

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA**

**LA MOLINA**

**FACULTAD DE CIENCIAS**



**“DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y FUNCIONAL DE ANUROS EN  
LA CONCESIÓN DE CONSERVACIÓN KAWSAY, ÁREA DE  
AMORTIGUAMIENTO DE LA RESERVA NACIONAL  
TAMBOPATA”**

Presentada por:

**CARLOS EDUARDO ALMORA GARCÍA**

Tesis para Optar el Título Profesional de:

**BIÓLOGO**

Lima – Perú

**2021**

---

**La UNALM es la titular de los derechos patrimoniales de la presente investigación  
(Art. 24. Reglamento de Propiedad Intelectual)**

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA  
LA MOLINA**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**“DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y FUNCIONAL DE ANUROS EN LA  
CONCESIÓN DE CONSERVACIÓN KAWSAY, ÁREA DE  
AMORTIGUAMIENTO DE LA RESERVA NACIONAL  
TAMBOPATA”**

Presentada por:

**CARLOS EDUARDO ALMORA GARCÍA**

Tesis para Optar el Título Profesional de:

**BIÓLOGO**

Sustentada y aprobada por el siguiente jurado:

---

Mg. Sc. Diana Zulema Quinteros Carlos  
PRESIDENTE

---

Mg. Sc. Liz Zaida Castañeda Córdova  
MIEMBRO

---

Ing. Luis Antonio Tovar Narváez  
MIEMBRO

---

Dra. Marta Williams León de Castro  
ASESORA

## **DEDICATORIA**

*A mi madre  
María García,  
por apoyarme en cada momento de mi vida*

*A mis maestros,  
compañeros y amigos de CORBIDI,  
todo en cuanto sé de este hermoso grupo, los anfibios,  
se los debo a ustedes.*

## **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 Dra. Marta Williams León de Castro, asesora del presente trabajo, y a Germán Chávez, investigador del Centro de Ornitología y Biodiversidad -CORBIDI, 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 durante la realización de este trabajo y sin los cuales esta investigación no se hubiera logrado exitosamente.

# ÍNDICE GENERAL

RESUMEN .....	vi
ABSTRACT .....	vii
I. INTRODUCCIÓN .....	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA.....	6
2.1 Generalidades: comunidades y ensamblajes ecológicos.....	6
2.2 Las especies en un contexto espacial: hábitats y microhábitats.....	7
2.3 Diversidad biológica.....	8
2.4 Cuantificación clásica de la diversidad: índices de diversidad taxonómica.....	10
2.5 Procesos ecosistémicos: índices de diversidad funcional.....	12
2.6 Agricultura, sistemas agrícolas y su impacto en el Amazonía peruana.....	13
III. MATERIALES Y MÉTODOS .....	17
3.1 Métodos de recolección de datos.....	17
3.1.1 Zona de estudio.....	17
3.1.2 Muestreo de anuros.....	20
3.1.3 Rasgos funcionales.....	20
3.2 Métodos de análisis de datos.....	27
3.2.1 Descripción de los ensamblajes de anuros.....	27
3.2.2 Diversidad taxonómica.....	27
3.2.3 Diversidad funcional.....	28
IV. RESULTADOS.....	30
4.1 Descripción de los ensamblajes de anuros.....	30
4.2 Diversidad taxonómica.....	36

4.3 Diversidad funcional.....	38
V. DISCUSIONES.....	43
5.1 Diversidad taxonómica.....	44
5.2 Diversidad funcional.....	48
VI. CONCLUSIONES .....	53
VII. RECOMENDACIONES .....	55
VIII. BIBLIOGRAFÍA .....	56
IX. ANEXOS.....	81

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Coordenadas UTM referenciales para cada sitio de muestreo .....	18
Tabla 2: Rasgos funcionales por especie en sistemas naturales y agrícolas.....	23
Tabla 3: Abundancias por especie en sistemas naturales y agrícolas.....	31
Tabla 4: Riqueza por grupo funcional, redundancia funcional (FRed) y vulnerabilidad funcional (FVul).....	41

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de la Concesión de Conservación Kawsay. ....	19
Figura 2. Diagrama del análisis estadístico para el cálculo de la diversidad funcional alfa y beta. ....	29
Figura 3. Porcentaje de riqueza por familia taxonómica. ....	30
Figura 4. Análisis de correspondencia entre especies y sistemas (BP, BS, CUL). ....	33
Figura 5. Curva de rango abundancia para el bosque primario (BP). ....	34
Figura 6. Curva de rango abundancia para el bosque secundario (BS). ....	34
Figura 7. Curva de rango abundancia para el cultivo de plátano (CUL). ....	35
Figura 8. Equidad relativa de primer orden en el bosque primario (BP), bosque secundario (BS) y el cultivo de plátano (CUL). ....	35
Figura 9. Coberturas de muestreos interpoladas en función del número de transectos recorridos en el muestreo de anuros. ....	36
Figura 10. Diversidad taxonómica anurofaunística de orden 0 (riqueza), 1 (especies comunes) y 2 (especies dominantes). ....	37
Figura 11. Diversidad taxonómica beta entre sistema naturales y agrícolas medida con la disimilaridad de Sorensen. ....	38
Figura 12. Índices de diversidad funcional en sistemas naturales y agrícolas. ....	39
Figura 13. Diversidad funcional beta entre sistema naturales y agrícolas medida con la disimilaridad de Sorensen; beta_recambio. ....	40
Figura 14. Dendrograma de grupos funcionales (FG) elaborado con los rasgos funcionales de todas las especies en BP, BS y CUL y el algoritmo de Ward. ....	41
Figura 15. Vulnerabilidad funcional (FVul) y riqueza de grupos funcionales (FGR) entre sistemas naturales y agrícolas. ....	42
Figura 16. Escenario propuesto de recuperación anurofaunística de especies entre sistemas naturales y agrícolas. ....	45

## ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1: Sectores dentro de la Concesión de Conservación Kawsay .....	82
Anexo 2: Transectos de evaluación .....	83
Anexo 3: Muestreo de anuros y toma de datos.....	84

## RESUMEN

La conversión de los bosques amazónicos en tierras agrícolas repercute negativamente sobre la biota, siendo los anuros uno de los grupos más vulnerables ante los cambios en las condiciones ambientales de sus hábitats. Tradicionalmente la influencia de dicha transformación sobre los ensamblajes anurofaunísticos se ha analizado en términos de riqueza y abundancia de especies (i.e. diversidad taxonómica) entre sistemas agrícolas y naturales, sin tomar en cuenta cómo se alteran las características morfológicas, ecológicas y reproductivas que poseen los individuos y los grupos funcionales en la comunidad (i.e. diversidad funcional) ante una perturbación. En este estudio, se buscó evidenciar las diferencias entre las estimaciones de diversidad taxonómica (DT) y funcional (DF) de anuros con respecto a sistemas naturales (bosque primario) y agrícolas (bosque secundario y cultivo de plátano) en la Concesión de Conservación Kawsay, en el sureste de la Amazonía peruana. Se muestrearon anuros en treinta transectos de 4x30m por sitio, registrando la riqueza y abundancia de las especies, así como diez rasgos funcionales relacionados a su biología y rol ecosistémico. La disminución de la riqueza funcional en el bosque secundario –vinculada a una disminución local de rasgos– evidenció las diferencias en las tendencias de DT y DF, contrastando con la similitud entre bosque primario y secundario para las demás estimaciones locales de diversidad. Asimismo, en el cultivo de plátano la transformación del bosque ha promovido una pérdida drástica de especies y rasgos funcionales, resultando en los niveles más bajos de DT y DF. En resumen, se reporta por primera vez una pérdida triple de biodiversidad (especies, grupos y rasgos funcionales) asociada a la agricultura en la Amazonía peruana, pérdida que puede ser enmascarada parcialmente por el incremento en la riqueza y el recambio de especies en los bosques secundarios.

**Palabras clave:** anfibios, agricultura amazónica, bosque húmedo subtropical, rasgos funcionales, diversidad alfa y beta, ecología de comunidades.

## ABSTRACT

The conversion of Amazonian forests to agricultural lands has a negative impact on biota, being anurans one of the most vulnerable groups in the face of changes in the environmental conditions of their habitats. Traditionally, the influence of this transformation on the anurofaunistic assemblages of agricultural and natural systems has been analyzed in terms of species richness and abundance (i.e. taxonomic diversity), without taking into account, in the face of the disturbance, how altered morphological, ecological and reproductive characteristics contain individuals and functional groups in the community (i.e. functional diversity). We aim to show the differences between anuran taxonomic diversity (TD) and functional diversity (FD) metrics in natural systems (primary forest) and agricultural lands (secondary forest and banana crops) at Kawsay Conservation Concession, in the southeastern Peruvian Amazon. Anurans were sampled in thirty 4 x 30 m transects per site, recording species' richness and abundances, as well as ten functional features related to their biological and ecosystem roles. The decrease in functional richness in the secondary forest –linked to local traits reductions– shows differences in TD and FD trends, contrasting with the similarity between primary forests and secondary forests for the rest of the local diversity estimates. Likewise, in the banana crop the transformation of the forest has promoted a drastic loss of species and functional traits, resulting in the lowest levels of TD and FD. In summary, a triple loss of biodiversity (species, groups and functional characteristics) associated with agriculture in the Peruvian Amazon is reported for the first time, which can be partially masked by the richness and species turnover increase in secondary forests.

**Keywords:** amphibians, amazonian agriculture, subtropical humid forest, functional traits, alpha and beta diversity, community ecology.

## I. 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 los ensamblajes 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 & 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 & Salas, 1991; Rodríguez & Emmons, 1994; Salas, 1995; Sehgelmeble, 1997), y solo Doan & Arizábal (2008) han analizado la variación entre ensamblajes locales de anfibios y reptiles en la región. Pese a que dichos

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. Por ejemplo, para poder cuantificar la magnitud del impacto que tiene una perturbación sobre un proceso ecosistémico (e.g. el flujo de energía y materia en la red trófica) es necesario entender en primer lugar como las especies que habitan en esos ecosistemas, y que desempeñan roles específicos dentro de su comunidad, responden ante dicha perturbación. De este modo, buscaremos una estrategia general para revertir los efectos nocivos sobre la biota escalando desde la influencia que tiene la perturbación para las poblaciones de las especies (e.g. el incremento en la mortalidad de renacuajos de la especie X) hasta los cambios que produzcan sobre las fases mismas del proceso en el que participan (e.g. la disminución de consumidores secundarios).

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 & López-Perilla, 2014; Navas *et al.*, 2008; Vitt & 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 Nowakowski *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 & 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 las individuos de las temperaturas diurnas extremas (Rittenhouse *et al.*, 2008;

Scheffers *et al.*, 2014; Stratford & 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 disminuyendo la disponibilidad de sitios de reproducción y aumentando la tasa de mortalidad a causa del 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 & von May, 2014; Alford y Richards, 1999; Gardner *et al.*, 2007; Thompson *et al.*, 2016). El panorama se ha tornado aún más alarmante en la últimas décadas al registrarse un 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 & Raffel, 2010), razón que ha llevado a los anuros, el orden de anfibios más diverso y representativo en el país, al centro de la discusión sobre las problemáticas que afectan a las especies bajo categorías de amenaza (IUCN, 2020). 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 herbívoros 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; Conelly *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 del ensamblaje 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 comunitaria, 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 & 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 los ensamblajes faunísticos del lugar.

La presente investigación tiene por objetivo evidenciar las diferencias entre las estimaciones de diversidad taxonómica y funcional de anuros con respecto a sistemas naturales y agrícolas en la Concesión de Conservación Kawsay; realizándose para ello: (i) una descripción de la composición y la abundancia de anuros en los sistemas naturales y agrícolas y (ii) comparaciones de los patrones de diversidad taxonómica y funcional hallados entre el bosque primario (BP), bosque secundario (BS) y el cultivo de plátanos (CUL). En suma, partiendo de las diferencias entre las diversidades y su relación con la actividad agrícola, 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).

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

### 2.1 Generalidades: comunidades y ensamblajes ecológicos.

La ecología ha sido muy criticada a lo largo de años por utilizar lenguaje confuso e impreciso dado que muchos de los términos ecológicos tienen múltiples significados y estos significados, especialmente en la ecología de comunidades, son muy similares entre ellos (Frazier, 1994; Fauth *et al.*, 1996; Hodges, 2008, Stroud *et al.*, 2015). Es así que Fauth *et al.*, (1996) afirman que aclarar la terminología ecológica es sumamente importante y necesario pues así se hacen explícitas las asunciones que subyacen a las definiciones y se direcciona la atención hacia aquellos conceptos en los cuales se necesita verificación empírica, además de facilitar la comunicación clara entre especialistas y ante la sociedad en general. Dichos autores, en consenso con Stroud *et al.*, 2015, se enfocan en cuatro términos comúnmente utilizados en ecología de comunidades: comunidad, gremio, ensamblaje y ensamble (traducción literal para los términos *community*, *guild*, *assemblage*, *ensemble*), y los redefinen basándose en tres ejes transversales a sus contextos filogenéticos (taxa), espaciales (comunidades) y de recursos (gremios):

- Comunidad (*Ecological community*): es el conjunto de organismos de distintas especies que viven al mismo tiempo en el mismo espacio (Begon et al., 1990).
- Taxa: conjunto de especies emparentadas filogenéticamente (i.e. poblaciones de linajes que poseen un ancestro común) y agrupadas bajo alguna categoría taxonómica lineana.
- Gremio (*Guild*): grupos de especies, cualquiera que sea su clasificación taxonómica o distribución geográfica, que explotan el mismo tipo de recurso de manera similar.
- Ensamblajes (*Assemblage*): intersección entre los conceptos de taxa y comunidad, definidos como un conjunto de especies emparentadas filogenéticamente que habitan cierto espacio geográfico común, delimitado explícitamente en cada estudio. No es un sinónimo de comunidad ecológica pues se refiere a un grupo taxonómico dentro de ella.
- Ensamble (*Ensemble*): intersección entre los conceptos de taxa, comunidad y gremio, definido como conjunto de especies emparentadas filogenéticamente que explotan el

definido como conjunto de especies emparentadas filogenéticamente que explotan el mismo tipo de recurso de manera similar dentro de una comunidad.

Aunque estas nociones marcan diferencias claras entre la terminología inglesa, existen ciertas discrepancias con respecto a la traducción al español de los conceptos previamente mencionados por Fauth *et al.*, (1996). Por un lado, Monge-Nájera (2015) comenta que la traducción más frecuente en la literatura biológica en castellano para *assemblage* es *asamblea* y no *ensamblajes*, mientras la traducción correcta para *ensemble* es *conjunto* y no *ensamble*. Por otro lado, Ramírez & Gutiérrez-Fonseca (2016) y Fontenla (2018) defienden el uso de los términos *ensamblajes* y *ensambles* por denotar un conjunto de especies que, además de estar restringidos espacialmente y/o de acuerdo al uso de recursos, potencialmente interactúan entre ellas de forma específica y participan de procesos ecosistémicos. En el presente trabajo se seguirá la definición establecida por Fauth *et al.*, (1996) y la traducción al español recomendada por Ramírez & Gutiérrez-Fonseca (2016) y Fontenla (2018) para el término *ensamblaje*.

## **2.2 Las especies en un contexto espacial: hábitats y microhábitats.**

El hábitat es posiblemente uno de los conceptos más importantes, y sin embargo menos discutidos, en ecología pues se ha utilizado ampliamente en la literatura aún sin existir a un consenso explícito sobre lo que significa, causando ambigüedad (e.g. al sinonimizarse tipo de hábitat como tipo de vegetación), imprecisiones (e.g. al confundir hábitat con hábito ecológico) e interpretaciones incorrectas dentro de la comunidad científica (Hall *et al.*, 1997; Krausman & Morrison, 2016; Mitchell, 2005).

Entre las definiciones más conocidas para el término hábitat tenemos a: “el lugar donde un organismo vive o a donde uno puede ir para encontrarlo” (Odum, 1971), “el medio ambiente en cuanto a sus aspectos físicos y químicos [...], usualmente concebidos como el rango de entornos o comunidades en las cuales una especie habita” (Whittaker *et al.*, 1973), de modo que existe un acuerdo tácito en la literatura científica de que el término hábitat únicamente hace referencia a los componentes abióticos del espacio geográfico en el que se encuentra una especie. Por ello, resulta conveniente en el presente trabajo seguir una definición que sea conceptualmente más amplia (al involucrar tanto dimensiones espaciales como ecológicas) y empíricamente más precisa (al centrarse en los recursos y condiciones requeridas por una especie en particular) para el término hábitat. En consecuencia, se

considerará al hábitat como “un área ecológica u ambiental donde los individuos de una especie viven y pueden encontrar alimento, refugio, protección y parejas para reproducirse” (Krausman & Morrison, 2016; Thomas, 2019).

Desde una perspectiva geográfica dicho hábitat se puede considerar como una sección de la distribución geográfica de una especie y, al mismo tiempo, como una subsección del rango hogareño o *home range*, entendido como el área de la distribución de una especie donde sus individuos viven y se desplazan periódicamente para realizar sus actividades (Burt, 1943; Morrone & Escalante, 2016). Se reconoce entonces una jerarquía espacial constituida, desde lo general a lo particular, por el área de distribución, el rango hogareño y el hábitat, respectivamente. Johnson (1980), con sus cuatro niveles para la selección de recursos, llega a una jerarquía similar a la mencionada incluyendo un cuarto nivel para la gama de recursos seleccionados por una especie. Hall *et al.*, (1997) denominan a ese conjunto de recursos usados por los individuos de una especie como microhábitats, haciendo énfasis en una escala espacial más “fina” dentro de las características del hábitat, y reconocen que es necesario, para poder comprender a cabalidad las investigaciones que incluyan la evaluación de microhábitats, el definir cuáles son las categorías de microhábitat utilizadas en cada estudio y para cada conjunto de especie. Por tanto, en esta investigación se considerará como microhábitats a los sustratos o sitios de percha ocupados por los anuros para descansar o realizar sus actividades (desplazarse, vocalizar, forrajear), los cuales están asociados a ciertas condiciones microambientales (e.g. temperatura, humedad, disponibilidad de presas y características acústicas) potencialmente distintas a las del hábitat total y preferidas por los individuos de cada especie.

### **2.3 Diversidad biológica.**

Debido a la inherente necesidad de la ecología por describir y cuantificar la variedad de organismos presentes en los ecosistemas, se ha intentado construir un concepto de utilidad metodológica, comparativa e interpretativa ligado a las especies y sus abundancias en una comunidad: la diversidad de especies (Maclaurin & Sterelny, 2008). Si bien hay ideas intrínsecamente relacionadas a la diversidad (como las nociones de heterogeneidad o pluralidad), desde hace más de cuatro décadas se viene debatiendo sobre la precisión, los alcances y la aplicación de su definición (Moreno *et al.*, 2011). Durante estos años han sido recurrentes las confusiones respecto a lo que significa diversidad y también han sido

frecuentes las veces que se ha sinonimizado—sin justificación explícita— las medidas de complejidad (que están relacionadas indirectamente con la diversidad) y la diversidad biológica en sí misma, reflejando una falta de conocimiento del significado de los índices utilizados para representarla (Pielou, 1980). No obstante, antes de entrar en el debate de su cuantificación, es necesario analizar brevemente las más importantes contribuciones al concepto de diversidad.

Si bien el origen del término data de varias décadas anteriores, se puede afirmar que el interés por conceptualizar la diversidad biológica, o biodiversidad, se reavivó desde los años ochenta (Lovejoy, 1980; Harper & Hawksworth, 1995; Izsák & Papp, 2000) y considera que la diversidad actual es el resultado de un complejo e irrepetible proceso evolutivo de los seres vivos a lo largo del espacio y tiempo, el cuál que merece ser estudiado transversalmente por varias disciplinas de la biología. Para Moreno (2001) se puede hacer una distinción fundamental entre diversidad y biodiversidad al considerar que la primera incluye patrones simples que son consecuencia de la acción de interacciones ecológicas y procesos históricos locales, mientras que la segunda se refiere a patrones complejos generados por procesos biogeográficos altamente impredecibles que tienen lugar a escala regional o global.

Otro referente importante para el concepto de diversidad biológica es el establecido en la Convención de Diversidad Biológica, que la define como “la variabilidad de los organismos vivos, del material genético que estos contienen y de los ecosistemas en los que viven, ya sean estos terrestres, marinos y otros ambientes acuáticos, así como los patrones naturales y procesos ecológicos que forman parte de ellos” (UNEP, 1992; SCBD, 2010). Ante la imposibilidad de precisar y uniformizar el concepto de biodiversidad para facilitar su operativización es que la discusión posterior se enfoca en la diversidad biológica en un sentido taxonómico, expresada como relaciones entre el número de especies y la abundancia o distribución de los organismos. Es así que Margalef (2002), quien se acerca más a su cuantificación e interpretación, define a la diversidad biológica como la descripción y la explicación causal de la composición en especies de una muestra natural pluriestratificada, recalando que es una representación taxonómica producida por ciertos procesos demográficos y evolutivos como la selección, adaptación, migración y extinción cualquiera sea la escala de análisis

## 2.4 Cuantificación clásica de la diversidad: índices de diversidad taxonómica.

Tal como lo afirman Gaston (1996) y Moreno (2000), el número (o riqueza) de especies es la medida más frecuentemente utilizada, por varias razones. En primer lugar, la riqueza de especies da cuenta de varios aspectos de la biodiversidad, como la capacidad de un ambiente—ya sea en condiciones o recursos— de albergar cierta comunidad biótica, así como de correlacionarse positivamente con otras medidas de diversidad. Segundo, a pesar de que existen dificultades para definir el concepto de especie, su significado es ampliamente entendido bajo diversas fuentes de evidencia (Aguilera & Silva, 1997; Mayr 1992; De Queiroz, 2007). En tercer lugar, al menos para ciertos taxones como aves y plantas, la detección y determinación de las especies no es tarea complicada. Por último, aunque el conocimiento taxonómico sea incompleto, la mayor cantidad de información generada sobre la biodiversidad es originada por inventarios florísticos y faunísticos por lo que hay gran cantidad de datos disponibles sobre números de especies.

Es así que el enfoque clásico para cuantificar y comparar los patrones de cambio en la biodiversidad se consolida bajo el análisis de la diversidad taxonómica o “ecológica” y de sus componentes, siempre ligados a la utilización de índices de diversidad que tienen en cuenta la riqueza y la uniformidad de la distribución de la abundancia entre especies —e.g. equidad de Pielou, entropía de Shannon-Weaver, “diversidad” de Gini-Simpson— (Morin, 2011; Moreno, 2001). Dado el amplio uso del enfoque taxonómico para expresar la diversidad, vale la pena mencionar algunas de sus limitantes. Estos índices basados únicamente en la identidad taxonómica proporcionan una visión incompleta de la biodiversidad ya que no toman en cuenta la composición de los ensamblajes bióticos— respecto a la identidad biológica y las diferencias inter e intra específicas— suponiendo erróneamente una equivalencia ecológica entre las especies, lo que implica que todas tienen la misma probabilidad de sobrevivir y reproducirse (Chave, 2004) y aportar de manera similar a la integridad de los procesos ecosistémicos (Villéger *et al.*, 2010; Córdova-Tapia & Zambrano, 2015). Además, al no expresarse en unidades aditivamente lineales (i.e. logarítmicas) no permiten la comparación intuitiva de la diversidad entre sitios y dificultan su interpretación. La cuestión de la interpretación biológica es aún más grave cuando se hace una equivalencia implícita entre la diversidad misma y alguna medida de entropía o incertidumbre del sistema, como en el caso del índice de Shannon-Weaver (Shannon & Weaver, 1949; Jost, 2006).

Se considera que hay dos razones fundamentales por las que los ecólogos están interesados en la diversidad ecológica y su medición, por lo que es conveniente analizarlas para entender el contexto en el que se realizan las evaluaciones de diversidad. La primera de ellas es que; aun cuando la diversidad taxonómica o específica (en su expresión más simple) es un concepto directo, fácil y rápido de medir; se continúa debatiendo sobre las formas de medirla y expresarla como un reflejo de lo que entendemos por diversidad. Es a causa de ello, al menos parcialmente, de que las personas partan de un concepto intuitivo de la diversidad (i.e. un conjunto superficial de componentes distintos) que no necesariamente es correcto en todas sus dimensiones al momento de realizar su medición, tornándose engañoso y por lo menos, poco crítico. Esta problemática deviene de la dificultad misma de expresar matemáticamente la diversidad taxonómica y de interpretar sus índices, partiendo de elementos sencillos y concretos (la variedad y la abundancia relativa de especies) pero buscando una abstracción universal o término “mágico” que nos dé una idea acerca de heterogeneidad biótica, olvidando que la aplicación de cada índice dependerá de la naturaleza de los ensamblajes en un contexto espacio temporal dado (Magurran, 1988).

La segunda razón para cuantificar la diversidad es la aceptación frecuente de la diversidad como un indicador del bienestar de los ecosistemas. En este punto se debe tener en cuenta que la diversidad biológica, siguiendo los conceptos mencionados previamente, tiene otras dimensiones no incluidas a partir del mero análisis de los índices de diversidad taxonómica (Wilson, 1988). Entre ellas se puede destacar la diversidad de nichos ecológicos (como respuesta de las especies a una heterogeneidad de condiciones ambientales, funciones e interacciones), hábitats (que respondan a diferentes niveles de complejidad estructural en el ecosistema) y servicios ecosistémicos brindados en bien de la sociedad (Magurran, 1988). En este sentido, queda claro que hay muchos aspectos ecológicos no explicados a partir del análisis simplificador de la riqueza y abundancia de las especies y que estos se tornan insuficientes para analizar el bienestar ecosistémico —entendido como la preservación de funciones, estructuras e interrelaciones que mantienen las dinámicas dentro del ecosistema (Chapin III *et al.*, 2009) —. Un indicio de ello es que los estudios que han intentado establecer una relación entre la riqueza de especies y el funcionamiento de los ecosistemas han producido en muchos casos resultados poco claros y hasta contradictorios respecto al estado de los ecosistemas (Tilman *et al.*, 1997; Duffy, 2002).

## 2.5 Procesos ecosistémicos: índices de diversidad funcional.

La estabilidad de los ecosistemas ha sido un tema controversial en ecología desde hace más de 60 años (Elton, 1958; MacArthur, 1955), en los cuales se ha debatido su concepto, con que atributos ecosistémicos se puede relacionar para su medición o si es que realmente es una propiedad innata de todos los ecosistemas (Doak *et al.*, 1998; Grimm & Wissel, 1997; McCann, 2000). Parte importante de este debate se encuentra en la relación entre diversidad y estabilidad de una comunidad, que como afirma Orians (1975) y comenta May (1975), no debe ser simplificada a la aceptación de un tendencia o correlación positiva entre ambas sin entender los procesos que favorecen la capacidad para mantener o regresar a ciertos estado(s), descrito(s) por su estructura comunitaria y productividad, natural(es) del ecosistema —*sensu* “Dominio de atracción” (Pimm, 1984)— a lo largo del tiempo.

Desde otro punto de vista es posible aproximarse al mismo problema, esta vez enfocándose directamente sobre aquellos procesos ecosistémicos en los que subyace la salud o bienestar ecosistémico y que, en gran medida, favorecen a mantener la estabilidad de los ecosistemas. Aquí es donde la ecología funcional entra en juego al incluir el rol que los organismos cumplen, a través de sus actividades y en el devenir de la obtención de los recursos para su subsistencia, dentro de procesos ecosistémicos como fundamentales como la productividad primaria, el flujo de energía y materia—carbono— a través de cadenas tróficas como presas y depredadores, la manutención de ciclos biogeoquímicos, el ciclaje de nutrientes, la polinización y dispersión de semillas, la bioturbación, entre otros (Baraloto *et al.*, 2010; Chave *et al.*, 2005; Cornwell *et al.*, 2008; Cortés-Gómez *et al.*, 2015; Finegan *et al.*, 2015; Garnier *et al.*, 2004; Salgado-Negret, 2015). Es así que la diversidad funcional se muestra como una rama de la diversidad biológica que vincula a los organismos de diferentes taxones con los procesos ecosistémicos a través de los rasgos funcionales, que son características fenotípicas (morfológicas, fisiológicas, etológicas y fenológicas) que afectan el desempeño de los individuos y que se relacionan, de manera directa o indirecta, con los procesos clave y la estabilidad del ecosistema (Violle *et al.*, 2007; Hooper *et al.*, 2005; Villéger *et al.*, 2010). Se puede afirmar entonces que la diversidad funcional mide la variabilidad de rasgos funcionales presentes en una comunidad y que al graficar los valores de cada rasgo dentro de un hiperespacio —en el que, como dice Rosenfeld (2002), los ejes representan funciones claves asociadas a los rasgos funcionales; tales como biomasa producida, depredación o tasa de descomposición— la diversidad funcional es la distribución de las especies y sus

abundancias dentro del espacio funcional comunitario o nicho funcional —de manera análoga a la abstracción matemática formalizada en el nicho hutchinsoniano—(Córdova-Tapia & Zambrano, 2015; Hutchinson, 1957; Mouillot *et al.*, 2013). Muchos autores han propuesto distintos índices para estimar de manera detallada los aspectos que componen la diversidad funcional, de ellos vale la pena considerar sólo a la riqueza, equidad, divergencia y especialización funcional por representar los componentes principales de la diversidad funcional y no redundar en la información que brindan (Villéger *et al.*, 2008; Mouchet *et al.*, 2010). Los índices de diversidad funcional brindan información valiosa que puede aportar a la evaluación de la diversidad biológica de las comunidades, por lo que complementan las caracterizaciones realizadas con índices de diversidad taxonómica.

Si los individuos de una especie desempeñan cierta función dentro de su ecosistema y los cambios en su hábitat —i.e. como la pérdida de cobertura arbórea y el aumento de temperatura originada por actividad humana— disminuyen su abundancia o extirpan del lugar por completo sus poblaciones, se puede esperar que el proceso ecosistémico al que contribuía se vea afectado negativamente, lo que a su vez causaría un efecto amplificador sobre las demás especies hasta establecerse una cascada de perturbación que amenace la supervivencia de la toda la comunidad, siempre y cuando no existan otras especies que también cumplan el mismo papel dentro del ecosistema (Lawton & Brown, 1993). La redundancia funcional es un factor muy importante dentro de la diversidad funcional ya que da cuenta de la capacidad que tiene los ensamblajes o comunidades para suplir la contribución a los procesos ecosistémicos de una especie o población al “reemplazar o complementar” los rasgos funcionales perdidos con otras entidades funcionales que desempeñen roles equivalentes (Brandl & Bellwood, 2014; Rosenfeld, 2002; Laliberté *et al.*, 2010).

## **2.6 Agricultura, sistemas agrícolas y su impacto en el Amazonía peruana.**

Según la Real Academia Española (2018), el término agricultura se refiere al cultivo o labranza de la tierra, así como el conjunto de técnicas y conocimientos relativos al cultivo de plantas para proporcionar alimentos, fibra, medicinas, entre otros servicios para mantener y mejorar el estilo de vida de las personas. Además de su rol trascendental como actividad social y económica, la agricultura forma parte de la identidad nacional gracias a la influencia de culturas precolombinas eminentemente agrícolas establecidas en el antiguo Perú (i.e.

Chavín, Moche, Inca, entre otras), cuyo legado incluye la colectividad del trabajo agrario, las técnicas para el cultivo de los alimentos y la domesticación de gran parte de las especies vegetales comestibles en la actualidad (Brack, 2003; Casas *et al.*, 2016). Hoy en día la agricultura continúa siendo una de las principales actividades económicas en el país (MINAGRI, 2018) y es un factor clave a tomar en cuenta para la clasificación de tierras por su capacidad de uso mayor. Según el Decreto Supremo N° 017-2009-AG, las tierras agrícolas del territorio peruano pueden dividirse en: tierras aptas para cultivo en limpio, tierras aptas para cultivos permanentes y tierras aptas para pastos (Congreso de la República, 2009). Es en estas categorías del uso de la tierra que se establecen diversos sistemas agrícolas; entendidos como explotaciones individuales del suelo que incluyen elementos a plantas, animales, suelo, clima e interacciones así como los insumos utilizados y productos obtenidos con las diversas tecnologías aplicadas para obtener alimentos y servicios asociados a los cultivos (Tapia & Fries, 2007); que conforman las chacras de autosubsistencia (principalmente rurales) y producción para comercio en costa, sierra y selva.

Según Dourojeanni (1976), hasta 1970 la actividad agrícola en la Amazonía peruana había sido en su mayoría espontánea, a lo largo de carreteras de penetración y ríos, así como sobre la línea de contacto entre praderas altoandinas y los bosques. Se caracteriza, en términos generales por ser de muy baja rentabilidad o sólo de auto abastecimiento —en especial en selva baja— debido a la baja fertilidad del suelo, el alto porcentaje de tierras onduladas susceptibles a erosión y las prolongadas estaciones lluviosas que favorecen la aparición de malezas y plagas (PNUMA *et al.*, 1987). Ordenando los cultivos amazónicos de mayor a menor importancia respecto a la superficie cultivada tenemos al: café (138 000 ha), plátano (56 000 ha), yuca (38 000 ha), coca y frejoles (15 000 ha cada uno), maíz y cítricos (8000 ha cada uno aprox.), cacao (4 000 ha), yute (3 500 ha) y en menor proporción tabaco, té y palma aceitera, con menos de 3 000 ha cada uno (Dourojeanni 1976). Asimismo, en los bosques montanos y llanuras amazónicas de la selva central (Chanchamayo, Satipo, Oxapampa) se han establecido sistemas agroforestales compuestos, en su mayoría, por asociaciones entre bosques secundarios y frutales (mandarina, cacao, palta, paca, plátano) que ofrecen sombra para el crecimiento de cafetales (Brack, 1985).

La importancia de los cultivos antes mencionados a nivel nacional es grande puesto que, aunque no satisfacen las demandas alimentarias del mercado internacional, generan la mayor parte de los ingresos para los agricultores de la selva y abastecen al mercado nacional de

productos —como la yuca, el plátano y los frutales— que componen la dieta del poblador amazónico. No obstante, el establecimiento de monocultivos de exportación (i.e. palma aceitera en la región San Martín y Loreto) y la agricultura migratoria han tomado mayor relevancia en las últimas décadas, incrementando la superficie de bosque deforestado en desmedro de la sostenibilidad alimentaria y la biodiversidad regional (Dammert, 2013; Dourojeanni, 2016).

La baja capacidad de drenaje, junto a la acidez y la escasez de nutrientes son los principales factores que le otorgan una baja fertilidad a los suelos en la Amazonía (Dassman *et al.*, 1973, Dourojeanni, 1976). A causa de ello menos del 11% del suelo amazónico es apto para el desarrollo de agricultura, haciendo que por un lado, el establecimiento de cultivos perennes o monocultivos conduzca a un deterioro edáfico que comprometa seriamente otros tipos de aprovechamiento futuros y que, por otro lado, el agricultor amazónico abandone periódicamente sus yermas tierras de cultivo en busca de nuevos suelos agrícolas, talando bosques prístinos en su camino y expandiendo la frontera agrícola en un fenómeno denominado como “agricultura migratoria” (Watters, 1971). Dourojeanni afirma que la agricultura migratoria puede dividirse en dos subtipos: la agricultura migratoria estabilizada o formal y anárquica o informal, y enfatiza en que su origen está relacionado íntimamente al proceder del agricultor. “La agricultura migratoria formal se da como rotación dentro de los límites de predios legalmente establecidos, independientemente de su tamaño. Hay rotación de campos de cultivo, con desarrollo de barbecho forestal en minifundio tanto como en latifundio, en todo lugar donde se hacen cultivos o se conduce ganadería extensiva. La agricultura migratoria informal (que Dourojeanni denomina agricultura migratoria *per se*), es la más común y origina la mayor parte del barbecho forestal del país. En ella los agricultores más pobres, los campesinos sin tierras, se asientan fuera de la ley o con reconocimiento legales precarios y altamente mutantes, en especial sobre tierras marginales, muchas veces en la periferia de las colonizaciones oficiales o a los bordes de las carreteras. A nivel nacional, el 56% de las tierras deforestadas corresponde... a tierras absolutamente inapropiadas para todo uso agropecuario” (Dourojeanni, 2016, p. 4).

Este mismo fenómeno y las condiciones ambientales emergentes en las áreas deforestadas (e.g. incremento de radiación, aumento de temperatura, disminución de la humedad relativa) promueven —cada vez más acelerada— expansión de áreas con escasa vegetación arbórea, conocidas como bosques secundarios jóvenes o “*purmas*”, que inicien el proceso de sucesión

ecológica para que después de muchas décadas pueda regenerarse el bosque amazónico (Reynel & León, 1989). Dentro del periodo de producción en la agricultura migratoria es común también el establecimiento de sistemas agrícolas de roza y quema, en los que la tala selectiva y la erosión pueden actuar de manera sinérgica reforzando el deterioro del suelo y la predominancia de condiciones microclimáticas adversas para la recolonización de la flora y fauna propia los bosques maduros cercanos a las chacras.

¿Cómo es que este proceso de cambio en la cobertura vegetal, que disminuye las áreas de bosque en pro del aumento de chacras, afecta a la biodiversidad amazónica? Para responder esta interrogante pueden destacar algunos de los factores más importantes que influyen la pérdida de calidad y cantidad de hábitats por actividades agrícolas:

En primer lugar, muchas de las especies habitantes del bosque—cómo los anfibios, reptiles, árboles y epífitas esciófitas— no pueden tolerar las condiciones ambientales de los claros y matorrales típicos de los primeros estadios sucesionales, ya que la cantidad de luz y las temperatura es mucho mayor a las registradas en las zonas con cobertura densa en el dosel (Finegan, 1992; Finegan, 1996; Todd & Andrews, 2008; Uhl & Viera, 1989), por lo que la disminución de la cobertura de dosel y de la disponibilidad de microclimas fisiológicamente favorables limita su crecimiento e incrementa la mortalidad en sus poblaciones (Nowakowski *et al.*, 2017). En segundo lugar, se tiene a la competencia entre especies típicas del bosque prístino con aquellas generalistas con respecto a su hábitat, siendo las últimas fisiológicamente más aptas para tolerar un amplio rango de condiciones ambientales. Los generalistas —que aprovechan una gama más amplia de recursos tróficos y radiación— se establecen en los parches deforestados y conforme aumente su población podrían intentar la colonización de los fragmentos boscosos en búsqueda de mayores recursos. Por último y no menos importante, se puede considerar el efecto borde propio de los parches de vegetación rodeados por zonas de cultivo, los mismos ya no pueden albergar a especies (i.e. mamíferos mayores) que necesiten una gran extensión del territorio para sobrevivir, adquirir sus recursos y reproducirse ni aquellas que son muy sensibles a los gradientes térmicos y de humedad a lo largo del día (como los anuros). Al desaparecer estas especies se pierde la función (productores consumidores clave, depredadores topes, dispersores de semillas, entre otros) que desempeñan dentro de los bosques prístinos conduciendo al colapso de las relaciones interespecíficas que mantienen las comunidades bióticas en el lugar a lo largo del tiempo (Dirzo *et al.*, 2014; Fahrig, 2003; Jorge *et al.*, 2013; Peres *et al.*, 2016).

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 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 (Figura 1). El área de la concesión 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 × 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 cual no ha sido sometido a ningún tipo de actividad agrícola históricamente<sup>1</sup>.

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. El manejo del platanal consiste en limpiar las hojas secas y colocarlas en la base del pseudotallo de cada platanero, así como la poda de hierbas arvenses o “malezas” con motoguadaña. Sendas actividades se realizan con una frecuencia mensual o quincenal según estación. No se realiza la aplicación de plaguicidas o herbicidas en los cultivos evaluados. En el sector de predios

---

<sup>1</sup> Comentario personal del Blgo. Raúl Bello (feb. 2019), regente de la Concesión de Conservación Kawsay.

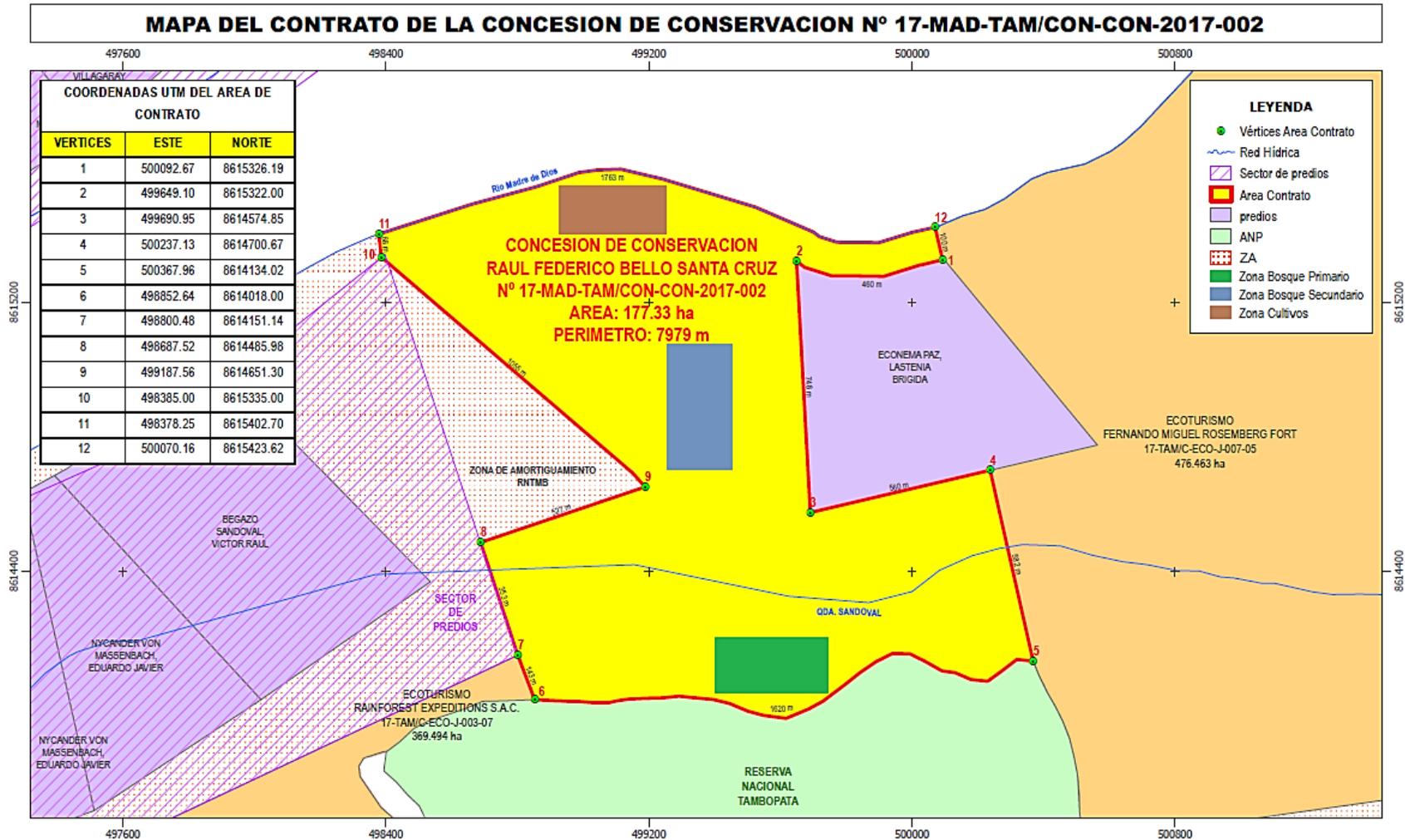
se encuentran parches de bosque en estadios iniciales de regeneración —con alta densidad de árboles de bajo DAP—, zonas de bambú o picales (*Guadua spp.*) y parches de heliconias (*Heliconia sp.*) siempre acompañados de ficus (*Ficus spp.*) y palmeras de huicungo (*Astrocaryum huicungo*) regularmente 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).

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— (Tabla 1). Cada sitio mencionado fue evaluado durante cuatro semanas tanto en la temporada seca, entre septiembre y octubre del 2017, como en la temporada de lluvias, entre enero y marzo del 2018 (ANEXO 1).

**Tabla 1:** Coordenadas UTM referenciales para cada sitio de muestreo

UTM WGS 84 Zona 18L	Este	Norte	Altitud
Bosque Primario - BP	500 057	8 614 141	177 m.s.n.m.
Bosque Secundario - BS	498 589	8 614 817	178 m.s.n.m.
Cultivos de plátano - CUL	498 268	8 615 134	172 m.s.n.m.



**Figura 1.** Mapa de la Concesión de Conservación Kawsay.  
**FUENTE:** Gobierno Regional de Madre de Dios.

### **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 (durante la selección se evitó recorrer los mismos transectos en días consecutivos para evitar que los animales se familiaricen con la presencia de los evaluadores), 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 (ANEXO 1). 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 ancho de cabeza) fueron realizadas con un calibrador de precisión 0.01 mm al momento de la captura (ANEXO 1). 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 siguieron los protocolos establecidos por Alonso-Aguirre & 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 & 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; Tabla 2).

- Rasgos relacionados a la producción de biomasa o al flujo de energía en la cadena trófica como presa: tamaño corporal (SVL; 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 (HW; ancho de cabeza en mm); (ii) gremio trófico en base al tipo de presa consumida: coleópteros (col), isópteros (iso), dípteros (dip), blatódeos (bla), hormigas (for), lepidópteros (lep), hemípteros (hem), ortópteros (ort), tirápteros (tir), larvas de insectos (lar), arañas (ara), vertebrados pequeños (ver) y generalistas (gen).
- 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, considerando las categorías mencionadas a continuación (McDiarmid & Altig, 1999).
  - I. Endótrofos: la energía para el desarrollo deriva completamente de fuente materna.
    - (a) endótrofo-nidícola: La larva que no necesita alimentación está confinada en un nido terrestre.
  - II. Exótrofos: energía para el desarrollo deriva de los alimentos ingeridos por larvas de vida libre.
    - II.I. Lótico: larva que vive en un cuerpo de agua en movimiento.
      - (b) lótico-béntico: raspan su alimento de las superficies en o cerca del fondo.
      - (c) lótico-nectónico: raspan su alimento de las superficies en la columna de agua.
    - II.II. Léntico: larva que vive en un cuerpo de agua estacionario.
      - (d) léntico-arbóreo/fitotelmata: habitan en plantas que poseen estructuras o cavidades capaces de almacenar agua, donde completan su desarrollo, i.e. fitotelmata.
      - (e) léntico-béntico: raspan su alimento de las superficies en o cerca del fondo.
      - (f) léntico-carnívoro: se alimentan de macroinvertebrados y otros renacuajos.
      - (g) léntico-macrófago: muerden trozos grandes de material sumergido o de plantas en la superficie.
      - (h) léntico-nectónico: raspan su alimento de las superficies en la columna de agua.
      - (i) léntico-suspensívoro: se alimentan de partículas filtradas en la columna de agua.
      - (j) léntico-suspensívoro-raspador: se alimentan de partículas filtradas en la columna de agua y raspan superficies sumergidas.

(DD) desarrollo directo: no posee renacuajo puesto que desarrollo se completa en el huevo.

- 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 (a), fosorial (f), terrestre (t; < 0.5 m de altura sobre el suelo) y terrestre-arbóreo (ta; entre 0.5 m y 5 m de altura sobre el suelo); [IV] microhábitat o sustrato utilizado: hojarasca (h), vegetación baja (vb; 0-50 cm de altura de percha) y vegetación alta (va; 50-500 cm de altura de percha); [V] periodo de actividad: diurno (d; 7-14 h), nocturno (n; 18-23 h) y diurno-nocturno (dn; con registro de presencia entre 7-14 h y 18-23 h).

**Tabla 2:** Rasgos funcionales por especie en sistemas naturales y agrícolas

<b>Especie</b>	<b>G. Tróf.</b>	<b>G. Eco. Re.</b>	<b>P. Rep.</b>	<b>M. Rep.</b>	<b>SVL (mm)</b>	<b>HW (mm)</b>	<b>Uso. háb.</b>	<b>Microháb.</b>	<b>Per. Áctiv.</b>	<b>biomasa BP (g)</b>	<b>biomasa BS (g)</b>	<b>biomasa CUL (g)</b>
<i>Adenomera andreae</i>	col	a	c	f	21.22	7.74	t	h	dn	0.94	0.83	0.83
<i>Adenomera hylaedactyla</i>	col	a	c	f	20.82	7.03	t	h	dn	0	0	1.08
<i>Allobates trilineatus</i>	iso	e	c	g	16.18	5.61	t	h	d	0.46	0.51	0
<i>Boana cinerascens</i>	ort	e	c	a	36.97	13.83	ta	vb	n	2.00	0.00	0.00
<i>Boana fasciata</i>	col	h	c	a	164.65	18.00	ta	vb	n	7.20	0.00	0.00
<i>Boana punctata</i>	dip	e	c	a	28.7	13.2	ta	vb	n	2.15	0	0
<i>Callimedusa tomopterna</i>	bla	j	c	c	46.52	15.69	ta	va	n	4.43	0	0
<i>Ceratophrys cornuta</i>	ver	f	a	a	75.57	53.77	t	h	n	43.50	28.60	0.00
<i>Chiasmocleis ventrimaculata</i>	hor	i	c	a	17.53	5.83	t	h	n	0.69	0.48	0.55

Continuación ...

<b>Especie</b>	<b>G.</b>	<b>G. Eco.</b>	<b>P.</b>	<b>M.</b>	<b>SVL</b>	<b>HW</b>	<b>Uso.</b>	<b>Microháb.</b>	<b>Per.</b>	<b>biomasa</b>	<b>biomasa</b>	<b>biomasa</b>
	<b>Tróf.</b>	<b>Re.</b>	<b>Rep.</b>	<b>Rep.</b>	<b>(mm)</b>	<b>(mm)</b>	<b>háb.</b>		<b>Áctiv.</b>	<b>BP (g)</b>	<b>BS (g)</b>	<b>CUL (g)</b>
<i>Dendropsophus kamagarini</i>	ort	g	c	a	21.54	7.54	ta	va	n	1.30	0.55	0.55
<i>Dendropsophus koechlini</i>	lar	h	b	a	21.6	7.45	ta	va	n	0.67	0.86	0
<i>Dendropsophus leali</i>	col	g	c	a	21.92	7.20	ta	va	n	0.00	0.64	0.00
<i>Dendropsophus leucophyllatus</i>	lep	g	c	c	28.3	10.9	ta	vb	n	0	1.88	0
<i>Dendropsophus rhodopeplus</i>	lar	g	b	a	23.27	7.93	ta	va	n	0.00	0.68	0.00
<i>Dendropsophus schubarti</i>	hem	j	b	c	22.44	7.3	ta	va	n	0.50	1.03	0
<i>Edalorhina perezii</i>	ort	e	c	e	30.72	10.77	t	h	dn	2.96	0	0
<i>Elatochistocleis muiraquitana</i>	iso	i	c	a	28.95	7.07	t	h	n	0	2.56	2.1
<i>Engystomops freibergi</i>	iso	e	a	e	28.02	7.91	t	h	n	2.30	0.00	0.00

Continuación ...

<b>Especie</b>	<b>G.</b>	<b>G. Eco.</b>	<b>P.</b>	<b>M.</b>	<b>SVL</b>	<b>HW</b>	<b>Uso.</b>	<b>Microháb.</b>	<b>Per.</b>	<b>biomasa</b>	<b>biomasa</b>	<b>biomasa</b>
	<b>Tróf.</b>	<b>Re.</b>	<b>Rep.</b>	<b>Rep.</b>	<b>(mm)</b>	<b>(mm)</b>	<b>háb.</b>		<b>Áctiv.</b>	<b>BP (g)</b>	<b>BS (g)</b>	<b>CUL (g)</b>
<i>Hamptophryne boliviana</i>	lar	i	c	a	26.07	9.02	t	h	dn	2.25	2.36	2.27
<i>Leptodactylus bolivianus</i>	col	e	c	e	53.07	17.73	t	h	dn	17.86	19.66	18.61
<i>Leptodactylus didymus</i>	col	e	c	e	44.14	15.2	t	h	dn	11.48	12.04	12.05
<i>Leptodactylus pentadactylus</i>	gen	e	b	f	109.35	51.72	f	h	n	189.68	199.47	50.7
<i>Osteocephalus taurinus</i>	ort	e	a	a	83.93	27.35	ta	va	n	42.83	0	0
<i>Phyllomedusa camba</i>	ort	j	b	c	68.59	13.68	ta	va	n	14.32	14.80	0.00
<i>Pristimantis altamazonicus</i>	tir	DD	c	h	21.85	7.86	ta	va	n	0.83	0	0
<i>Pristimantis sp1</i>	ort	DD	c	h	14.43	4.42	ta	vb	dn	0.10	0.75	0.00
<i>Pristimantis toftae</i>	ort	DD	c	h	21.41	5.39	ta	vb	d	0.64	0.27	0
<i>Rhaebo guttatus</i>	col	b	e	a	61.25	20.48	t	h	d	0	14.1	0

Continuación ...

<b>Especie</b>	<b>G. Tróf.</b>	<b>G. Eco. Re.</b>	<b>P. Rep.</b>	<b>M. Rep.</b>	<b>SVL (mm)</b>	<b>HW (mm)</b>	<b>Uso. háb.</b>	<b>Microháb.</b>	<b>Per. Áctiv.</b>	<b>biomasa BP (g)</b>	<b>biomasa BS (g)</b>	<b>biomasa CUL (g)</b>
<i>Rhinella margaritifera</i>	hor	b	d	a	22.86	7.50	t	h	d	1.50	0.00	0.00
<i>Rhinella marina</i>	gen	e	c	a	65.29	25.22	t	h	n	0	2.5	108.34
<i>Scarthyla goinorum</i>	ara	g	c	a	19.93	6.15	ta	vb	dn	0.65	0.83	0.00
<i>Scinax chiquitanus</i>	ara	h	c	a	29.34	9.79	ta	va	dn	0	1.79	0
<i>Scinax funereus</i>	ort	h	d	a	28.29	9.35	ta	va	n	0.56	1.4	0
<i>Scinax ictericus</i>	ort	h	b	a	24.9	8.73	ta	va	n	0.93	1.26	0
<i>Scinax pedromedinae</i>	ara	h	b	a	21.85	7.82	ta	vb	dn	1.07	0.44	0
<i>Scinax ruber</i>	ara	h	c	a	29.85	9.37	ta	va	dn	0	1.86	0
<i>Trachycephalus macrotis</i>	bla	e	c	a	69.86	24.09	ta	va	n	55.59	0	27.85

FUENTE: Las abreviaturas para las categorías de cada rasgo funcional se describen en la sección 3.1.3 Rasgos funcionales.

## 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 & 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 anurofaunísticos en cada sistema se elaboraron curvas de rango-abundancia y se calculó la equidad relativa de primer orden —o  $RLE = \ln(^1D)/\ln(^0D)$ — 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 los ensamblajes correspondientes a sistemas naturales y agrícolas en tres órdenes: riqueza específica o  $^0D$ , la diversidad de especies comunes o  $^1D$  —equivalente al exponencial del índice de Shannon con logaritmo natural— y la diversidad de especies dominantes o  $^2D$  —equivalente al recíproco del índice de dominancia de Simpson— (Jost, 2006; Moreno *et al.*, 2011). Se estimaron intervalos de confianza al 95% para hallar diferencias significativas entre los ensamblajes utilizando 200 réplicas.

La diferencia entre la diversidad de los ensamblajes de anuros, denominada también como diversidad taxonómica beta, fue hallada mediante la disimilaridad de Sorensen [B<sub>sor</sub>] y sus componentes: la diversidad beta debido al anidamiento [B<sub>rich</sub>] —para hallar la pérdida de especies— y la diversidad beta debido al recambio —i.e. reemplazo— de especies [B<sub>turn</sub>] (Baselga *et al.*, 2020). Los datos de diversidad taxonómica fueron analizados con el programa PAST (Hammer *et al.*, 2001) y los paquetes *betapart* (Baselga & Orme, 2012) e *iNEXT* (Hsieh *et al.*, 2016; Chao *et al.*, 2014) del Software R (R Core Team, 2017).

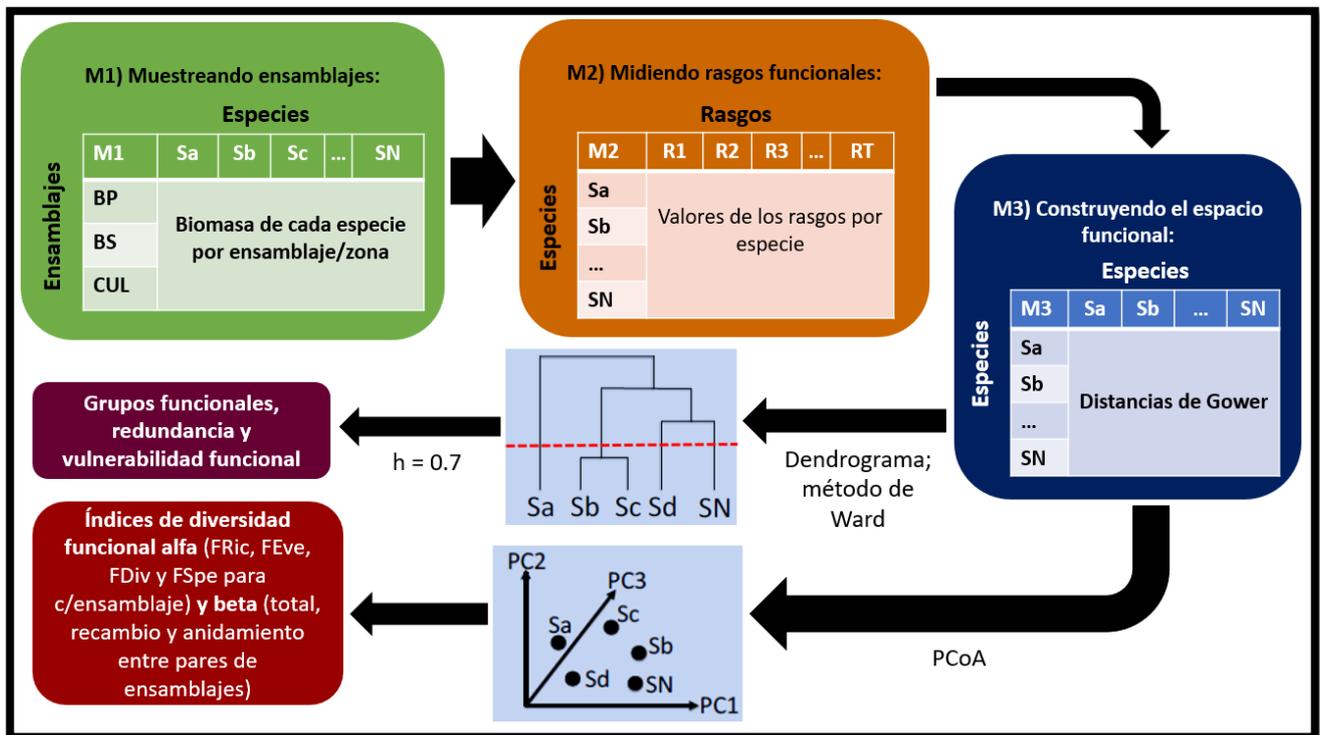
A fin de analizar la influencia de la estacionalidad en los patrones de diversidad taxonómica se procedió a comparar las abundancias por sistema entre temporadas mediante una prueba *t* de Student pareada con el programa PAST (Hammer *et al.*, 2001).

### 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 (Figura 2): [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 el ensamblaje; y [4] divergencia funcional (FDiv), que es la proporción de biomasa brindada por las especies con rasgos más atípicos 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). Utilizando una matriz de incidencia (presencia/ausencia) de especies por ensamblaje, la matriz de rasgos funcionales y el paquete *betapart* (Baselga & Orme, 2012) del software R (R Core Team, 2017) se calculó diversidad funcional beta [F<sub>β</sub>] y sus componentes de disimilaridad con respecto al recambio [F<sub>turn</sub>] y la pérdida [F<sub>rich</sub>] de rasgos funcionales (Villéger *et al.*, 2013).

Se identificaron los grupos funcionales (agrupaciones de especies que desempeñan funciones similares en base a sus rasgos funcionales) entre sistemas y la riqueza de grupos funcionales (FGR) 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). Con el fin de determinar la redundancia y vulnerabilidad de las funciones aportadas por los anuros (Mouchet *et al.*, 2008; Thompson *et al.*, 2016) se estimó la redundancia funcional (FRed) a partir del promedio de especies por grupo funcional. 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 modificada (FVul) 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 al ensamblaje 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.



**Figura 2.** Diagrama del análisis estadístico para el cálculo de la diversidad funcional alfa y beta. **Fuente:** Modificado de Villéger (2019)

## IV. 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 (Figura 3), registrándose 28 especies en el bosque primario, 26 en el bosque secundario y 11 en el cultivo de plátano (Tabla 3). Las familias que presentaron mayores riquezas de especies y abundancias fueron Hylidae (17 spp., 164 ind.) y Leptodactylidae (7 spp., 348 ind.).

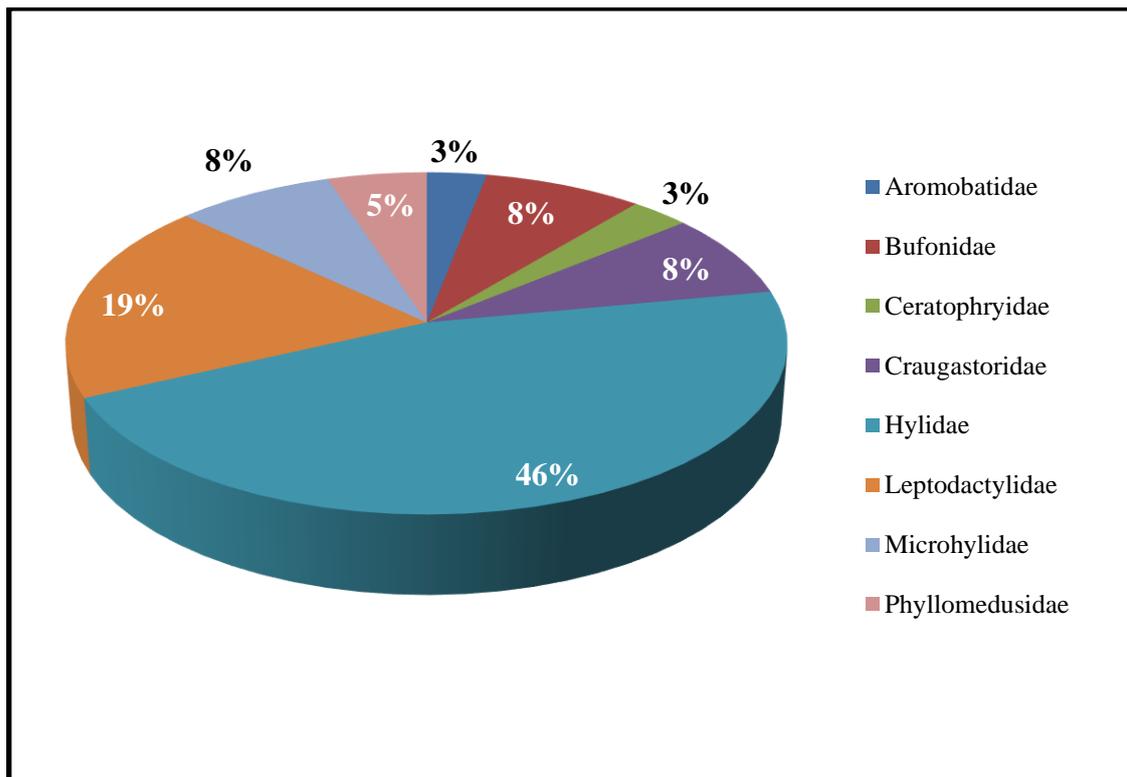


Figura 3. Porcentaje de riqueza por familia taxonómica.

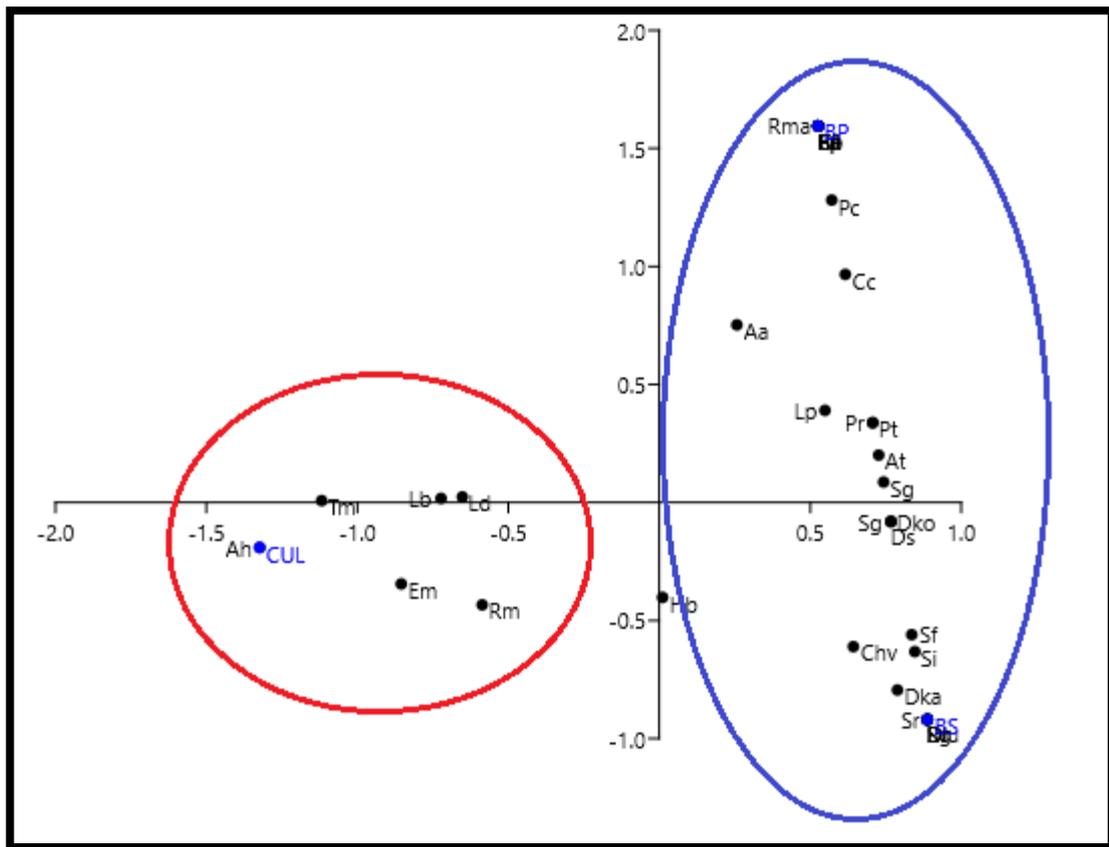
**Tabla 3:** Abundancias por especie en sistemas naturales y agrícolas

<b>Código</b>	<b>Especies</b>	<b>Bosque Primario</b>	<b>Bosque Secundario</b>	<b>Cultivo de plátano</b>
	<b>Aromobatidae</b>			
<b>At</b>	<i>Allobates trilineatus</i>	53	66	
	<b>Bufonidae</b>			
<b>Rg</b>	<i>Rhaebo guttatus</i>		1	
<b>Rma</b>	<i>Rhinella margaritifera</i>	1		
<b>Rm</b>	<i>Rhinella marina</i>		1	2
	<b>Ceratophryidae</b>			
<b>Cc</b>	<i>Ceratophrys cornuta</i>	4	1	
	<b>Craugastoridae</b>			
<b>Pa</b>	<i>Pristimantis altamazonicus</i>	1		
<b>Pr</b>	<i>Pristimantis spl</i>	1	1	
<b>Pt</b>	<i>Pristimantis toftae</i>	1	1	
	<b>Hylidae</b>			
<b>Bc</b>	<i>Boana cinerascens</i>	1		
<b>Bf</b>	<i>Boana fasciata</i>	1		
<b>Bp</b>	<i>Boana punctata</i>	1		
<b>Dka</b>	<i>Dendropsophus kamagarini</i>	1	24	1
<b>Dko</b>	<i>Dendropsophus koechlini</i>	4	8	
<b>Dl</b>	<i>Dendropsophus leali</i>		12	
<b>Dlu</b>	<i>Dendropsophus leucophyllatus</i>		1	
<b>Dr</b>	<i>Dendropsophus rhodopeplus</i>		5	
<b>Ds</b>	<i>Dendropsophus schubarti</i>	1	2	
<b>Ot</b>	<i>Osteocephalus taurinus</i>	1		
<b>Sg</b>	<i>Scarthyla goinorum</i>	2	4	
<b>Sc</b>	<i>Scinax chiquitanus</i>		4	
<b>Sf</b>	<i>Scinax funereus</i>	1	6	
<b>Si</b>	<i>Scinax ictericus</i>	4	31	
<b>Sp</b>	<i>Scinax pedromedinae</i>	10	15	
<b>Sr</b>	<i>Scinax ruber</i>		6	
<b>Tm</b>	<i>Trachycephalus macrotis</i>	2		16
	<b>Leptodactylidae</b>			
<b>Aa</b>	<i>Adenomera andreae</i>	33	11	10
<b>Ah</b>	<i>Adenomera hylaedactyla</i>			28
<b>Ep</b>	<i>Edalorhina perezii</i>	6		

Continuación ...

<b>Código</b>	<b>Especies</b>	<b>Bosque Primario</b>	<b>Bosque Secundario</b>	<b>Cultivo de plátano</b>
<b>Ef</b>	<i>Engystomops freibergeri</i>	2		
<b>Lb</b>	<i>Leptodactylus bolivianus</i>	30	23	124
<b>Ld</b>	<i>Leptodactylus didymus</i>	11	11	44
<b>Lp</b>	<i>Leptodactylus pentadactylus</i>	8	6	1
	<b>Microhylidae</b>			
<b>Chv</b>	<i>Chiasmocleis ventrimaculata</i>	2	17	2
<b>Em</b>	<i>Elatochistocleis muiraquitana</i>		7	26
<b>Hb</b>	<i>Hamptophryne boliviana</i>	5	22	16
	<b>Phyllomedusidae</b>			
<b>Ct</b>	<i>Callimedusa tomopterna</i>	7		
<b>Pc</b>	<i>Phyllomedusa camba</i>	7	1	
	<b>Total</b>	<b>201</b>	<b>287</b>	<b>270</b>

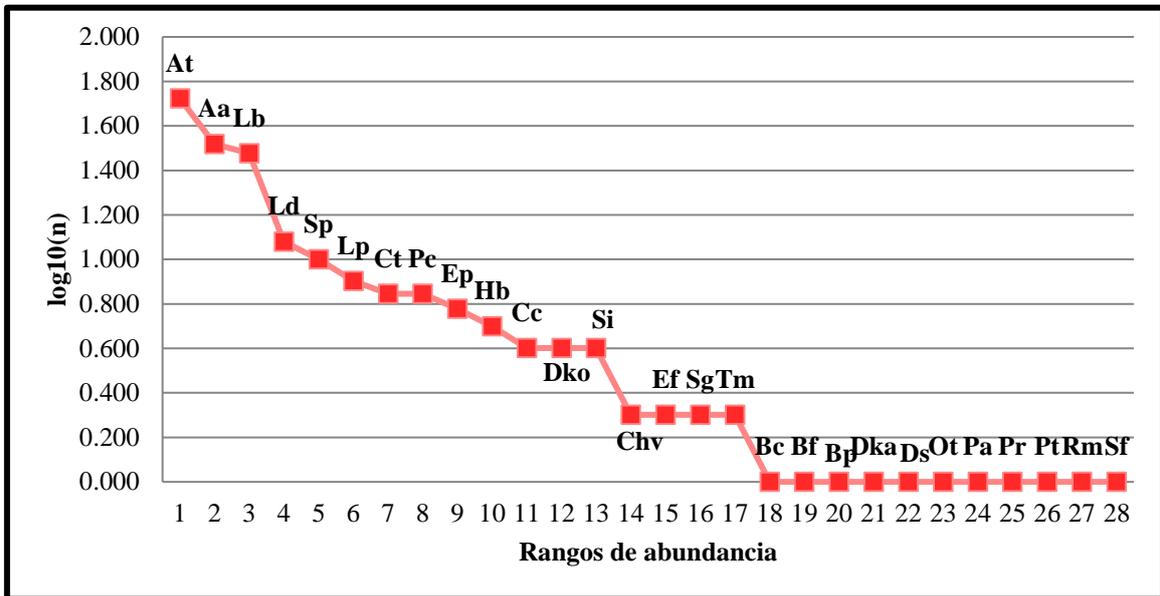
En el análisis de correspondencia (Figura 4) las especies forman dos agrupaciones relacionadas tanto con el sistema de cultivos de plátano como con el conjunto de áreas boscosas (BP y BS). Por un lado, las especies más fuertemente asociadas al cultivo fueron *Adenomera hylaedactyla* (Ah), *Trachycephalus 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.



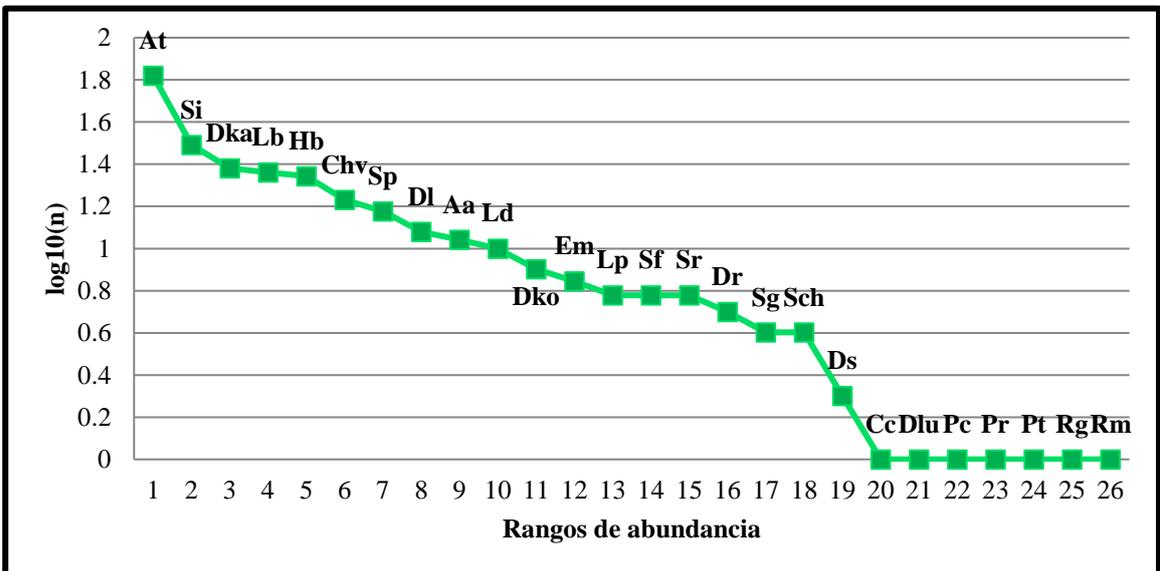
**Figura 4.** Análisis de correspondencia entre especies y sistemas (BP, BS, CUL).  
Códigos de las especies en Tabla 3.

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 (Figura 5, Figura 6, Figura 7, Figura 8). 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 actividad diurna y nocturna en todas las zonas evaluadas. Cabe resaltar que el incremento estacional de pozas estacionales y depresiones inundadas alteró la estructura del

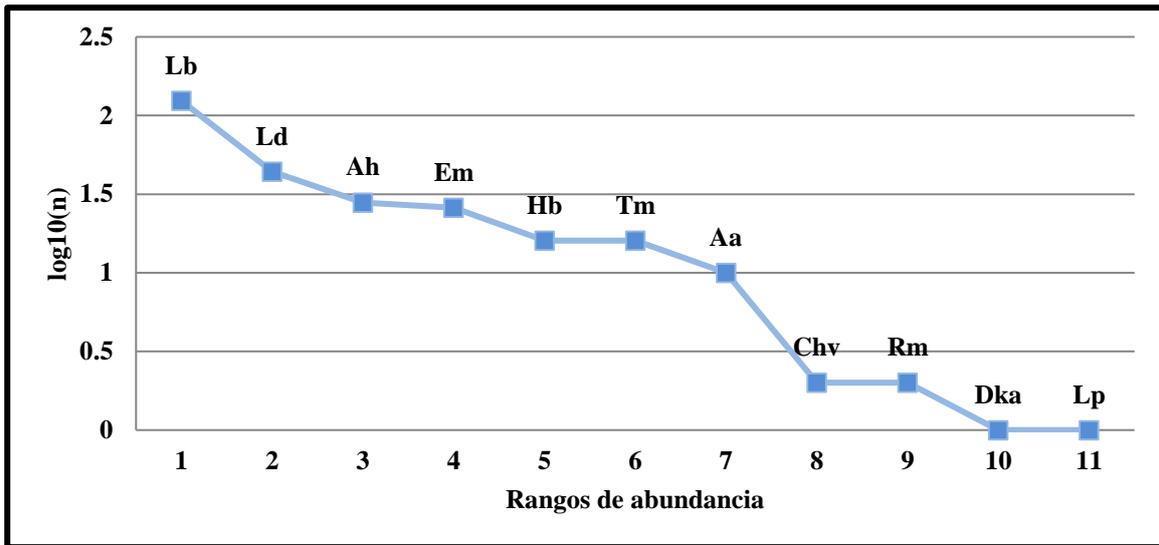
ensamblaje de anuros en el bosque secundario aumentando drásticamente la abundancia de algunos hílidos como *S. ictericus*, *D. kamagarini*, *D. leali* y *D. koechlini*.



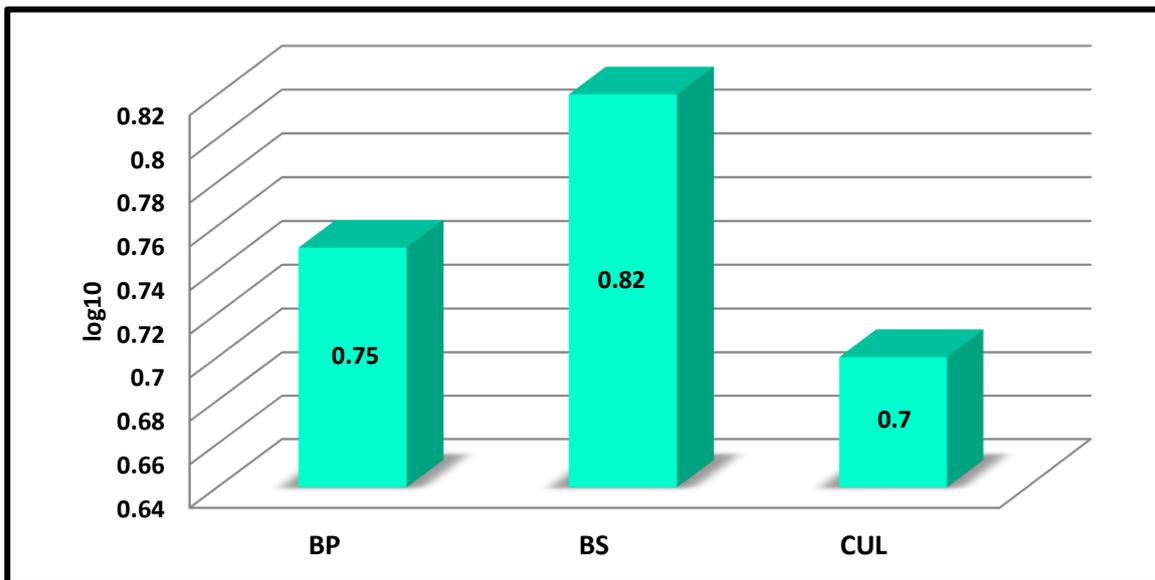
**Figura 5.** Curva de rango abundancia para el bosque primario (BP).  
Códigos de las especies en Tabla 3.



**Figura 6.** Curva de rango abundancia para el bosque secundario (BS).  
Códigos de las especies en Tabla 3.



**Figura 7.** Curva de rango abundancia para el cultivo de plátano (CUL).  
Códigos de las especies en Tabla 3.



**Figura 8.** Equidad relativa de primer orden en el bosque primario (BP), bosque secundario (BS) y el cultivo de plátano (CUL).

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 m<sup>2</sup>/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 (Figura 9). 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 capturar un nuevo individuo este pertenezca a alguna de las 37 especies ya registradas.

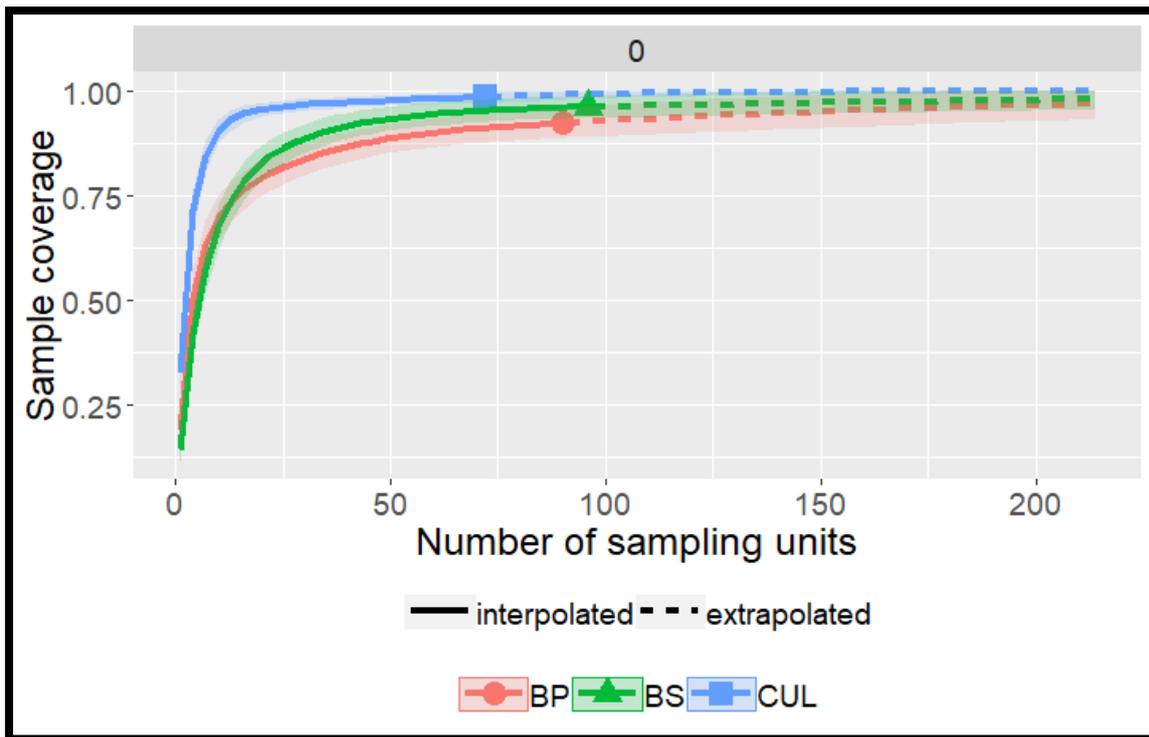


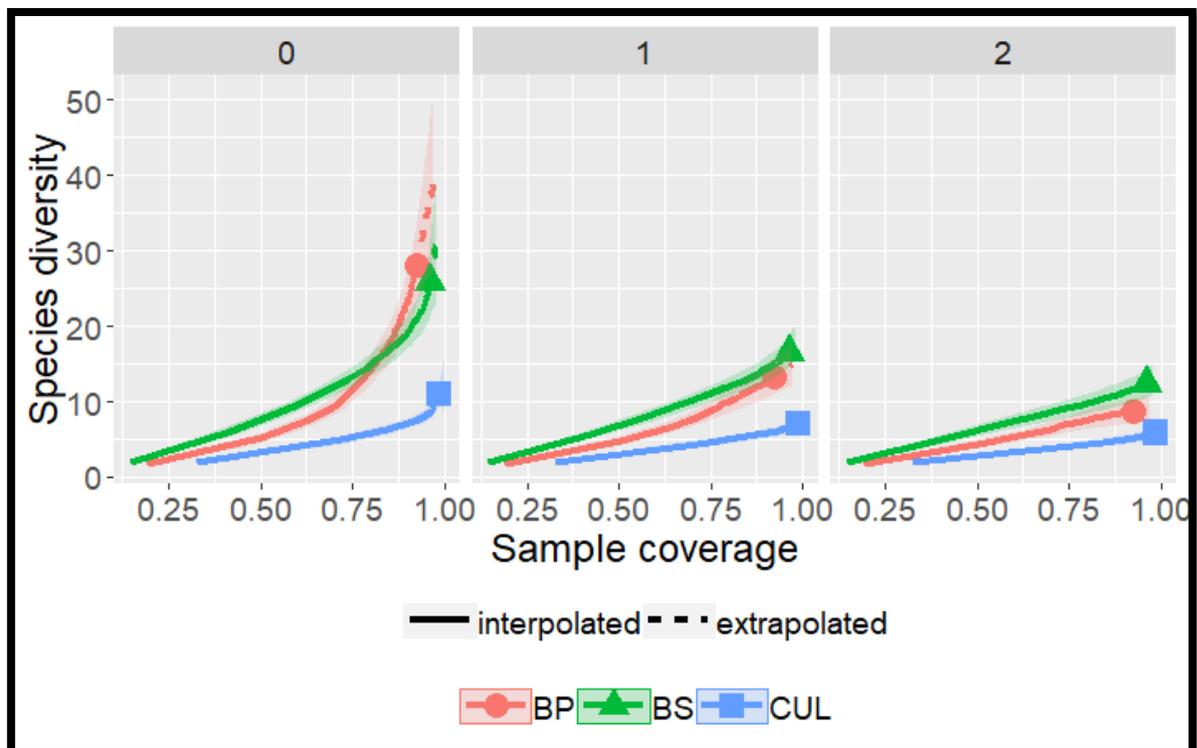
Figura 9. Coberturas de muestreos interpoladas en función del número de transectos recorridos en el muestreo de anuros. Intervalos de confianza al 95% (regiones sombreadas) obtenidos por método bootstrap basado en 200 réplicas.

#### 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 ( $t=2.9655$ ;  $p$ -valor: 0.0066;  $\alpha=0.05$ ), en cambio, la estacionalidad no tuvo una influencia marcada sobre la abundancia de anuros en el bosque primario y en el cultivo ( $t=1.4142$ ,  $p$ -valor= 0.1687,  $\alpha=0.05$  para BP;  $t=-1.396$ ,  $p$ -valor=0.2132,  $\alpha=0.05$  para CUL) por lo que se analizaron los datos de sendas temporadas en conjunto.

Se comparó la diversidad de orden 0, 1 y 2 entre sistemas a una cobertura de muestreo de 1 (Figura 10). La riqueza del bosque primario fue mayor a la del bosque secundario ( $q_0=38.74$  y 32.15, respectivamente), y este último 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 en el BP (11 especies con un solo individuo registrado tales como *Boana* spp., *Dendropsophus* spp. y *Pristimantis* spp.) con respecto al bosque secundario (7 especies con un solo individuo registrado) y al cultivo (2 especies con un solo individuo

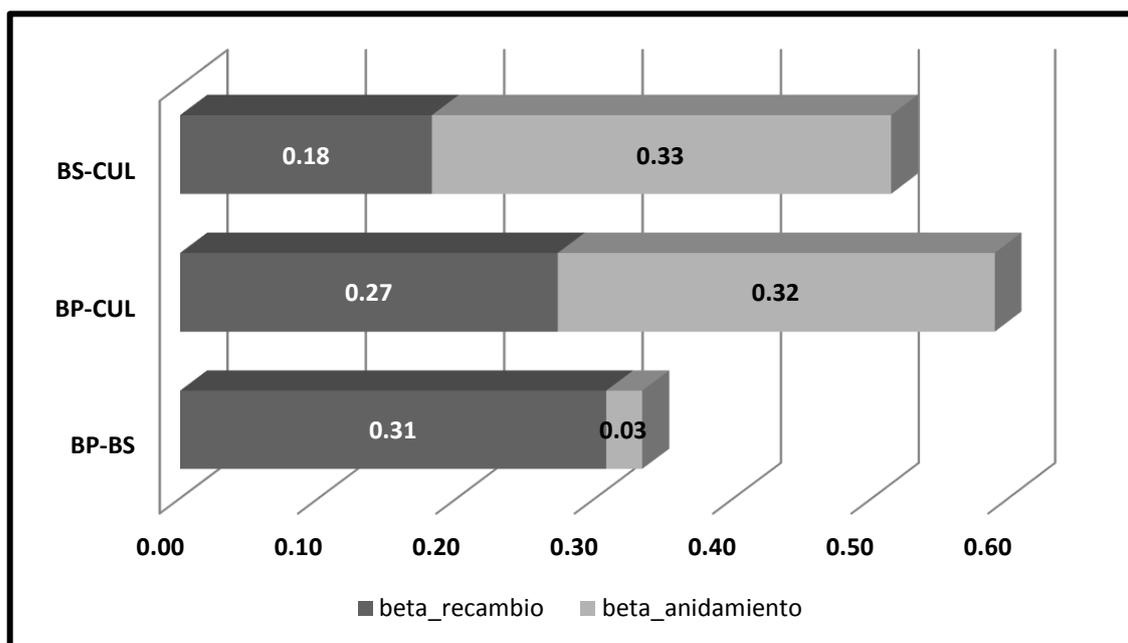
registrado). Si bien se observa que no hay diferencias significativas (los intervalos de confianza se superponen) en las tendencias de diversidad de orden 1 y 2, el bosque secundario posee ligeramente un mayor número de especies comunes y abundantes que el bosque primario. De manera similar a lo registrado 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 del bosque secundario ( $q_1=17.67$ ,  $q_2=12.82$ ).



**Figura 10.** Diversidad taxonómica anurofaunística de orden 0 (riqueza), 1 (especies comunes) y 2 (especies dominantes). 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 (Figura 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

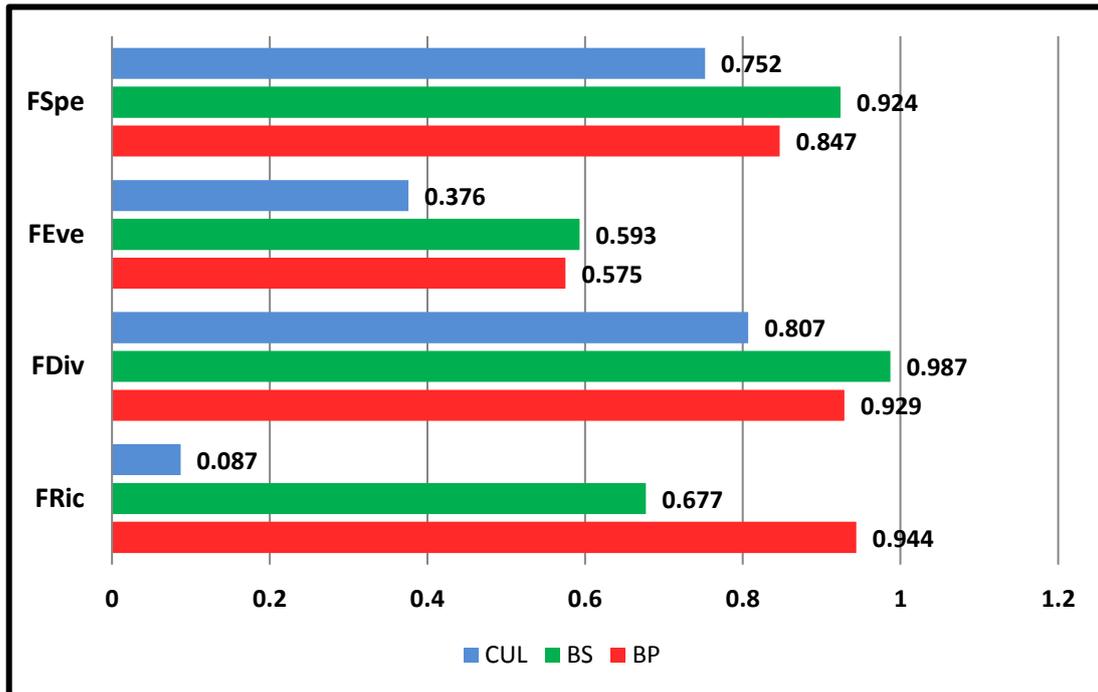
compartidas—, el factor más importante entre las zonas de bosque y el platanal fue la pérdida de especies—puesto que el ensamblaje de anuros en el cultivo estuvo principalmente conformado por especies que habitan las otras zonas y que pueden tolerar las condiciones ambientales impuestas por la escasa cobertura arbustiva-arbórea del platanal.



**Figura 11.** Diversidad taxonómica beta entre sistema naturales y agrícolas medida con la disimilaridad de Sorensen; beta\_recambio: componente de disimilaridad debido al recambio o reemplazo de especies; beta\_anidamiento: componente de disimilaridad debido al anidamiento o diferencia de riquezas.

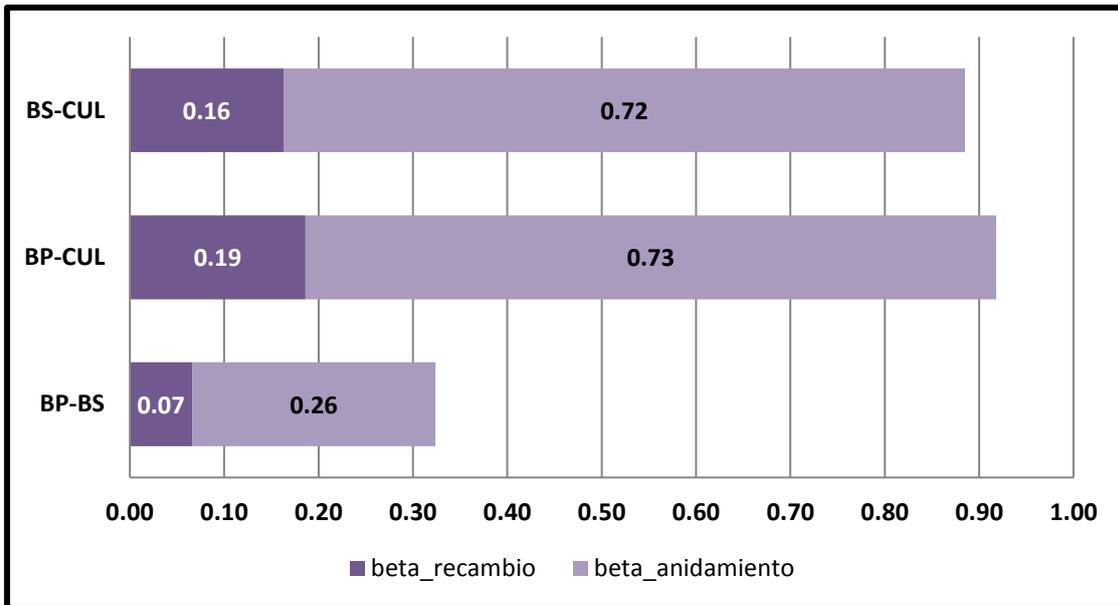
### 4.3 Diversidad funcional.

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— (Figura 12). Asimismo, las variaciones en los índices FEve, FDiv y FSpe entre sistemas fueron consistentemente menores que las registradas en FRic.



**Figura 12.** Índices de diversidad funcional en sistemas naturales y agrícolas.

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 — $F_{sor}=0.92$ — fue similar a aquella dada entre el bosque primario y el cultivo — $F_{sor}=0.88$ — y mucho mayor a la diversidad beta entre ambas zonas boscosas — $F_{sor}=0.33$ —. 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 el recambio de rasgos debido a la influencia de la actividad agrícola (Figura 13). Se afirma entonces que la pérdida —y no el reemplazo— de las funciones desempeñadas por los anuros es una de las principales consecuencias del aumento de la actividad agrícola en la Concesión de Conservación Kawsay.

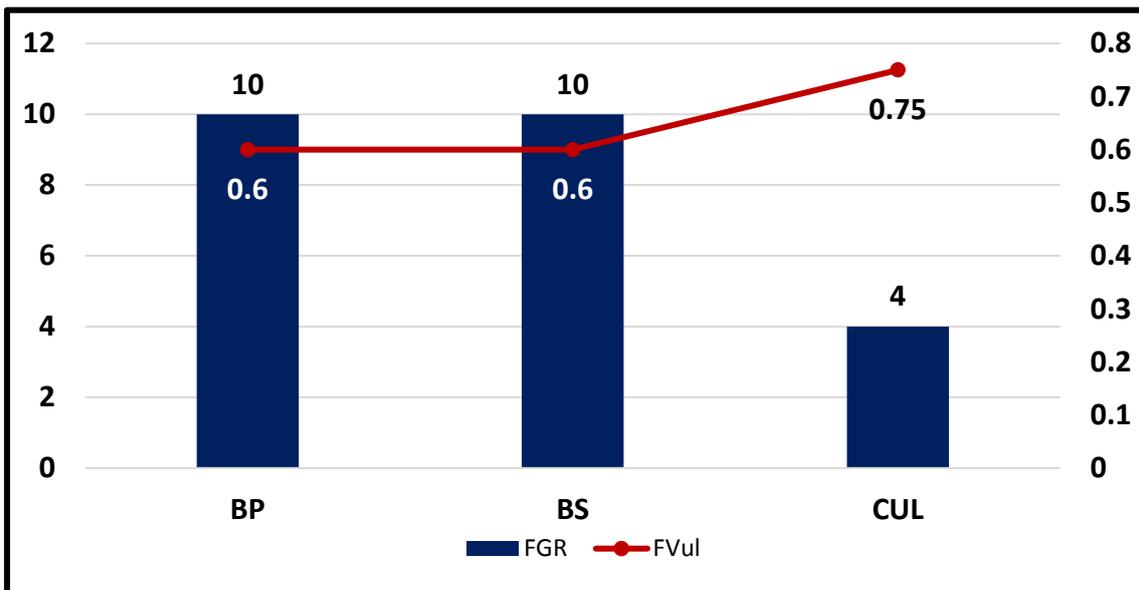


**Figura 13.** Diversidad funcional beta entre sistema naturales y agrícolas medida con la disimilaridad de Sorensen; beta\_recambio: componente de disimilaridad debido al reemplazo de rasgos funcionales; beta\_anidamiento: componente de disimilaridad debido al anidamiento o pérdida de rasgos funcionales

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 (Figura 14). El grupo funcional seis –FG6– 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 el 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 – FG8) especies pequeñas de desarrollo directo: *Pristimantis sp1* y *P. toftae*; (grupo funcional 9 – FG9) especies terrestres que depositan sus huevos en cuerpos de agua en movimiento y que tienen renacuajos raspadores: *Rhaebo guttatus* y *Rhinella margaritifera*.



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 (Figura 15). 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 15.** Vulnerabilidad funcional (FVul) y riqueza de grupos funcionales (FGR) entre sistemas naturales y agrícolas.

## V. DISCUSIONES

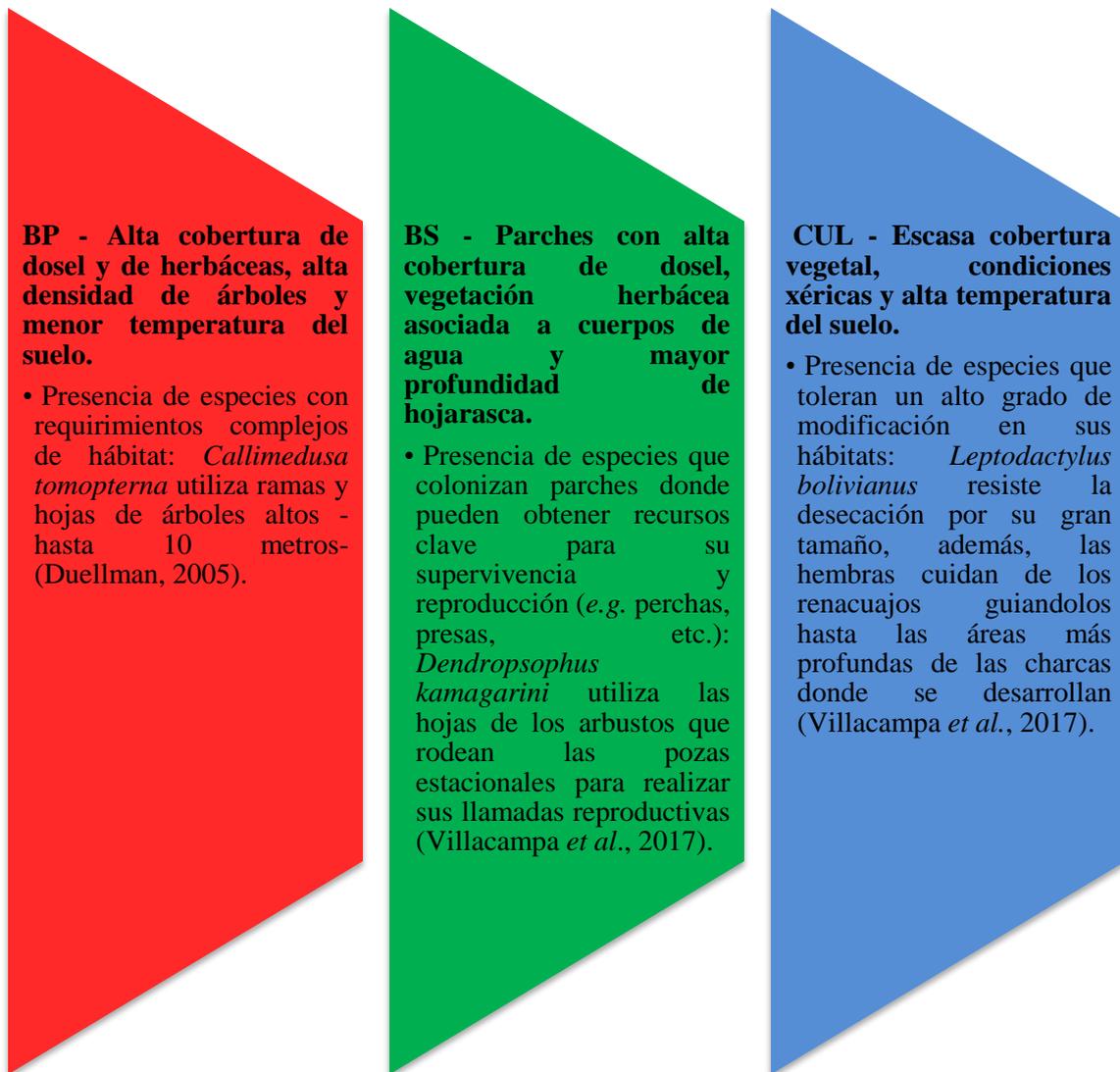
Antes de comparar la diversidad entre sistemas, conviene analizar la completitud en el registro de especies, de otro modo se podría subestimar (o sobreestimar) la influencia que tiene la actividad agrícola sobre los ensamblajes de anuros. En el caso de esta investigación, es importante tomar en cuenta algunos aspectos relacionados a la suficiencia de la evaluación considerando el esfuerzo de muestreo y la cantidad de especies registradas: (i) el período de muestreo fue mucho más breve que otras investigaciones (Doan & Arizábal, 2000; Doan & Arizábal 2002; Doan, 2003; Duellman, 2005) y estuvo enfocado en cuatro semanas tanto en la temporada seca como 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 & Arizábal (2002), existe una variación microgeográfica en los ensamblajes herpetológicos 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 registrada 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. 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 & Arizábal, 2002; Frost, 2019). En este contexto, si bien las 37 especies registradas aquí representan solo un 38.54% de la riqueza total en la provincia (Tabla 3), es posible afirmar que el muestreo fue localmente representativo dentro de los ensamblajes anurofaunísticos en Tambopata, lo cual permitió estimar correctamente la diversidad de anuros entre los distintos sistemas naturales y agrícolas de la Concesión de Conservación Kawsay.

## 5.1 Diversidad taxonómica.

Al analizar la diversidad taxonómica se identifican dos líneas de evidencia que 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 agrícola fueron menores a las diversidades en los sistemas de bosque, los cuales a su vez presentaron diferencias pequeñas, en cuanto a la composición de sus ensamblajes, ligadas al elevado porcentaje (45%) de especies arbóreas de la familia Hylidae en el bosque secundario (Figura 10). Entre los mecanismos ecológicos que podrían explicar dichos patrones de diversidad se destacan las dinámicas fuente-sumidero, las mismas que se darían entre los ensamblajes anurofaunísticos de bosque primario y secundario en la Concesión de Conservación Kawsay. En ese escenario, el bosque maduro en la Reserva Nacional Tambopata (representado por el BP) se comportaría 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* utilizando la hojarasca y las herbáceas pequeñas, respectivamente). Bajo esta perspectiva, el alto número de especies encontradas en BS y su similitud con BP ( $1-B_{sor}=0.66$ , Figura 4) 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).

Asimismo, el análisis previo sobre la diversidad taxonómica —en conjunto con la descripción de los ensamblajes— conduce a la proposición de un modelo de recuperación anurofaunística, tal como se presenta en la Figura 16. El modelo se apoya en el cambio de la estructura comunitaria, o variación de abundancias de especies compartidas, entre ensamblajes (Figura 5, Figura 6, Figura 7). Conviene resaltar la situación de dos grupos de especies que mantienen la recuperación de la anurofauna en el tiempo: (i) aquellas “oportunistas” como *Dendropsophus koehlini*, *Scarthyla goinorum* y *Scinax funereus*; cuya plasticidad en cuanto a requerimientos microambientales le permitirían aprovechar mejor la heterogeneidad de microhábitats y pozas estacionales, incrementando su diversidad en BS; y (ii) aquellas “migrantes locales” como *Ceratophrys cornuta* y *Phyllomedusa camba*, que

manteniendo poblaciones más grandes en BP pueden dispersarse hacia BS en búsqueda de algunos recursos clave (como presas o sitios para reproducirse) sin llegar a colonizar dicha zona. El panorama presentado enfatiza la importancia de los bosques transformados en los que se ha permitido el progreso de la sucesión ecológica, puesto que la regeneración local sostenida de la cobertura vegetal en ellos promueve la recolonización progresiva de la fauna (Duarte-Marín *et al.*, 2018, Herrera-Montes & Brokaw, 2010, Hernández-Ordoñez *et al.*, 2015, Hilje & Aide, 2012, Rios-López & Aide, 2007).



**Figura 16.** Escenario propuesto de recuperación anurofaunística de especies entre sistemas naturales y agrícolas.

Por otro lado, 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. muiiraquitana*, *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 & Ernest, 2014). En tal caso, se esperaría que el reemplazo de especies entre BS-BP sea elevado, al igual que la similaridad entre BS-CUL. Sin embargo, siendo el recambio ( $B_{turn}=0.31$ ) y la pérdida de especies ( $B_{rich}=0.51$ ) los factores más importantes entre BS-BP y BS-CUL respectivamente, se requiere de más evidencia (e.g. estudios sobre la disponibilidad de recursos microclimáticos y sobre las interacciones con sus presas y depredadores) para presumir que las dinámicas compensatorias sean el principal mecanismo para ensamblar los ensamblajes anurofaunísticas durante la regeneración del bosque.

Cabe resaltar que las dinámicas de colonización entre ensamblajes descritas previamente se asemejan a aquellas que sostienen la hipótesis de perturbación intermedia o IDH (por sus siglas en inglés “Intermediate Disturbance Hypothesis”; Connell, 1978). La IDH enuncia que dentro de una comunidad que no ha alcanzado el equilibrio la diversidad local aumenta en sitios donde las perturbaciones han sido moderadas o regularmente frecuentes, como cabría esperar del BS —ensamblaje cuyo nivel de diversidad taxonómica equipara a BP y en donde la recuperación de la estructura del bosque ha facilitado la dispersión de especies con preferencias de microhábitat más amplias (CUL)—, a partir de mecanismos como dispersión, recolonización y competencia (Catford *et al.*, 2012; Kadmon & Benjamini, 2006, Roxburgh *et al.*, 2004). No obstante, la IDH se basa en algunas premisas básicas que deben cumplirse para proponerla como modelo sobre los cambios de diversidad registrados:

- Se debe cumplir el principio de exclusión competitiva: la competencia intraespecífica hace que una especie lleve a la extinción de sus competidores y se vuelva dominante en el ecosistema cuando se alcance el equilibrio, y consecuentemente, causando que la diversidad de especies disminuya al alcanzar estadios sucesionales tardíos.

No hay evidencia alguna de ocurra competencia intraespecífica entre las especies de anuros registradas, pues aun cuando un par de especies compartan rasgos funcionales (e.g. tipo de dieta) o pertenezcan al mismo grupo funcional, ello no implica que efectivamente compiten entre ellas hasta determinar que la interacción por dichos recursos tiene un efecto negativo sobre la adecuación biológica de ambas. Asimismo, se requiere de evidencia empírica para: (i) presumir que existe una “estabilidad” típica de un estadio sucesional clímax en BP, (ii) establecer que la competencia intraespecífica es el mecanismo ecológico que promueve el ensamblaje de especies (siendo menos influyentes los factores históricos y procesos demográficos) en BP, (iii) afirmar que el restablecimiento de las interacciones de competencia promueve la disminución de diversidad a lo largo del tiempo, dando lugar a un bosque maduro (BP) con menor riqueza que uno joven (BS).

- Como producto de las compensaciones de colonización y competencia, la diversidad en el sitio con perturbación intermedia (e.g. BS) debe superar a la diversidad en el ensamblaje bajo poca o ninguna influencia de dicha perturbación (e.g. BP). En contraste, la diversidad de orden 1 y 2 en el BS no supera significativamente a BP, mientras que la riqueza de especies en BP es mayor a BS. Las perturbaciones intermedias, o más bien, el legado de perturbación agrícola sobre los anuros incrementa la diversidad taxonómica local pero no en la magnitud esperada bajo la IDH.

La falta de perchas vegetales, las altas temperaturas diurnas y la poca humedad retenida en el suelo del cultivo suponen condiciones adversas para la mayoría de poblaciones de anfibios. Se produce un “filtrado ambiental” que limita la ocurrencia de especies con requerimientos de hábitat complejos y se promueve la pérdida de especies —principalmente arbóreas—, tal como se observa en la diversidad beta debido al anidamiento (Figura 11; Gangenova *et al.*, 2018, Pereyra *et al.*, 2018, Salgado-Negret, 2015). En este estudio, 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 & 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 caídos, 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, en la Figura 12 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 disminuye. Ocurre un reemplazo de 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.). Se determinó a través de la diversidad funcional beta que 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 la degradación de sus hábitats (Baraloto *et al.*, 2012, Gerisch *et al.*, 2012, Moreno *et al.*, 2018, Purschke *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 *et al.*, (2006) y Pereyra *et al.* (2018), apoyan un escenario en el cuál 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. La erosión funcional registrada en la Concesión de Conservación Kawsay indica que los ensamblajes anurofaunísticos estudiados son poco redundante en cuanto a sus funciones.

Ahora bien, aunque todos los ensamblajes poseen rasgos poco comunes dentro de la comunidad (FSpe promedio > 0.75), la alta riqueza de especies de los géneros *Dendropsophus* spp. y *Scinax* spp. en el BS ha incrementado la distintividad funcional (FSpe BS = 0.924) por sobre las otras zonas (Figura 12). En cuanto a los hábitos dietarios de los adultos, *D. koechlini* y *D. rhodopeplus*, habitantes característicos de BS, fueron las únicas especies reportadas que prefieren consumir larvas de insectos. De forma similar, *S. chiquitanus*, *S. pedromedinae* y *S. ruber* fueron las únicas especies registradas que se alimentaron de arañas (Duellman, 2005). Los renacuajos de los *Dendropsophus* y *Scinax* en BS pertenecieron casi exclusivamente a los gremios ecomorfológicos léntico-macrófago —larvas que se alimentan tomando grandes bocados de materiales sumergidos en el agua— y léntico-nectónico —larvas que raspan su alimento de las superficies a lo largo de la columna de agua— (Altig & Johnston, 1989; Duellman, 2005). Por lo tanto, el bosque secundario presenta los niveles más altos de especialización funcional al albergar una mayor cantidad de especies que poseen rasgos más únicos en cuanto al gremio trófico de adultos y renacuajos (Tabla 2). Asimismo, la disminución de FSpe en CUL con respecto a BP y BS (Figura 12) revela la pérdida de rasgos funcionales globalmente raros en el cultivo de plátano, la misma que estaría inducida por filtro ambiental impuesto a las especies que habitan en dicho ensamblaje y a los rasgos que ellas aportan.

En contraste con la simplificación de funciones detectada a través de la FRic, no se encontraron diferencias notables en la equidad (FEve) y divergencia (FDiv) 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 biomasa 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 de plátanos 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. macrotis* (de menor masa que *L. pentadactylus*), de modo que la distribución de biomasa se hace menos equitativa 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. La conversión de remanentes de bosque en cultivos,

no solo produce la pérdida de especies, sino que se 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 una perturbación sobre el conjunto de rasgos funcionales de un ensamblaje (Mouillot *et al.*, 2013). Sin embargo, 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, (iii) históricamente la relación entre la diversidad y la función del ecosistema se ha examinado a partir de estudios experimentales. Existen pocos estudios observacionales donde se discierne las 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 & Unsworth, 2013; Naem & 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 o, como se les conoce más comúnmente, según al grupo funcional al que pertenezcan. Es así que los grupos funcionales formados son considerados como asociaciones de especies funcionalmente equivalentes, es decir, 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 el ensamblaje de anuros (Figura 15). Aún bajo la pérdida de rasgos funcionales, la recuperación de la cobertura vegetal durante 20 años permitió 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 dónde 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 con más especies y redundante en los otros sistemas) ponen de manifiesto nuevamente el impacto negativo que tiene la transformación de los hábitats naturales de los anuros a cultivos agrícolas, tal como ya lo habían reportado Pineda *et al.* (2005) así como Trimble & van Aarde (2014) en México y Sudáfrica, respectivamente y contrasta con lo reportado por Cortés-Gómez *et al.* (2011). Teniendo en cuenta que la Amazonía es 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).

Si bien se han propuesto modelos robustos para describir los cambios en los ensamblajes vegetales durante el proceso de sucesión secundaria (a través de la “recuperación” de condiciones ambientales y composición florística con respecto a 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 & Ortertag, 2001; Cortés-Gómez 2011; Cortés-Gómez *et al.*, 2013). Rios-López & Aide (2007) sugirieron dos reglas del ensamblaje que explicaban el desarrollo de los ensamblajes herpetofaunísticos 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. Se destaca 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 Purschke *et al.* (2013) para otros taxa (no obstante, discrepa con lo hallado por 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 sugiere además que en 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 incrementan la diversidad de rasgos funcionales.

Contrario a lo hipotetizado, no se reporta una disminución gradual y monótona de la diversidad taxonómica, así como una tampoco se detecta una preservación de la diversidad funcional bajo el incremento de la influencia agrícola. El siguiente paso para comprender los fenómenos ecológicos que acontecen dentro y entre los ensamblajes de anuros consiste, sin duda alguna, en generar evidencia para mejorar los modelos planteados como explicación a los patrones de diversidad reportados por esta investigación. En el fatídico panorama descrito por la acelerada pérdida del bosque amazónico, es sumamente necesario ir más allá de la mera descripción de la biodiversidad y adentrarnos en la complejidad de responder los “cómo” y “por qué” de la ecología, con la firme convicción que la construcción progresiva de conocimiento nos permitirá precisar que objetivos debemos cumplir dentro de un plan general para la conservación del patrimonio natural en el Perú.

## VI. CONCLUSIONES

Bajo las condiciones imperantes a lo largo del presente estudio en la concesión de conservación Kawsay, ubicada en el área de amortiguamiento de la Reserva Nacional Tambopata, se concluye:

1. Se evidenciaron las diferencias entre las estimaciones de diversidad taxonómica y funcional de anuros con respecto a sistemas naturales y agrícolas en la Concesión de Conservación Kawsay.
2. 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, conformando 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.
3. Las estimaciones de diversidad taxonómica (DT) y funcional (DF) alfa fueron similares en las zonas de bosque, con excepción del incremento registrado en riqueza funcional del BP (26.7% mayor al BS). Asimismo, a partir de la diversidad beta se identificaron dos mecanismos que dirigen las diferencias de diversidad alfa entre las zonas boscosas: a nivel taxonómico ocurre predominantemente un recambio de especies mientras que a nivel funcional la pérdida de rasgos funcionales es más importante.
4. 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.

5. Con respecto a las comparaciones de DF entre sistemas naturales y agrícolas; aun cuando no se registraron grandes variaciones en los índices de divergencia, equidad y especialización; 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.
6. Se constata que el incremento de riqueza y el reemplazo de especies que tiene lugar en el bosque secundario enmascara parcialmente 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.

## **VII. RECOMENDACIONES**

1. Enfocar un siguiente estudio en la influencia de la estacionalidad sobre la anurofauna en el área de estudio.
2. Ampliar la generación de rasgos funcionales de las especies encontradas (amplitud dietaria, patrones reproductivos, gremios ecológicos de los renacuajos, límites críticos termales, etc.), así como de la variación que existe de estos rasgos en los individuos de cada especie.
3. Conducir un estudio futuro sobre la variación diaria/estacional de temperatura y humedad en los microhábitats utilizados por los anuros, la distancia entre los cuerpos de agua y estos microhábitats (además de su hidroperiodo), así como la diversidad y estructura de la vegetación herbácea, arbustiva y arbórea por transecto de evaluación.
4. Se recomienda elaborar una tipificación de los sistemas agrícolas, que incluya una descripción de las prácticas agronómicas implementadas, en el área de estudio.

## VIII. BIBLIOGRAFÍA

- Aguilera, M. & Silva, J.F. (1997). Especies y biodiversidad. *Interciencia*, 22(6): 299-306.
- Alford, R.A. & Richards, S.J. (1999). Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annual review of Ecology and Systematics*, 30(1): 133-165. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.30.1.133
- Alonso-Aguirre, A. & Lampo, M. (2006). Protocolo de bioseguridad y cuarentena para prevenir la transmisión de enfermedades en anfibios. En A., Angulo; J.V., Rueda-Almonacid; J.V., Rodríguez-Mahecha; E. La Marca (Eds), *Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina* (p. 73-92). Recuperado de: <https://www.amphibians.org/wp-content/uploads/2018/12/Monitoreo-de-anfibios-baja-final.pdf>
- Altig, R., & Johnston, G.F. (1989). Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs*, 81-109. doi: 10.2307/1466987
- Baraloto, C.; Paine, C.E.T.; Patiño, S.; Bonal, D.; Hérault, B.; Chave, J. (2010). Functional trait variation and sampling strategies in species-rich plant communities. *Functional Ecology*, 24(1): 208-216. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01600.x
- 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. doi: 10.1111/j.1365-2664.2012.02164.x
- Baselga, A. & Orme, D. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5): 808-812. doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x

- Baselga, A.; Orme, D.; Vileger, S.; De Bortoli, J.; Leprieur, F.; Logez, M.; Henriques-Silva, R. (29 de enero del 2020). Package 'betapart'. Recuperado de <https://cran.r-project.org/web/packages/betapart/betapart.pdf>
- 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. doi: 10.1007/s00442-002-1071-9
- 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. doi: 10.1017/S0266467403006011
- Begon, M., Townsend, C.R., & Harper, J.L. (1990). *Ecology: individuals, populations and communities* (2nd Edition). Cambridge - Massachusetts, USA: Blackwell Scientific.
- Berriozabal-Islas, C.; Badillo-Saldaña, L.M.; Ramírez-Bautista, A.; Moreno, C. E. (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. doi: 10.1177/1940082917704972
- Blondel, J. (2003). Guilds or Functional Groups: Does it Matter?. *Oikos*, 100(2): 223-231. doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12152.x
- 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. doi: 10.1163/15707563-00002464
- Brack, W. (1985). *Sistemas agroforestales e importancia de la agroforestería en la selva central*. San Ramón, Chanchamayo. INFOR-GTZ.
- Brack, A. (2003). *Perú: diez mil años de domesticación*. Lima, Perú. Bruño.
- 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. doi: 10.1046/j.1526-100X.2002.01042.x

Brandl, S.J. & Bellwood, D.R. (2014). Individual-based analyses reveal limited functional overlap in a coral reef fish community. *Journal of Animal Ecology*, 83(3): 661-670. doi: 10.1111/1365-2656.12171

Burt, W.H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of mammalogy*, 24(3): 346-352. doi: 10.2307/1374834

Caminer, M.A. & Ron, S.R. (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. doi: 10.3897/zookeys.370.62

Casas, A.; Torres-Guevara, J.; Parra, F. (2016). Domesticación en el continente americano - Volumen 1: Manejo de la biodiversidad y evolución dirigida por las culturas del Nuevo Mundo. Lima, Perú. Universidad Nacional Autónoma de México, Universidad Nacional Agraria La Molina.

Catenazzi, A.; Lehr, E.; Rodriguez, L.O.; Vredenburg, V.T. (2011). *Batrachochytrium dendrobatidis* and the Collapse of Anuran Species Richness and Abundance in the Upper Manu National Park, Southeastern Peru. *Conservation Biology*, 25(2): 382-391. doi: 10.1111/j.1523-1739.2010.01604.x

Catenazzi, A. & von May, R. (2014). Conservation Status of Amphibians in Peru. *Herpetological Monographs*, 28(1): 1-23. doi: 10.1655/HERPMONOGRAPHS-D-13-00003

Catford, J.A.; Daehler, C.C.M.; Murphy, H.T.; Sheppard, A.W.; Hardesty, B.D.; Westcott, D.A.; Rejmánek, M.; Bellingham, P.J.; Pergl, J.; Horvitz, C.C.; Hulme, P.E. (2012). The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(3), 231-241. doi: 10.1016/j.ppees.2011.12.002

Chao, A.; Chazdon, R.L.; Colwell, R.K.; Shen, T.J. (2006). Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. *Biometrics*, 62(2): 361-371. doi: 10.1111/j.1541-0420.2005.00489.x

- Chao, A.; Gotelli, N.J.; Hsieh, T.C.; Sander, E.L.; Ma, K.H.; Colwell, R.K.; Ellison, A.M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1): 45-67. doi: 10.1890/13-0133.1
- Chao, A. & Jost, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12): 2533-2547. doi: 10.1890/11-1952.1
- 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. doi: 10.1002/ecm.1343
- Chapin III, F.S.; Folke, C.; Kofinas, G.P. (2009). A framework for understanding change. En F.S., Chapin III.; G.P. Kofinas; C., Folke (Eds), *Principles of Ecosystem Stewardship: Resilience-Based Natural Resource Management in a Changing World* (p. 3-28). New York, USA: Springer Verlag.
- 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. doi: 10.1016/j.tree.2009.10.008
- Chave, J. (2004). Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7(3): 241-253. doi: 10.1111/j.1461-0248.2003.00566.x
- Chave, J.; Andalo, C.; Brown, S.; Cairns, M.A.; Chambers, J.Q.; Eamus, D.; Fölster, H.; Fromard, F.; Higuchi, N.; Kira, T.; Lescure, J.P.; Nelson, B.W.; Ogawa, H.; Puig, H.; Riéra, B.; Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1): 87-99. doi: 10.1007/s00442-005-0100-x
- Chazdon, R.L. (2008). Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science*, 320(5882): 1458-1460. doi: 10.1126/science.1155365

- 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. doi: 10.1111/j.1523-1739.2009.01338.x
- Congreso de la República. (2 de septiembre de 2009). Aprueban Reglamento de Clasificación de Tierras por su Capacidad de Uso Mayor - Decreto Supremo N° 017-2009-AG. Diario Oficial "El Peruano", p. 401820-401837.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(4335): 1302-1310. doi: 10.1126/science.199.4335.1302
- Connelly, S.; Pringle, C.M.; Bixby, R.J.; Brenes, R.; Whiles, M.R.; Lips, K.R.; Kilham, S.; Huryn, A.D. (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(8): 1262-1276. doi: 10.1007/s10021-008-9191-7
- 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. doi: 10.1111/j.1365-2427.2011.02626.x
- Coomes, O.T.; Grimard, F.; Burt, G.J. (2000). Tropical forests and shifting cultivation: secondary forest fallow dynamics among traditional farmers of the Peruvian Amazon. *Ecological Economics*, 32(1): 109-124. doi: 10.1016/S0921-8009(99)00066-X
- Córdova-Tapia, F. & Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Revista Ecosistemas*, 24(3): 78-87. doi: 10.7818/ECOS.2015.24-3.10
- Cornwell, W.K.; Cornelissen, J.H.C.; Amatangelo, K.; Dorrepaal, E.; Eviner, V.T.; Godoy, O.; Hobbie, S.E.; Hoorens, B.; Kurokawa, H.; Pérez-Harguindeguy, N.; Queded, H.M.; Santiago, L.S.; Wardle, D.A.; Wright, I.J.; Aerts, R.; Allison, S.D.; Van Bodegom, P.; Brovkin, V.; Chatain, A.; Callaghan, T.V.; Díaz, S.; Garnier, E.; Gurvich, D.E.; Kazakou, E.; Klein, J.A.; Read, J.; Reich, P.B.; Soudzilovskaia, N.A.; Vaieretti, M.V.; Westoby, M. (2008). Plant species traits are the

predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 11(10): 1065-1071. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x

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, Universidad del Valle). Recuperado de <http://bibliotecadigital.univalle.edu.co/bitstream/10893/8985/1/CB-0449509.pdf>

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. doi: 10.1177/194008291300600604

Cortés-Gomez, A.M.; Ruiz-Agudelo, C.A.; Valencia-Aguilar, A.; Ladle, R.J. (2015). Ecological functions of neotropical amphibians and reptiles: A review. *Universitas Scientiarum*, 20(2): 229-245. doi: 10.11144/Javeriana.SC20-2.efna

Cushman, S.A. (2006). Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological conservation*, 128(2): 231-240. doi: 10.1016/j.biocon.2005.09.031

Dammert, J.L. (2013). Expansión de palma aceitera en la Amazonía: en las puertas del escándalo. *La Revista Agraria*, 153: 4-6. Recuperado de <https://larevistagraria.files.wordpress.com/2019/02/lra-153web.pdf>

Dancé, C.J. (1980). Tendencias de la deforestación con fines agropecuarios en la Amazonía Peruana. *Revista Forestal del Perú*, 10(1-2): 1-8.

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. doi: 10.1007/s10531-008-9434-0

Dassman, R.F.; Milton, J.P.; Freeman, P.H. (1973). *Ecology principles for economic development*. London, United Kingdom: Wiley.

De la Riva, I. (1990). Una especie nueva de *Oloolygon* (Anura: Hylidae) procedente de Bolivia. *Revista Española de Herpetología*, 4: 81–86.

- 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. doi: 10.1371/journal.pone.0104656
- De Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56(6):879-886. doi: 10.1080/10635150701701083
- Diamond, J.M. (1975). Assembly of species communities. En M.L. Cody & J.M. Diamond (Eds.), *Ecology and Evolution of Communities* (p. 342–444). Massachusetts, USA: Belknap Press.
- Díaz-García, J.M.; Pineda, E.; López-Barrera, F.; Moreno, C.E. (2017). Amphibian species and functional diversity as indicators of restoration success in tropical montane forest. *Biodiversity and Conservation*, 26(11): 2569-2589. doi: 10.1007/s10531-017-1372-2
- Dirzo, R.; Young, H.S.; Galetti, M.; Ceballos, G.; Isaac, N.J.B.; Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195): 401-6. doi: 10.1126/science.1251817
- Doak, D.F.; Bigger, D.; Harding, E.K.; Marvier, M.A.; O'Malley, R.E.; Thomson, D. (1998). The Statistical Inevitability of Stability-Diversity Relationships in Community Ecology. *The American Naturalist*, 151(3): 264-276. doi: 10.1086/286117
- Doan, T.M. & Arizabal, W. (2000). The impact of tourism on the herpetofauna of Tambopata, south-eastern Peru. En C.A. Kirkby; T.M. Doan; H. Lloyd; A. Cornejo; W. Arizabal; A. Palomino (Eds.), *A study of Tourism Development and the Status of Neotropical Lowland Wildlife in Tambopata, South-eastern Peru: Recommendations for Tourism and Conservation* (p. 63-76). Recuperado de <https://www.inkaterra.com/inkaterra-asociacion-org/wp-content/uploads/2013/12/The-Impact-of-Tourism-on-the-Herpetofauna-of-Tambopata-TReeS.pdf>
- Doan, T.M. & Arizabal, W. (2002). Microgeographic Variation in Species Composition of the Herpetofaunal Communities of Tambopata Region, Peru. *Biotropica*, 34(1): 101-117. doi: 10.1111/j.1744-7429.2002.tb00246.x

- Doan, T.M. (2003). Which methods are most effective for surveying rain forest herpetofauna?. *Journal of herpetology*, 37(1): 72-82. doi: 10.1670/0022-1511(2003)037[0072:WMAMEF]2.0.CO;2
- 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. doi: 10.1016/j.biocon.2013.11.023
- Dourojeanni, M. (1976). Una nueva estrategia para el desarrollo de la Amazonia Peruana. *Revista Forestal del Perú*, 6(1-2): 1-22. doi: 10.21704/rfp.v6i1-2.1102
- Dourojeanni, M. (2016). Aprovechamiento del barbecho forestal en áreas de agricultura migratoria en la Amazonía Peruana. *Revista forestal del Perú*, 14(2): 1-33. doi: 10.21704/rfp.v14i2.136
- Duellman, W.E. (1978). The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Lawrence, USA: Miscellaneous Publications N°65 University of Kansas.
- Duellman, W.E. (1995). Temporal Fluctuations in Abundances of Anuran Amphibians in a Seasonal Amazonian Rainforest. *Journal of Herpetology*, 29(1): 13-21. doi: 10.2307/1565080
- Duellman, W.E. (2005). *Cusco Amazonico*. Ithaca, USA: Comstock Publications Associates.
- Duellman, W.E. & Lehr, E. (2009). *Terrestrial-breeding frogs (Strabomantidae) in Peru*. Münster, Germany: Natur und Tier Verlag.
- Duellman, W.E. & Salas, A.W. (1991). Annotated checklist of the amphibians and reptiles of Cuzco Amazonico, Peru. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas* 143: 1-13. Recuperado de [https://www.researchgate.net/publication/265034613\\_Annotated\\_checklist\\_of\\_the\\_amphibians\\_and\\_reptiles\\_of\\_Cuzco\\_Amazonico\\_Peru](https://www.researchgate.net/publication/265034613_Annotated_checklist_of_the_amphibians_and_reptiles_of_Cuzco_Amazonico_Peru)
- Duffy, J.E. (2002). Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos*, 99(2): 201-219. doi: 10.1034/j.1600-0706.2002.990201.x

- Dunn, R.R. (2004). Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology*, 18(2): 302-309. doi: 10.1111/j.1523-1739.2004.00151.x
- Eekhout, X. (2010). Chapter 20: Sampling reptiles and amphibians. En J. Eymann; J. Degreef; C.L. Hauser; J.C. Monje; Y. Samyn; D. VandenSpiegel (Eds.). *Manual on Field Recording Techniques and Protocols for All Taxa Biodiversity Inventories and Monitoring, part 2* (p. 530-557). Recuperado de [http://www.abctaxa.be/volumes/volume-8-manual-atbi/Part2\\_low\\_resolution.pdf](http://www.abctaxa.be/volumes/volume-8-manual-atbi/Part2_low_resolution.pdf)
- Elton, C.S. (1958). *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Chicago, USA: University of Chicago Press.
- Ernst, R.; Linsenmair, K. E.; Rödel, M.O. (2006). Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation*, 133(2): 143-155. doi: 10.1016/j.biocon.2006.05.028
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 487-515. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419
- Fauth, J.E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits Jr, W.J., Van Buskirk, J., & McCollum, S.A. (1996). Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*, 147(2), 282-286. doi: 10.1086/285850
- Feinsinger, P. (2001). *Designing field studies for biodiversity conservation - The Nature Conservancy*. Washington D.C., USA: Island Press.
- Ficetola, F.G.; Furlani D.; Colombo, G.; De Bernardi, F. (2008). Assessing the value of secondary forest for amphibians: *Eleutherodactylus* frogs in a gradient of forest alteration. *Biodiversity Conservation*, 17(9): 2185-2195. doi: 10.1007/s10531-007-9280-5
- Finegan, B. (1992). The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management*, 47(1-4): 295–321. doi: 10.1016/0378-1127(92)90281-D

- 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. doi: 10.1016/0169-5347(96)81090-1
- Finegan, B.; Peña-Claros, M.; de Oliveira, A.; Ascarrunz, N.; Bret-Harte, M.S.; Carreño-Rocabado, G.; Casanoves, F.; Díaz, S.; Eguiguren Velepucha, P.; Fernandez, F.; Licona, J.C.; Lorenzo, L.; Salgado Negret, B.; Vaz, M.; Poorter, L. (2015). Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*, 103(1): 191-201. doi: 10.1111/1365-2745.12346
- 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. doi: 10.2307/1447498
- Flynn, D. F.; Gogol-Prokurat, M.; Nogeire, T.; Molinari, N.; Richers, B.T.; Lin, B. B.; Simpson, N.; Mayfield, M.M.; DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters*, 12(1): 22-33. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x
- Fontana, S.; Petchey, O.L.; 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. doi: 10.1111/1365-2435.12551
- Fontenla, J.L. (2018). Entre Diversidades Ecológicas. *Poeyana* (507), 23-39. Recuperado de <http://revistas.geotech.cu/index.php/poey/article/view/245>
- Frishkoff, L.O.; Hadly, E.A.; Daily, G.C. (2015). Thermal niche predicts tolerance to habitat conversion in tropical amphibians and reptiles. *Global Change Biology*, 21(11): 3901-3916. doi: 10.1111/gcb.13016
- Frazier, J.G. (1994). The pressure of terminological stresses—urgency of robust definitions in ecology. *Bulletin of the British Ecological Society*, 25: 207-209.
- Frost, D.R. (28 de abril del 2019). *Amphibian Species of the World: an Online Reference - Version 6.0*. Recuperado de <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.

- Führer, E. (2000). Forest functions, ecosystem stability and management. *Forest Ecology and management*, 132(1): 29-38. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00377-7
- Gardner, T.A.; Barlow, J.; Peres, C.A. (2007). Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: The importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation*, 138(1-2): 166-179. doi: 10.1016/j.biocon.2007.04.017
- Garnier, E.; Cortez, J.; Billès, G.; Navas, M.L.; Roumet, C.; Debussche, M.; Laurent, G.; Blanchard, A.; Aubry, D.; Bellmann, A.; Neill, C.; Toussaint, J.P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9): 2630-2637. doi: <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Gangenova, E., Zurita, G.A., Marangoni, F. (2018). Changes to anuran diversity following forest replacement by tree plantations in the southern Atlantic forest of Argentina. *Forest ecology and management*, 424: 529-535. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.03.038>
- Gaston, K.J. (1996). Species richness: measure and measurement. En Gaston, K.J. (Ed.). *Biodiversity, a biology of numbers and difference* (p. 77-113). Oxford, United Kingdom: Blackwell Science.
- Gerisch, M.; Agostinelli, V.; Henle, K.; Dziöck, 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. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19749.x
- 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. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00535-1
- Grimm, V. & Wissel, C. (1997). Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109(3): 323-334. doi: 10.1007/s004420050090
- Hall, L. S., Krausman, P. R., & Morrison, M. L. (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife society bulletin*, 173-182. doi: [www.jstor.org/stable/3783301](http://www.jstor.org/stable/3783301)

- Hammer, Ø.; Harper, D.A.; Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electronica*, 4(1): 1-9. Recuperado de <http://www.forskningssdatabasen.dk/en/catalog/2192867784>.
- Hernández-Ordóñez, O.; Urbina-Cardona, J.N.; Martínez-Ramos, M. (2015). Recovery of amphibian and reptile assemblages during old-field succession of tropical rainforests. *Biotropica*, 47(3): 377-388. doi: 10.1111/btp.12207
- Herrera-Montes, A. & Brokaw, N. (2010). Conservation value of tropical secondary forest: a herpetofaunal perspective. *Biological Conservation*, 143(6): 1414-1422. doi: 10.1016/j.biocon.2010.03.016
- 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. doi: 10.1016/j.biocon.2011.12.007
- Hodges, K.E. (2008). Defining the problem: terminology and progress in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(1), 35-42. doi: 10.1890/060108
- Hooper, D.U.; Chapin, F.S.; Ewel, J.J.; Hector, A.; Inchausti, P.; Lavorel, S.; Lawton, J.H.; Lodge, D.M.; Loreau, M.; Naeem, S.; Schmid, B.; Setälä, H.; Symstad, A.J.; Vandermeer, J.; Wardle, D.A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1): 3-35. doi: 10.1890/04-0922
- Harper, J.L. & Hawksworth, D.L. (1995). Preface. En Hawksworth, D.L. (Ed.). *Biodiversity: Measurement and Estimation*. Recuperado de [https://books.google.com.pe/books?hl=es&lr=&id=E0F7zhnx1cgC&oi=fnd&pg=PA3&dq=Biodiversity:+Measurement+and+Estimation&ots=8JPBFihzxp&sig=HA9S\\_CvFzWg7NTTq38Dv8f8UwWo#v=onepage&q=Biodiversity%3A%20Measurement%20and%20Estimation&f=false](https://books.google.com.pe/books?hl=es&lr=&id=E0F7zhnx1cgC&oi=fnd&pg=PA3&dq=Biodiversity:+Measurement+and+Estimation&ots=8JPBFihzxp&sig=HA9S_CvFzWg7NTTq38Dv8f8UwWo#v=onepage&q=Biodiversity%3A%20Measurement%20and%20Estimation&f=false)
- Hsieh, T.C.; Ma, K.H.; 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. doi: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>

- Hutchinson, E.G. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(2): 415-427.
- Imbernon, J. (1999). A comparison of the driving forces behind deforestation in the Peruvian and the Brazilian Amazon. *AMBIO*, 28(6): 509-513.
- INRENA. (2003). *Mapificación y Evaluación Forestal del Bosque de Producción Permanente del Departamento de Madre de Dios*. Instituto Nacional de Recursos Naturales, Lima-Perú. 70 p. Recuperado de [https://www.researchgate.net/publication/317030577\\_MAPIFICACION\\_Y\\_EVALUACION\\_FORESTAL\\_DEL\\_BOSQUE\\_DE\\_PRODUCCION\\_PERMANENTE\\_DEL\\_DEPARTAMENTO\\_DE\\_MADRE\\_DE\\_DIOS](https://www.researchgate.net/publication/317030577_MAPIFICACION_Y_EVALUACION_FORESTAL_DEL_BOSQUE_DE_PRODUCCION_PERMANENTE_DEL_DEPARTAMENTO_DE_MADRE_DE_DIOS)
- IUCN (International Union for Conservation of Nature). (24 de febrero de 2020). The IUCN Red List of Threatened Species, version 2017-3. Recuperado de <http://www.iucnredlist.org>
- Izsák, J. & Papp, L. (2000). A link between ecological diversity indices and measures of biodiversity. *Ecological Modelling*, 130(1-3): 151-156. doi: 10.1016/S0304-3800(00)00203-9
- Johnson, D. H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61(1), 65-71. doi: 10.2307/1937156
- Johnson, B. (1992). Habitat loss and declining amphibian population. En Bishop, C.A. & Pettit, K.E. (Eds.). *Declines in Canadian amphibian populations: Designing a National Monitoring Strategy*. Ottawa, Canada: Environment Canada.
- Jorge, M.L.S.P.; Ribeiro, M.C.; Ferraz, K.M.P.M.B. (2013). Mammal defaunation as surrogate of trophic cascades in a biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, 163: 49-57. doi: 10.1016/j.biocon.2013.04.018
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2): 363-375. doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x
- Jost, L. (2010). The relation between evenness and diversity. *Diversity*, 2(2): 207-232. doi: 10.3390/d2020207

- Kadmon, R. & Benjamini, Y. (2006). Effects of productivity and disturbance on species richness: a neutral model. *The American Naturalist*, 167(6): 939-946. doi: 10.1086/504602
- Krausman, P.R., & Morrison, M.L. (2016). Another plea for standard terminology. *The Journal of Wildlife Management*, 80(7), 1143-1144. doi: 10.1002/jwmg.21121
- Kupferberg, S. (1997). Facilitation of periphyton production by tadpole grazing: functional differences between species. *Freshwater Biology*, 37(2): 427-439. doi: 10.1046/j.1365-2427.1997.00170.x
- Laliberté, E.; Legendre, P.; Shipley, B. (19 de agosto de 2014). Package 'FD'. Recuperado de <https://cran.r-project.org/web/packages/FD/FD.pdf>
- Laliberté, E.; Wells, J.A.; Declerck, F.; Metcalfe, D.J.; Catterall, C.P.; Queiroz, C.; Aubin, I.; Bonser, S.P.; Ding, Y.; Fraterrigo, J.M.; McNamara, S.; Morgan, J.W.; Merlos, D.S.; Vesk, P.A.; Mayfield, M.M. (2010). Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*, 13(1): 76-86. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01403.x
- Laurance, W.F.; Albernaz, A.K.; Fearnside, P.M.; Vasconcelos, H.L.; Ferreira, L.V. (2004). Deforestation in Amazonia. *Science*, 304(5674): 1109-1111. doi: 10.1126/science.304.5674.1109b
- Lawton, J.H. (1987). Are there assembly rules for successional communities?. En Gray, A.J.; Crawley, M.J.; Edwards P.J. (Eds.), *Colonization, Succession and Stability* (p. 225-243). Oxford, United Kingdom: Blackwell Scientific Publications.
- Lawton, J.H. & Brown, V.K. (1993). Redundancy in ecosystems. En Schulze, E.D. & Mooney, H.A. (Eds.). *Biodiversity and ecosystem function* (p. 255-270). Berlin, Germany: Springer-Verlag.
- 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*, 13: 117-126. doi: 10.1007/s12080-019-00433-x
- Lovejoy, T.E. (1980). Changes in biological diversity. En Barney, G.O. (Ed.). *The Global 2000 Report to the President. Council on Environmental Quality and the US*

Department of State (p. 327-332). Washington D.C., USA: US Government Printing Office.

MacArthur, R. (1955). Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology*, 36(3): 533. doi: 10.2307/1929601

Maclaurin, J. & Sterelny, K. (2008). *What Is Biodiversity?*. Chicago, USA: University of Chicago Press.

Magurran, A.E. (1988). Why diversity?. En *Ecological diversity and its measurement* (p. 1-5). doi: 10.1007/978-94-015-7358-0\_1

Margalef, R. (2002). Diversidad y biodiversidad. En Pineda, F.D.; De Miguel, J.M.; Casado, M.A.; Montalvo, J. (Eds.). *La diversidad biológica de España* (p. 3-6). Madrid, España: Prentice Hall.

Martín-López, B.; Gonzales, J.A.; Díaz, S.; Castro, I.; García-Llorente, M. (2007). Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas*, 16(3): 69-80. Recuperado de <https://revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/94>

May, R.M. (1975). Stability in ecosystems: some comments. En van Dobben, W.H. & Lowe-McConnell, R.H. (Eds.). *Unifying Concepts in Ecology - Report of the plenary sessions of the First international congress of ecology* (p. 161-168). The Hague, Netherlands: Springer, Dordrecht.

Mayr, E. (1992). A local flora and the biological species concept. *American Journal of Botany*, 79(2): 222-238. doi: 10.2307/2445111

McCann, K.S. (2000). The diversity–stability debate. *Nature*, 405(6783): 228-233. doi: 10.1038/35012234

McDiarmid, R.W. & Altig, R (Eds.). (1999). *Tadpoles: the Biology of Anuran Larvae*. Chicago, USA: University of Chicago Press. 444 p.

Medina-Rangel, G.F. & López-Perilla, Y.R. (2014). Diversidad de anfibios y reptiles en la alta montaña del suroriente de la sabana de Bogotá, Colombia. *Herpetotropicos*,

10(1): 17-30. Recuperado de <http://revistas.saber.ula.ve/index.php/herpetotropicos/article/view/5243/5033>

Méndez-Narváez, J. & Bolívar-García, W. (2016). Complementary ecological approaches to understand decreases in frog diversity in altered Andean ecosystems. *South American Journal of Herpetology*, 11(1): 1-11. doi: 0.2994/SAJH-D-15-00015.1

MINAGRI (Ministerio de Agricultura y Riego). (6 de junio de 2018). Sector Agricultura seguirá impulsando la economía peruana. Recuperado de <http://minagri.gob.pe/portal/publicaciones-y-prensa/noticias-2018/21075-sector-agricultura-seguira-impulsando-la-economia-peruana>.

Mitchell, S.C. (2005). How useful is the concept of habitat?—a critique. *Oikos*, 110(3): 634-638. doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.13810.x

Monge-Nájera, J. (2015). ¿Existen realmente los ensamblajes ecológicos?. *Revista de Biología Tropical*, 63(3), 575-577. Recuperado de <https://www.redalyc.org/pdf/449/44939781002.pdf>

Monteith, J., & Unsworth, M. (2013). *Principles of environmental physics: plants, animals, and the atmosphere*. Recuperado de [https://books.google.com.pe/books?hl=es&lr=&id=EhLtk6hkLogC&oi=fnd&pg=PR1&dq=Principles+of+environmental+physics:+plants,+animals,+and+the+atmosphere&ots=QubIW4-sKn&sig=u\\_ff817I8g9U3iNJ8xVpUSHsl\\_A#v=onepage&q=Principles%20of%20environmental%20physics%3A%20plants%2C%20animals%2C%20and%20the%20atmosphere&f=false](https://books.google.com.pe/books?hl=es&lr=&id=EhLtk6hkLogC&oi=fnd&pg=PR1&dq=Principles+of+environmental+physics:+plants,+animals,+and+the+atmosphere&ots=QubIW4-sKn&sig=u_ff817I8g9U3iNJ8xVpUSHsl_A#v=onepage&q=Principles%20of%20environmental%20physics%3A%20plants%2C%20animals%2C%20and%20the%20atmosphere&f=false)

Morante-Filho, J.C.; Arroyo-Rodríguez, V.; Faria, D. (2016). Patterns and predictors of  $\beta$ -diversity in the fragmented Brazilian Atlantic forest: a multiscale analysis of forest specialist and generalist birds. *Journal of Animal Ecology*, 85(1): 240-250. 10.1111/1365-2656.12448

Moreno, C.E. (2000). *Diversidad de quirópteros en un paisaje del centro de Veracruz, México* (Tesis de Doctorado). Instituto de Ecología, A. C, Veracruz, México.

- Moreno, C.E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. Zaragoza, España: M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 1.
- Moreno, C.E.; Barragán, F.; Pineda, E.; Pavón, N.P. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: Alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(4): 1249-1261. doi: [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1870-34532011000400019&script=sci\\_arttext](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1870-34532011000400019&script=sci_arttext)
- Moreno, C. E., Calderón-Patrón, J. M., Martín-Regalado, N., Martínez-Falcón, A. P., Ortega-Martínez, I. J., Rios-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. doi: 10.1111/btp.12607
- Morin, P.J. (2011). *Community Ecology* (2<sup>o</sup> edition). Chichester, United Kingdom: Wiley.
- Morrone, J. J., & Escalante, T. (2016). *Introducción a la biogeografía*. Distrito Federal, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. 315 p.
- Mouchet, M.A.; Villéger, S.; Mason, N.W.H.; 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. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x
- Mouchet, M.; Guilhaumon, F.; Villéger, S.; Mason, N.W.H.; Tomasini, J.A.; Mouillot, D. (2008). Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos*, 117(5): 794-800. doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16594.x
- Mouillot, D.; Graham, N.A.J.; Villéger, S.; Mason, N.W.H.; Bellwood, D.R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(3): 167-177. doi: 10.1016/j.tree.2012.10.004
- Naeem, S. & Wright, J.P. (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, 6(6): 567-579. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00471.x>

- Navas, C.A.; Gomes, F.R.; Carvalho, J.E. (2008). Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: Integration and evolutionary implications. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 151(3):344-362. doi: 10.1016/j.cbpa.2007.07.003
- Nowakowski, A.J.; Watling, J.I.; Thompson, M.E.; Bruschi, G.A.; Catenazzi, A.; Whitfield, S.M.; Kurz, D.J.; Suárez-Mayorga, Á.; Aponte-Gutiérrez, A.; Donnelly, M.A.; Todd, B.D. (2018). Thermal biology mediates responses of amphibians and reptiles to habitat modification. *Ecology Letters*, 21(3): 345-355. doi: 10.1111/ele.1290
- Nowakowski, A.J.; Watling, J.I.; Whitfield, S.M.; Todd, B.D.; Kurz, D.J.; Donnelly, M.A. (2017). Tropical amphibians in shifting thermal landscapes under land-use and climate change. *Conservation Biology*, 31(1): 96-105. doi: 10.1111/cobi.12769
- Odum, E.P. (1971). *Fundamentals of Ecology* (3rd Ed.). Philadelphia: USA, W.B. Saunders Co. 574 p.
- Orians, G.H. (1975). Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. En van Dobben, W.H. & Lowe-McConnell, R.H. (Eds.). *Unifying concepts in ecology - Report of the plenary sessions of the First international congress of ecology* (p. 8-14). The Hague, Netherlands: Springer, Dordrecht.
- 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. doi: 10.1186/1472-6785-4-10
- Peres, C.A.; Emilio, T.; Schiatti, J.; Desmoulière, S.J.M.; Levi, T. (2016). Dispersal limitation induces long-term biomass collapse in overhunted Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(4): 892-897. doi: 10.1073/pnas.1516525113
- Pereyra, L.C.; Akmentins, M.S.; Vaira, M.; Moreno, C.E. (2018). Disentangling the multiple components of anuran diversity associated to different land-uses in Yungas forests, Argentina. *Animal Conservation*, 21(5): 396-404. doi: 10.1111/acv.12406
- Pielou, E.C. (1980). Review on Grassle et al., (1979). *Biometrics* 36: 742-743.

- Pielou, E.C. (1984). The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination. Recuperado de [https://books.google.com.pe/books?hl=es&lr=&id=aUaJoxiyjJoC&oi=fnd&pg=PA1&dq=144.%09Pielou,+E.C.+\(1984\).+The+interpretation+of+ecological+data:+a+primer+on+classification+and+ordination.+&ots=ZjYLMHe2eA&sig=b95JaKJm9IKuWXbEjc7W6kwekjo#v=onepage&q=144.%09Pielou%20E.C.%20\(1984\).%20The%20interpretation%20of%20ecological%20data%3A%20a%20primer%20on%20classification%20and%20ordination.&f=false](https://books.google.com.pe/books?hl=es&lr=&id=aUaJoxiyjJoC&oi=fnd&pg=PA1&dq=144.%09Pielou,+E.C.+(1984).+The+interpretation+of+ecological+data:+a+primer+on+classification+and+ordination.+&ots=ZjYLMHe2eA&sig=b95JaKJm9IKuWXbEjc7W6kwekjo#v=onepage&q=144.%09Pielou%20E.C.%20(1984).%20The%20interpretation%20of%20ecological%20data%3A%20a%20primer%20on%20classification%20and%20ordination.&f=false)
- Pimm, S.L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307(5949): 321-326. doi: 10.1038/307321a0
- 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. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00531.x
- PNUMA (Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente); OEA (Organización de los Estados Americanos); Gobierno del Perú. (1987). Capítulo 9: Agricultura. En *Estudio de Casos de Manejo Ambiental: Desarrollo Integrado de un Área en los Trópicos Húmedos-Selva Central del Perú*. Washington D.C., USA: Secretaría Ejecutiva para Asuntos Económicos y Sociales, Departamento de Desarrollo Regional.
- Pringle, R.M.; Webb, J.K.; Shine, R. (2003). Canopy structure, microclimate, and habitat selection by a nocturnal snake, *Hoplocephalus bungaroides*. *Ecology*, 84(10): 2668-2679. doi: 10.1890/02-0482
- 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. doi: 10.1111/1365-2745.12098
- R Core Team. (2017). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing. Recuperado de <https://www.R-project.org/>.

- Ramírez, A., & Gutiérrez-Fonseca, P.E. (2016). Sobre ensambles y ensamblajes ecológicos- respuesta a Monge-Nájera. *Revista de biología tropical*, 64(2), 817-819. Recuperado de <https://www.redalyc.org/pdf/449/44945722028.pdf>
- 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. doi: 10.1111/j.1365-2427.2004.01184.x
- Real Academia Española (23° edición). (22 de abril de 2018). Agricultura. Recuperado de [http://buscon.rae.es/draeI/SrvltConsulta?TIPO\\_BUS=3&LEMA=disquisici%F3n](http://buscon.rae.es/draeI/SrvltConsulta?TIPO_BUS=3&LEMA=disquisici%F3n)
- Reynel, C. & León, J. (1989). Especies forestales comunes de los bosques secundarios de Chanchamayo. Lima, Perú: Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional Agraria La Molina.
- Rios-López, N., & Aide, M. (2007): Herpetofaunal dynamics during secondary succession. *Herpetologica*, 63(1): 35-50. doi: 10.1655/0018-0831(2007)63[35:HDDSS]2.0.CO;2
- Rittenhouse, T.A.G.; Harper, E.B.; Rehard, L.R.; Semlitsch, R.D. (2008). The Role of Microhabitats in the Desiccation and Survival of Anurans in Recently Harvested Oak–Hickory Forest. *Copeia*, 2008(4): 807-814. doi: 10.1643/CH-07-176
- Robinson, D.; Warmsley, A.; Nowakowski, A.J.; Reider, K.E.; Donnelly, M.A. (2013). The value of remnant trees in pastures for a neotropical poison frog. *Journal of Tropical Ecology*, 29(4): 345-352. doi: 10.1017/S0266467413000382
- Rodríguez, L.O. & Duellman, W.E. (1994). Guide to the frogs of the Iquitos region, Amazonian Peru. Lawrence, USA: The University of Kansas, Natural History Museum.
- Rodríguez, L. & Emmons, L.H. (1994). Amphibians and reptiles in the Tambopata-Candamo Reserved Zone. En Foster, R.B.; Parker III, T.A.; Gentry, A.H.; Emmons, L.H.; Chicchón, A.; Schulenberg, T.; Rodríguez, L.; Lamas, G.; Ortega, H.; Icochea, J.; Wust, W.; Romo, M.; Castillo, J.A., Phillips, O.; Reynel, C.; Kratter, A.; Donahue, P.K.; Barkley, L.J. (Eds.). *The Tambopata-Candamo Reserved Zone of*

southeastern Peru: a biological assessment (p. 150-153). Washington, D.C., USA: Conservation International.

- Rohr, J.R. & Raffel, T.R. (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. doi: 10.1073/pnas.0912883107
- Rosenfeld, J.S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98(1): 156-162. doi: 10.1034/j.1600-0706.2002.980116.x
- Roxburgh, S.H.; Shea, K.; Wilson, J.B. (2004). The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*, 85(2): 359-371. doi: 10.1890/03-0266
- Rueda-Almonacid, J.V.; Castro-Herrera, F.; Cortez, C. (2006). Técnicas para el inventario y muestreo de anfibios: Una compilación. En Angulo, A.; Rueda-Almonacid, J.V.; Rodríguez-Mahecha, J.V.; La Marca, E. (Eds). *Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina* (p. 135-171). Bogotá, Colombia: Panamericana Formas e Impresos S.A.
- 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. doi: 10.1007/s10531-016-1056-3
- Salas, A.W. (1995). Lista de anfibios y reptiles del centro de investigaciones Tambopata. En *Rainforest Expeditions* (Ed.). Tambopata Research Center: rainforest biology workshops and research program (p. 40-41). Lima, Perú: Rainforest Expeditions S.L.R.
- Salgado-Negret, B. (Ed.). (2015). *La Ecología Funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

- SCBD (Secretariat of the Convention on Biological Diversity). (2010). *Global Biodiversity Outlook 3*. Montreal, Canadá: Progress Press Ltd.
- Scheffers, B.R.; Edwards, D.P.; Diesmos, A.; Williams, S.E.; Evans, T.A. (2014). Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. *Global Change Biology*, 20(2): 495-503. doi: 10.1111/gcb.12439
- Sehgelmeble, P.J. (1997). Lista de anfibios y reptiles observados en los alrededores de Sachavacayoc Centre. En Salas, A.W. (Ed.). Programa de investigación básica en Sachavacayoc Centre: informe de avances período julio– diciembre 1996. Lima, Peru: CEDCON.
- Shannon, C.E. & Weaver, W. (1949). *A mathematical theory of communication*. Urbana, USA: University Illinois Press.
- Stratford, J.A. & Stouffer, P.C. (2015). Forest fragmentation alters microhabitat availability for Neotropical terrestrial insectivorous birds. *Biological Conservation*, 188: 109-115. doi: 10.1016/j.biocon.2015.01.017
- Straub, A.; Reeve, E.; Randrianiaina, R.; Vences, M.; Glos, J. (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. doi: 10.1186/1472-6785-10-12
- Stroud, J. T., Bush, M. R., Ladd, M. C., Nowicki, R. J., Shantz, A. A., & Sweatman, J. (2015). Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. *Ecology and evolution*, 5(21), 4757-4765. doi: 10.1002/ece3.1651
- Supp, S.R. & Ernest, S.M. (2014). Species-level and community-level responses to disturbance: a cross-community analysis. *Ecology*, 95(7): 1717-1723. doi: 10.1890/13-2250.1
- Tapia, M.E. & Fries, A.M. (2007). *Guía de campo de los cultivos andinos*. Lima, Perú: FAO, ANPE-PERÚ.

- Thomas, R. (2019). Chapter 2: Fundamentals of Ecology. En (Eds.). *Marine Biology: An Ecological Approach*. Waltham Abbey, United Kingdom: ED – Tech Press. PP: 86-87.
- Thompson, M.E.; Nowakowski, A.J.; Donnelly, M.A. (2016). The importance of defining focal assemblages when evaluating amphibian and reptile responses to land use. *Conservation Biology*, 30(2): 249-258. doi: 10.1111/cobi.12637
- Tilman, D.; Knops, J.; Wedin, D.; Reich, P.; Ritchie, M.; Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277(5330): 1300-1302. doi: 10.1126/science.277.5330.1300
- Tilman D. (2001). Functional diversity. En Levin S.A. (Ed.). *Encyclopedia of biodiversity* (p. 109-120). San Diego, USA: Academic Press.
- 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. doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20422.x
- Todd, B.D. & Andrews, K.M. (2008). Response of a reptile guild to forest harvesting. *Conservation Biology*, 22(3): 753-761. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.00916.x
- 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. doi: 10.1111/acv.12111
- Tsianou, M.A. & Kallimanis, A.S. (2016). Different species traits produce diverse spatial functional diversity patterns of amphibians. *Biodiversity and conservation*, 25(1): 117-132. doi: 10.1007/s10531-015-1038-x
- Uhl, C. & Vieira, I.C.G. (1989). Ecological impacts of selective logging in the Brazilian Amazon: a case study from the Paragominas region of the state of Pará. *Biotropica* 21(2): 98-106. doi: 10.2307/2388700
- UNEP (United Nations Environment Programme). (1992). *Convention on biological diversity*. Nairobi, Kenya: United Nations Environmental Program, Environmental Law and Institutions Program Activity Centre.

- Villacampa, J.; Serrano-Rojas, S.; Whitworth, A. (2017). Amphibians of the Manu Learning Centre and other areas of the Manu region. Cusco, Peru: The Crees Foundation.
- Villéger, S.; Grenouillet, G.; Brosse, S. (2013). Decomposing functional  $\beta$ -diversity reveals that low functional  $\beta$ -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 22(6): 671-681. doi: 10.1111/geb.12021
- Villéger, S.; Mason, N.W.H.; Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8): 2290-2301. doi: 10.1890/07-1206.1
- Villéger, S.; Miranda, J.R.; Hernández, D.F.; Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20(6): 1512-1522. doi: 10.1890/09-1310.1
- Villéger, S. (27 de agosto de 2019). Computing Functional Diversity Indices. Recuperado de <http://villegier.sebastien.free.fr/Rscripts.html>.
- Violle, C.; Navas, M-L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I.; Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5): 882-892. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
- Vitt, L.J.; Avila-Pires, T.C.S.; Caldwell, J.P.; Oliveira, V.R.L. (2008). The Impact of Individual Tree Harvesting on Thermal Environments of Lizards in Amazonian Rain Forest. *Conservation Biology*, 12(3): 654-664. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.96407.x>
- Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. (2014). *Herpetology: An Introductory Biology of Biology of Amphibians and Reptiles* (4th edition). San Diego, USA: Academic Press ELSEVIER.
- Von May, R.; Siu Ting, K.; Jacobs, J.M.; Medina Müller, M.; Gagliardi-Urrutia, G.; Donnelly, M.A. (2009). Species diversity and conservation status of amphibians in Madre de Dios, southern Peru. *Herpetological Conservation and Biology*, 4(1): 14-29. Recuperado de [https://digitalcommons.fiu.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1162&context=cas\\_bio](https://digitalcommons.fiu.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1162&context=cas_bio)

- Watters, R.F. (1971). *La Agricultura Migratoria en América Latina*. Roma, Italia: Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO).
- 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.; Hury, 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. doi: 10.1890/1540-9295(2006)004[0027:TEOAPD]2.0.CO;2
- Whittaker, R. H., Levin, S.A. & Root, R.B. (1973). Niche, habitat and ecotope. *The American Naturalist* 107(955): 321-338. doi: 10.1086/282837
- Wilson, E.O. (1988). The current state of biological diversity. En Wilson, E.O. & Frances, M.P. (Eds.). *Biodiversity* (p. 3-18). Washington, D.C., USA: National Academy Press.

## **IX. ANEXOS**

**Anexo 1:** Sectores dentro de la Concesión de Conservación Kawsay



A. Sector de aprovechamiento agrícola – Cultivo de plátanos (CUL)



B. Sector de predios – Bosque secundario (BS)



C. Sector de bosque primario o prístino – Bosque primario (BP)

**Anexo 2:** Transectos de evaluación



A. Transecto en CUL

B. Transecto en BS

C. Transecto en BP

**Anexo 3: Muestreo de anuros y toma de datos**



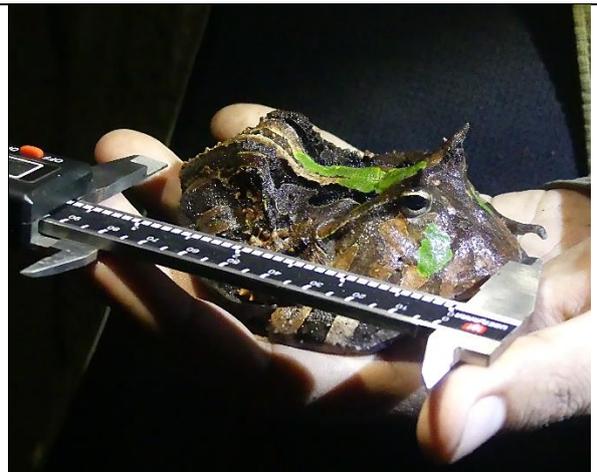
A. Avistamiento de individuos durante el muestreo (*Leptodactylus bolivianus*)



B. Fotografiado de individuo capturado durante muestreo diurno (*Allobates trilineatus*)



C. Fotografiado de individuo capturado durante muestreo nocturno (*Osteocephalus taurinus*)



D. Registro de rasgos funcionales: pesado de individuos (izquierda – *Rhinella marina*); registro de tamaño corporal (derecha superior – *Allobates trilineatus*) y tamaño de cabeza (derecha inferior – *Ceratophrys cornuta*)