & Arzabe, C. (2009). Diversity of reproductive modes in anurans communities in the Caatinga (dryland) of northeastern Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 18(1), 55-66.
- 36) Decreto Supremo N° 017-2009-AG. Aprueban Reglamento de Clasificación de Tierras por su capacidad de Uso Mayor. MINAGRI (Ministerio de Agricultura), Gobierno del Perú. 2 de septiembre.
- 37) De la Riva, I. 1990. Una especie nueva de *Olygon* (Anura: Hylidae) procedente de Bolivia. *Revista Española de Herpetología* 4: 81–86.
- 38) de la Peña-Domene, M., Martinez-Garza, C., Palmas-Perez, S., Rivas-Alonso, E., & Howe, H. F. (2014). Roles of birds and bats in early tropical-forest restoration. *PloS One*, 9(8), e104656.
- 39) Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. Pp. 342–444. In M. L. Cody and J. M. Diamond (Eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap Press, Massachusetts, U.S.A.
- 40) Doan, TM., y Arizabal-Arriaga, W. 2000. The impact of tourism on the herpetofauna of Tambopata, south-eastern Peru. In C. A. Kirkby, T. M. Doan, H. Lloyd, A. Comejo E, W Arizabal A., and A. Palomino M. (Eds.), *Tourism Development*

- and the Status of Neotropical Lowland Wildlife in Tambopata, South-eastern Peru: Recommendations for Tourism and Conservation/El Desarrollo Turístico, su Impacto sobre la Fauna Neotropical de Tambopata, Sureste del Peru: Recomendaciones para el Turismo y la Conservación, pp. 63-76. Tambopata Reserve Society, London.
- 41) Doan, TM, y Arizábal, W. 2002. Microgeographic Variation in Species Composition of the Herpetofaunal Communities of Tambopata Region, Peru. *Biotropica* 34(1):101-117.
 - 42) Doan, TM. 2003. Which methods are most effective for surveying rain forest herpetofauna?. *Journal of herpetology*, 37(1), 72-82.
 - 43) Dorneles-Audino, L., Louzada, J., & Comita, L. (2014). Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional diversity?. *Biological Conservation*, 169, 248-257.
 - 44) Duellman, WE. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Miscellaneous Publications of the University of Kansas* 65:1-352.
 - 45) Duellman, WE. 1995. Temporal Fluctuations in Abundances of Anuran Amphibians in a Seasonal Amazonian Rainforest. *Journal of Herpetology* 29(1):13-21.
 - 46) Duellman, WE. 2005. *Cusco Amazonico*. Comstock Publications Associates. 433 p.
 - 47) Duellman, WE, y Lehr, E. 2009. *Terrestrial-breeding frogs (Strabomantidae) in Peru*. Natur und Tier Verlag. 382 p.
 - 48) Dunn, R. R. (2004). Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology*, 18(2), 302-309.
 - 49) Eekhout, X. 2010. Chapter 20: Sampling reptiles and amphibians. *In* Eymann, J; Degreef, J; Hauser, CL.; Monje, JC; Samyn, Y; VandenSpiegel, D (Eds.). *Manual on Field Recording Techniques and Protocols for All Taxa Biodiversity Inventories and Monitoring*, part 2. Brussels, Belgium. United Kingdom: ABC Taxa. 330 p.
 - 50) Feinsinger, P. 2001. *Designing field studies for biodiversity conservation*. The Nature Conservancy. Island Press. Washington DC, USA. 224 p.
 - 51) Feldpausch, T. R., Prates-Clark, C. D. C., Fernandes, E. C., & Riha, S. J. (2007). Secondary forest growth deviation from chronosequence predictions in central Amazonia. *Global Change Biology*, 13(5), 967-979.
 - 52) Ficetola, F. G., D. Furlani, G. Colombo, F. De Bernardi. 2008. Assessing the value of secondary forest for amphibians: *Eleutherodactylus* frogs in a gradient of forest alteration. *Biodiversity Conservation*, Vol. 17: 2185-2195.
 - 53) Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: The first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution* 11(3):119–124.

- 54) Flecker, A. S., Feifarek, B. P., & Taylor, B. W. (1999). Ecosystem engineering by a tropical tadpole: density-dependent effects on habitat structure and larval growth rates. *Copeia*, 495-500.
- 55) Fontana, S; Petchey, OL; Pomati, F. 2016. Individual-level trait diversity concepts and indices to comprehensively describe community change in multidimensional trait space. *Functional Ecology* 30(5):808-818.
- 56) Frishkoff, LO; Hadly, EA; Daily, GC. 2015. Thermal niche predicts tolerance to habitat conversion in tropical amphibians and reptiles. *Global Change Biology* 21(11):3901-3916.
- 57) Frost, DR. 2019. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0 (28 April 2019). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- 58) Führer, E. (2000). Forest functions, ecosystem stability and management. *Forest Ecology and management*, 132(1), 29-38.
- 59) Gardner, TA; Barlow, J; Peres, CA. 2007a. Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: The importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation* 138(1-2):166-179.
- 60) Gardner TA; Ribero-Júnior MA, Barlow J, Ávila-Pires TC, Hoogmoed MS, Peres CA. 2007b. The Value of Primary, Secondary, and Plantation Forest for a Neotropical Herpetofauna. *Conservation Biology* 21(3): 775-787.
- 61) Gerisch, M., Agostinelli, V., Henle, K., & Dziock, F. (2012). More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. *Oikos*, 121(4), 508-515.
- 62) Gleason HA. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bull Torrey Bot Club* 53:7–26.
- 63) Guariguata, M. R., & Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest ecology and management*, 148(1-3), 185-206.
- 64) Guimarães-Mesquita, R. D. C., Massoca, P. E. D. S., Jakovac, C. C., Bentos, T. V., & Williamson, G. B. (2015). Amazon rain forest succession: stochasticity or land-use legacy?. *BioScience*, 65(9), 849-861.
- 65) Hammer, Ø; Harper, DAT; Ryan, PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis (en línea, sitio web). Consultado 1 mar. 2018. Disponible en <http://www.forskningssdatabasen.dk/en/catalog/2192867784>.

- 66) Heinen, J. T. (1992). Comparisons of the leaf litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: some implications for faunal restoration. *Biotropica*, 431-439.
- 67) Hernández-Ordóñez, O., Urbina-Cardona, N., Martínez- Ramos, M. (2015). Recovery of amphibian and reptile assemblages during old-field succession of tropical rainforests. *Biotropica*. 47 (3): 377-388.
- 68) Herrera-Montes, A., & Brokaw, N. (2010). Conservation value of tropical secondary forest: a herpetofaunal perspective. *Biological Conservation*, 143(6), 1414-1422.
- 69) Hilje, B., Aide, T. M. (2012). Recovery of amphibian species richness and composition in a chronosequence of secondary forests, northeastern Costa Rica. *Biological Conservation*. 146 (1): 170-176.
- 70) Hsieh, TC; Ma, KH; Chao, A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7(12):1451-1456.
- 71) Imbernon, J. 1999. A comparison of the driving forces behind deforestation in the Peruvian and the Brazilian Amazon. *Ambio* 28(6):509-513.
- 72) IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2017. The IUCN Red List of Threatened Species, version 2017-3 (en línea, sitio web). IUCN, Gland, Switzerland. Consultado 20 feb. 2018. Disponible en <http://www.iucnredlist.org>.
- 73) Johnson, B. (1992). Habitat loss and declining amphibian population. *In* Bishop, CA; Pettit, KE (Eds.). *Declines in Canadian amphibian populations: Designing a National Monitoring Strategy*. Occasional paper no 76, Canadian Wildlife Service, Ottawa: 71-76.
- 74) Kupferberg, S. (1997). Facilitation of periphyton production by tadpole grazing: functional differences between species. *Freshwater Biology*, 37(2), 427-439.
- 75) Laliberté, E; Legendre, P; Maintainer, BS. 2014. Package «FD» (en línea, sitio web). Consultado 14 mar. 2018. Disponible en <https://cran.r-project.org/web/packages/FD/FD.pdf>.
- 76) Laurance, W. F., Albernaz, A. K., Fearnside, P. M., Vasconcelos, H. L., & Ferreira, L. V. (2004). Deforestation in Amazonia. *Science*, 304(5674), 1109-1111.
- 77) Lawton, J. H. 1987. Are there assembly rules for successional communities? PP. 225–244. *In* A. J. Gray, M. J. Crawley, and P. J. Edwards (Eds.), *Colonization, Succession and Stability*. Blackwell Scientific, Oxford, U.K.

- 78) Legras, G., Loiseau, N., Gaertner, J. C., Poggiale, J. C., & Gaertner-Mazouni, N. (2019). Assessing functional diversity: the influence of the number of the functional traits. *Theoretical Ecology*, 1-10.
- 79) Martín-López, B., J. A. Gonzales, S. Díaz, I. Castro, M. García-Llorente. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas* 16(3): 69-80.
- 80) Medina-Rangel, GF; López-Perilla, YR. 2014. Diversidad de anfibios y reptiles en la alta montaña del suroriente de la sabana de Bogotá, Colombia. *Herpetotropicos* 10(1):17-30.
- 81) Monteith, J., & Unsworth, M. (2013). *Principles of environmental physics: plants, animals, and the atmosphere*. Academic Press.
- 82) Morante-Filho, J. C., Arroyo-Rodríguez, V., & Faria, D. (2016). Patterns and predictors of β -diversity in the fragmented Brazilian Atlantic forest: a multiscale analysis of forest specialist and generalist birds. *Journal of Animal Ecology*, 85(1), 240-250.
- 83) Moreno, CE; Barragán, F; Pineda, E; Pavón, NP. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: Alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82(4):1249-1261.
- 84) Moreno, C. E., Calderón-Patrón, J. M., Martín-Regalado, N., Martínez-Falcón, A. P., Ortega-Martínez, I. J., Ríos-Díaz, C. L., & Rosas, F. (2018). Measuring species diversity in the tropics: a review of methodological approaches and framework for future studies. *Biotropica*, 50(6), 929-941.
- 85) Morin, PJ. 2011. *Community Ecology*. Second edition. Chichester, United Kingdom. Wiley. 418 p.
- 86) Mouchet, MA; Villéger, S; **Mason**, NWH; Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24(4):867-876.
- 87) Mouchet, M; Guilhaumon, F; Villéger, S; Mason, NWH; Tomasini, JA; Mouillot, D. 2008. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos* 117(5):794-800.
- 88) Mouillot, D; Graham, NAJ; Villéger, S; Mason, NWH; Bellwood, DR. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution* 28(3):167-177.
- 89) Naeem, S. & J. P. Wright. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*. Vol 6: 567-579.

- 90) Navas, CA; Gomes, FR; Carvalho, JE. 2008. Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: Integration and evolutionary implications. *Comparative Biochemistry and Physiology* 151(3):344-362.
- 91) Norden N, Angarita HA, Bongers F, Martínez-Ramos M, Granzow-de la Cerda I, van Breugel M, Lebrija-Trejos E, Meave JA, Vandermeer J, Williamson GB, Finegan B, Mesquita R, Chazdon RL. (2015). Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proc Natl Acad Sci USA* 112:8013–8018.
- 92) Nowakowski, AJ; Watling, JI; Thompson, ME; Bruschi, GA; Catenazzi, A; Whitfield, SM; Kurz, DJ; Suárez-Mayorga, Á; Aponte-Gutiérrez, A; Donnelly, MA; Todd, BD. 2018. Thermal biology mediates responses of amphibians and reptiles to habitat modification. *Ecology Letters* 21(3):345-355.
- 93) Nowakowski, AJ; Watling, JI; Whitfield, SM; Todd, BD; Kurz, DJ; Donnelly, MA. 2017. Tropical amphibians in shifting thermal landscapes under land-use and climate change. *Conservation Biology* 31(1):96-105.
- 94) Pawar, S. S., Rawat, G. S., & Choudhury, B. C. (2004). Recovery of frog and lizard communities following primary habitat alteration in Mizoram, Northeast India. *BMC ecology*, 4(1), 10.
- 95) Pereyra, LC; Akmentins, MS; Vaira, M; Moreno, CE. 2018. Disentangling the multiple components of anuran diversity associated to different land-uses in Yungas forests, Argentina. *Animal Conservation* 21(1):1-9.
- 96) Pielou, EC. 1984. *The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination*. USA. Wiley. 288 p.
- 97) Pineda, E., Moreno, C., Escobar, F., & Halffter, G. (2005). Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, 19(2), 400-410.
- 98) Pringle, RM; Webb, JK; Shine, R. 2003. Canopy structure, microclimate, and habitat selection by a nocturnal snake, *Hoplocephalus bungaroides*. *Ecology* 84(10):2668-2679.
- 99) Purschke, O., Schmid, B. C., Sykes, M. T., Poschlod, P., Michalski, S. G., Durka, W., Kühn, I., Winter, M., & Prentice, H. C. (2013). Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology*, 101(4), 857-866.
- 100) R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing (en línea, programa informático). Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing. Consultado 10 feb. 2018. Disponible en <https://www.R-project.org/>.
- 101) Ranvestel, A. W., Lips, K. R., Pringle, C. M., Whiles, M. R., & Bixby, R. J. (2004). Neotropical tadpoles influence stream benthos: evidence for the ecological

- consequences of decline in amphibian populations. *Freshwater Biology*, 49(3), 274-285.
- 102) Real Academia Española. 2014. Agricultura. En *Diccionario de la lengua española*, 23a edición (en línea, sitio web). Consultado 22 de abril de 2018. Disponible en http://buscon.rae.es/draeI/SrvltConsulta?TIPO_BUS=3&LEMA=disquisici%F3n
- 103) Rios-López, N., & Aide, M. (2007): Herpetofaunal dynamics during secondary succession. *Herpetologica*. 63: 35-50.
- 104) Rittenhouse, TAG; Harper, EB; Rehard, LR; Semlitsch, RD. 2008. The Role of Microhabitats in the Desiccation and Survival of Anurans in Recently Harvested Oak–Hickory Forest. *Copeia* 2008(4):807-814.
- 105) Robinson, D; Warmesley, A; Nowakowski, AJ; Reider, KE; Donnelly, MA. 2013. The value of remnant trees in pastures for a neotropical poison frog. *Journal of Tropical Ecology* 29(4):345-352.
- 106) Rodríguez, LO, y Duellman, WE. 1994. Guide to the frogs of the Iquitos region, Amazonian Peru. Natural History Museum, University of Kansas.
- 107) Rodríguez, L; Emmons, LH. 1994. Amphibians and reptiles in the Tambopata-Candamo Reserved Zone. *In* Foster, RB; Parker III, TA; Gentry, AH; Emmons, LH; Chicchón, A; Schulenberg, T; Rodríguez, L; Lamas, G; Ortega, H; Icochea, J; Wust, W; Romo, M; Castillo, JA, Phillips, O; Reynel, C; Kratter, A; Donahue, PK; Barkley, LJ (Eds.). *The Tambopata-Candamo Reserved Zone of southeastern Peru: a biological assessment*. Washington, D.C., USA. Conservation International. 184 p.
- 108) Rohr, JR; Raffel, TR. 2010. Linking global climate and temperature variability to widespread amphibian declines putatively caused by disease. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107(18):8269-8274.
- 109) Rueda-Almonacid, JV; Castro-Herrera, F; y Cortez, C. 2006. Técnicas para el inventario y muestreo de anfibios: Una compilación. *In* Angulo A, Rueda-Almonacid, JV; Rodríguez-Mahecha, JV; La Marca, E (Eds). *Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina*. Bogotá D.C., Colombia. Panamericana Formas e Impresos S.A. 298 p.
- 110) Russildi, G., Arroyo-Rodríguez, V., Hernández-Ordóñez, O., Pineda, E., & Reynoso, V. H. (2016). Species-and community-level responses to habitat spatial changes in fragmented rainforests: assessing compensatory dynamics in amphibians and reptiles. *Biodiversity and Conservation*, 25(2), 375-392.
- 111) Salas, AW. 1995. Lista de anfibios y reptiles del centro de investigaciones Tambopata. *In* *Rainforest Expeditions* (Ed.). Tambopata Research Center: rainforest

- biology workshops and research program. Lima, Perú. Rainforest Expeditions S.L.R. p. 40-41.
- 112) Salgado-Negret, B. 2015. La Ecología Funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Bogotá, D.C., Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 236 p.
- 113) Santos-Bitencourt, B., da Silva, P. G., Morato, E. F., & de Lima, Y. G. (2019). Dung beetle responses to successional stages in the Amazon rainforest. *Biodiversity and Conservation*, 1-17.
- 114) Scheffers, BR; Edwards, DP; Diesmos, A; Williams, SE; Evans, TA. 2014. Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. *Global Change Biology* 20(2):495-503.
- 115) Sehgelmeble, PJ. 1997. Lista de anfibios y reptiles observados en los alrededores de Sachavacayoc Centre. In Salas, AW (Ed.). Programa de investigación básica en Sachavacayoc Centre: informe de avances período julio– diciembre 1996. Lima, Peru. CEDCON. 27 p.
- 116) Stanturf, J. A. (2005). What is forest restoration. *Restoration of boreal and temperate forests*. CRC Press, Boca Raton, 3-11.
- 117) Stanturf, J. A., Palik, B. J., Williams, M. I., Dumroese, R. K., & Madsen, P. (2014). Forest restoration paradigms. *Journal of sustainable forestry*, 33(sup1), S161-S194.
- 118) Stratford, JA; Stouffer, PC. 2015. Forest fragmentation alters microhabitat availability for Neotropical terrestrial insectivorous birds. *Biological Conservation* 188:109-115.
- 119) StrauB et al. 2012. The world's richest tadpole communities show functional redundancy and low functional diversity: ecological data on Madagascar's stream-dwelling amphibian larvae. *BMC Ecology* 10:12.
- 120) Supp, S. R., & Ernest, S. M. (2014). Species-level and community-level responses to disturbance: a cross-community analysis. *Ecology*, 95(7), 1717-1723.
- 121) Thompson, ME; Nowakowski, AJ; Donnelly, MA. 2016. The importance of defining focal assemblages when evaluating amphibian and reptile responses to land use. *Conservation Biology* 30(2):249-258.
- 122) Tilman D. 2001. Functional diversity. In: Levin SA, ed. *Encyclopedia of biodiversity*. San Diego: Academic Press. pp 109–120.
- 123) Tingley, R., Greenlees, M. J., & Shine, R. (2012). Hydric balance and locomotor performance of an anuran (*Rhinella marina*) invading the Australian arid zone. *Oikos*, 121(12), 1959-1965.

- 124) Trimble, M. J., & Van Aarde, R. J. (2014). Amphibian and reptile communities and functional groups over a land-use gradient in a coastal tropical forest landscape of high richness and endemism. *Animal Conservation*, 17(5), 441-453.
- 125) Tsianou MA, y Kallimanis AS. (2016). Different species traits produce diverse spatial functional diversity patterns of amphibians. *Biodiversity and conservation*, 25(1), 117-132.
- 126) Urbina, JN; Londoño, MC. 2003. Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de perturbación en la Isla Gorgona, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 27(102):105-113.
- 127) Villacampa, J., Serrano-Rojas, S. & Whitworth, A. (2017). Amphibians of the Manu Learning Centre and other areas of the Manu region. The Crees Foundation. Cusco, Peru. 282 pp.
- 128) Villéger, S; Grenouillet, G; Brosse, S. 2013. Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 22(6):671-681.
- 129) Villéger, S; Mason, NWH; Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8):2290-2301.
- 130) Villéger, S; Miranda, JR; Hernández, DF; Mouillot, D. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20(6):1512-1522.
- 131) Villéger, S. (27 de agosto de 2019). Computing Functional Diversity Indices [Códigos y secuencia de comandos para el cálculo de los índices de diversidad funcional multidimensional en el programa R]. Recuperado de <http://villeger.sebastien.free.fr/Rscripts.html>.
- 132) Vitt, LJ; Avila-Pires, TCS; Caldwell, JP; Oliveira, VRL. 2008. The Impact of Individual Tree Harvesting on Thermal Environments of Lizards in Amazonian Rain Forest. *Conservation Biology* 12(3):654-664.
- 133) Vitt, LJ; Caldwell, JP. 2014. *Herpetology: An Introductory Biology of Biology of Amphibians and Reptiles*. Fourth edition. San Diego, California, USA. Academic Press ELSEVIER. 757 p.
- 134) von May, R; Siu Ting, K; Jacobs, JM; Medina Müller, M; Gagliardi Urrutia, G; Donnelly, MA. 2009. Species diversity and conservation status of amphibians in Madre de Dios, southern Peru. *Herpetological Conservation and Biology* 4(1):14-29.

- 135) Whiles, M. R., Lips, K. R., Pringle, C. M., Kilham, S. S., Bixby, R. J., Brenes, R., Connelly, S., Colon-Gaud, J. C., Hunte-Brown, M., Huryn, A. D., Montgomery, C., & Peterson, S. (2006). The effects of amphibian population declines on the structure and function of Neotropical stream ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(1), 27-34.