



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

**PATRONES DE DIVERSIDAD BETA EN ANFIBIOS DE LA
CUENCA DEL RÍO AYUQUILA- ARMERÍA**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

ALANA PACHECO FLORES

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ-MEYER

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. EDUARDO O. PINEDA ARREDONDO

RED DE BIOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DE VERTEBRADOS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C.

MÉXICO, Cd. Mx. Agosto 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

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

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 9 de mayo de 2016, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **PACHECO FLORES ALANA** con número de cuenta **514026459** con la tesis titulada "**Patrones de diversidad beta en anfibios de la Cuenca del Río Ayuquila-Armería**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. ANDRES GARCIA AGUAYO**:

Presidente: DR. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE
Vocal: DR. LUIS DANIEL ÁVILA CABADILLA
Secretario: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
Suplente: DR. RODRIGO MACIP RÍOS
Suplente: DRA. MERCEDES DEL PILAR RODRÍGUEZ MORENO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx, a 28 de julio de 2016.

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por la oportunidad para continuar mis estudios en un posgrado de calidad y gran experiencia en Ecología, así como a todo su personal por la calidez y amabilidad en su atención.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACYT, por la beca recibida con la cual pude realizar este posgrado de manera óptima. Agradezco el apoyo recibido del PAEP, UNAM, para el curso de Ecología y Conservación de la Caatinga en Brasil, y a Idea Wild por su apoyo en las salidas de reconocimiento del sitio de estudio al inicio de este proyecto.

Al Dr. Andrés García Aguayo, Tutor Principal de esta tesis, por su dedicación, enseñanzas y amistad durante todos estos años.

Al Dr. Enrique Martínez-Meyer por su buena orientación y simpatía.

Al Dr. Eduardo O. Pineda Arredondo por su amabilidad, disposición para enseñarme, y por haberme recibido en su laboratorio para realizar gran parte de este estudio.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL Y DEDICATORIA

¡Tlahzokamati huey Ometeotl Moyokoyatzin! El camino del conocimiento ecológico es arduo pero inmensamente asombroso pues en él podemos encontrarnos a nosotros mismos siendo partícula o parte de una red macroecológica.

A Andrés García, Chanoc, porque el posgrado nos dio la oportunidad de nuevas perspectivas y buenos momentos. Gracias por la paciencia y dedicación.

A Eduardo Pineda, por todo lo que aprendí y el apoyo para la realización de esta investigación ¡Muchas gracias por todas tus atenciones!

A Enrique Martínez-Meyer gracias por la valiosa orientación y ¡los chistes!

A todos los miembros del jurado por sus valiosas observaciones y sugerencias en la revisión de esta tesis y por su participación en el examen de grado.

Agradezco a mi padre quien me formó mediante la ciencia y el arte, motivándome a ser dedicada y cuyos consejos y amor siempre los llevaré presentes. A mi madre por ser mi guía y amiga, por su respaldo en cada momento de esta etapa de mi vida. A Chris por impulsarme desde el inicio de la maestría hasta este momento en que concluye, gracias por tu amor y dedicación.

A Alfonso Pescador, por los consejos, el apoyo y la gran amistad. A cada uno de los maestros que transmitieron más que datos, la formación del carácter, disciplina y la perspectiva para hacer de la ciencia una forma de ser.

A todos los amigos que me acompañaron en esta etapa (muchos para mencionarlos a todos pero ¡siempre presentes!): Chunco, Hugo, Maira, Martín, Diana, Thai, Mony, Luis Osorio, Fercho, Marisa, Joaco, Primo, amigos del ECCA 2015 ¡Gracias por los consejos y buenos momentos!

Dedico esta tesis a mis padres y a todo aquel que sienta la necesidad biofílica de realizar esfuerzos por la conservación de la biodiversidad, así como cambios en los paradigmas culturales y educativos que favorezcan el respeto por la vida.

*“O camino mais límpido para adentrar o universo
é através de uma floresta selvagem...”*

John Muir

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
I. INTRODUCCIÓN.....	5
1.1 OBJETIVOS.....	7
II. ANTECEDENTES.....	8
2.1 Diversidad beta.....	8
2.2 Modelos de Nicho Ecológico: utilidad y nuevas aplicaciones.....	9
2.2.1 <i>Maximum Entropy</i>	10
2.3 Criterios para la identificación de sitios prioritarios de conservación.....	11
2.4 Anfibios como modelo de estudio.....	12
2.5 Diversidad y conservación de anfibios en México.....	13
2.6 La costa del Pacífico Mexicano: una región betadiversa.....	15
III. SITIO DE ESTUDIO.....	16
IV. MÉTODOS.....	21
4.1 Datos biológicos y ambientales.....	21
4.2 Análisis de componentes principales.....	22
4.3 Modelado de nicho ecológico de las especies.....	23
4.4 Evaluación de los modelos.....	23
4.5 Análisis de diversidad β	24
4.5.1 Diversidad β por rangos de altitud.....	25
4.5.2 Diversidad β por tipos de vegetación.....	26
4.5.3 Diversidad β por Áreas Naturales Protegidas.....	26
V. RESULTADOS.....	27
5.1 Modelos de nicho ecológico.....	27
5.1.1 Análisis de componentes principales.....	27
5.1.2 Evaluación de modelos de nicho ecológico.....	28
5.2 Patrones de diversidad en anfibios de la CRAA.....	31
5.2.1 Riqueza de especies (α).....	31
5.2.2 Disimilitud en composición total.....	35
5.3 Sitios prioritarios para la conservación de especies de anfibios.....	39
5.3.1 Análisis de especies en categorías de riesgo.....	39

5.3.2 Distribución potencial de las especies endémicas de la CRAA	40
5.3.3 Sitios prioritarios para la conservación de especies de anfibios dentro de la CRAA.....	42
VI. DISCUSIÓN.....	45
6.1 Patrones de riqueza de especies	45
6.2 Patrones de diversidad beta.....	46
6.3 Implicaciones en la conservación: Sitios prioritarios para la conservación de especies de anfibios en la CRAA.....	49
VII. CONCLUSIONES.....	52
VIII. LITERATURA CITADA	53

Índice de figuras

Figura 1. Ubicación de las Áreas Naturales Protegidas dentro y adyacentes a la CRAA ..17	
Figura 2 Tipos de vegetación de la cuenca hidrográfica Río Ayuquila-Armería, de acuerdo a la Serie V de Vegetación y Uso del Suelo INEGI.....19	
Figura 3 Proyección de las variables ambientales de los dos componentes principales. ...28	
Figura 4 Riqueza de especies de anfibios, principales tipos de vegetación primaria y Áreas Naturales Protegidas de la CRAA.32	
Figura 5. Rangos de altitud del Modelo Digital de Elevación y riqueza de especies de anfibios de la CRAA.34	
Figura 6. Disimilitud en composición total, recambio y diferencia en riqueza de especies de anfibios por rangos de altitud en la CRAA. Números en negritas muestran el porcentaje de recambio de especies en cada análisis de rangos.37	
Figura 7. Disimilitud en composición total, recambio y diferencia en riqueza de especies de anfibios por tipos de vegetación en la Cuenca del Río Ayuquila-Armería. Números en negritas muestran el porcentaje de recambio de especies en cada análisis.....38	
Figura 8. Disimilitud en composición total, recambio y diferencia en riqueza de especies de anfibios por ANP de la Cuenca del Río Ayuquila-Armería. Números en negritas muestran el porcentaje de recambio de especies en cada análisis.39	
Figura 9. Distribución potencial de endemismos de anfibios y tipos de vegetación primaria remanente dentro de la CRAA.41	
Figura 10. Distribución potencial de endemismos de anfibios y tipos de vegetación primaria remanente dentro de la CRAA.43	
Figura 11. Distribución potencial de especies de anfibios sujetas a protección por la NOM059-SEMARNAT y tipos de vegetación primaria remanente dentro de la CRAA.....44	

Índice de tablas

Tabla 1. Resumen de APC de las variables ambientales cuya varianza explica 82% de la varianza en la distribución de 39 especies de anfibios. 27	
Tabla 2. Evaluación de los modelos con <22 registros mediante prueba de Jackknife..... 29	
Tabla 3. Evaluación de los modelos con ROC parcial. 30	
Tabla 4. Disimilitud en composición total respecto a rangos altitudinales, tipos de vegetación y Áreas Naturales Protegidas dentro de la CRAA. 35	
<i>Tabla 5. Clasificación de riesgo de dieciséis especies bajo protección de acuerdo a la NOM059-SEMARNAT y IUCN. CR= Critically Endangered, E=Endangered, VU=Vulnerable, NT=Near Threatened, LC= Least Concern, DD=Data Defficient. NOM059-SEMARNAT: Pr= protección especial, A= amenazada..... 40</i>	

RESUMEN

La diversidad beta se define como la variación en la composición de especies entre sitios a lo largo de escalas espaciales y temporales. La partición de la diversidad beta en los componentes recambio y diferencia en riqueza, se ha utilizado para identificar los orígenes de las diferencias en composición de comunidades entre sitios. En la actualidad existe una tendencia creciente a evaluar el estado de conservación de los anfibios debido a su alta tasa de extinción, consecuencia principalmente de los cambios ambientales y a la pérdida de su hábitat. Por lo tanto, es relevante la priorización de sitios de conservación y el incremento en la conectividad de fragmentos de hábitats remanentes.

La costa del Pacífico de México es una región con alta riqueza de especies y endemismos de anfibios así como con una alta diversidad beta en herpetofauna. La cuenca del Río Ayuquila-Armería (CRAA) se sitúa entre los estados Jalisco y Colima, contiene cinco Áreas Naturales Protegidas (ANP) y sus recursos hídricos son de alta prioridad a nivel nacional. El objetivo de este estudio fue estimar la diversidad beta en anfibios de la CRAA, su relación con la altitud, los diferentes tipos de vegetación primaria y sus ANP, y con ello identificar zonas prioritarias de conservación para los anfibios en esta región.

Para estimar los patrones de riqueza regional y local potencial de anfibios en la CRAA, generé modelos de nicho ecológico mediante registros de presencia de 50 especies de anfibios y 22 variables ambientales. Utilicé el índice de disimilitud de Jaccard siguiendo el método de partición de beta para estimar la disimilitud en composición de especies, y la contribución respectiva del recambio de especies y diferencia de especies. Estimé la diversidad beta entre 7 rangos altitudinales de 400 metros cada uno desde los 0-2800 msnm, entre los 7 tipos de vegetación primaria con mayor área, y las 5 ANP federales presentes dentro de la cuenca.

Los resultados indicaron que la mayor riqueza de especies se encontró entre los 400-1600 msnm. La disimilitud en composición total de las especies se correlacionó con las diferencias altitudinales, cuya tendencia es aumentar a medida que los pisos altitudinales se alejan en magnitud. El recambio de especies explicó

en mayor medida la correlación entre la disimilitud y la distancia entre rangos altitudinales. Asimismo, tuvo mayor contribución entre la vegetación halófila, selva baja caducifolia y selva mediana subcaducifolia con respecto a la vegetación templada. El Parque Nacional Nevado de Colima fue el ANP que más difirió en composición y recambio de especies respecto a las otras zonas, mientras que El Jabalí, Manantlán y Sierra de Quila presentaron similitud en sus composiciones de especies.

El análisis de riqueza, endemismo y riesgo, así como la selección de los polígonos de vegetación conservada de selva mediana, bosque de encino y bosque mixto cercanos a la costa y en altitudes medias (800-1800 msnm), mostraron que la zona suroeste de la CRAA, ubicada en Colima, es la que presenta condiciones relevantes para su conservación y complementaría en mayor medida la protección de la riqueza de especies regional.

Los resultados de este trabajo sugirieron que la gran heterogeneidad ambiental de la cuenca hidrográfica del Río Ayuquila-Armería, representada por la variación altitudinal y de tipos de vegetación son determinantes en los patrones de diversidad beta observados en anfibios. La identificación de los patrones espaciales de riqueza, endemismo, y diversidad beta a nivel de cuenca podría ser una herramienta útil en las estrategias de conservación en esta región.

ABSTRACT

Beta diversity is defined as the measure of variation in species composition across temporal and spatial scales. The partition of beta diversity into components as species replacement and richness difference has been used to identify the origins of differences in community composition between sites. Actually, there is a growing concern to assess the conservation status of amphibians as their extinction rate is high, mainly because habitat loss and environmental changes. For that reason, is important to prioritize conservation areas and increase the connectivity of remaining habitats.

The Mexican Pacific coast is a region with high species richness and endemism of amphibians as well as a high beta diversity in herpetofauna. The Ayuquila-Armeria River Basin (AARB) is localized between the Mexican states of Jalisco and Colima, it contains five protected areas (PA) and its water resources are of high priority. The aim of this study was to estimate the beta diversity in amphibians of the AARB, its relationship with altitude, types of primary vegetation and PA, thereby to identify priority conservation areas for amphibians.

To estimate the patterns of regional and local potential amphibian richness in the AARB, I generated ecological niche models through presence records of 50 amphibian species and 22 environmental variables. I used the Jaccard dissimilarity index following the beta partitioning method to estimate the dissimilarity in species composition, and the respective contribution of species replacement and species richness differences. I calculated beta diversity among 7 altitudinal ranges each one of 400 meters, from 0 to 2800 meters above sea level; among the 7 types of primary vegetation with the largest areas, and 5 federal PA within the basin.

Results indicated that the highest species richness was found between 400-1600 meters. Total dissimilarity in species composition was correlated with altitudinal differences, whose tendency is to increase as the altitudinal ranges separate in magnitude. Species replacement further explained the correlation between dissimilarity and distance between altitudinal ranges. It also had greater contribution

between halophytic vegetation, tropical dry forest and medium sub deciduous forest regarding temperate vegetation. Nevado de Colima National Park was the PA that most differed in species composition and species replacement compared to the other areas, while El Jabali, Manantlan and Sierra de Quila showed similarity in their species compositions.

The analysis of species richness, endemism and species risk as well as the selection of preserved vegetation polygons of tropical dry forest, oak forest and mixed forest that are near to the coast and at mid altitudes (800-1800 m) showed that the southwest of AARB, in Colima state, has relevant conditions for the conservation of the regional species richness.

The results of this study suggested that the high environmental heterogeneity of the Ayuquila-Armeria River Basin, represented by altitudinal variation and vegetation types, is crucial in determining the amphibian beta diversity patterns. Identification of spatial patterns of richness, endemism, and beta diversity at basin level could be a useful tool for conservation strategies in this region.

I. INTRODUCCIÓN

La diversidad beta (β) es una medida de la variación en las identidades de especies entre sitios a lo largo de un amplio rango de escalas espaciales y temporales (Barton *et al.*, 2013). Provee una conexión directa entre la biodiversidad local (diversidad α) y el conjunto de especies regional (diversidad γ) (Whittaker, 1960). La diversidad beta puede estar influenciada por la escala espacial, las limitaciones en la dispersión, la historia biogeográfica y los requerimientos del nicho ecológico de las especies (Buckley y Jetz, 2007; Calderón-Patrón *et al.*, 2013).

Algunos autores han propuesto la partición de la diversidad beta para identificar distintos orígenes de las diferencias en composición de especies entre sitios. Carvalho *et al.* (2012) plantearon un método de partición de la diversidad beta que toma en cuenta: el recambio de especies, resultante de la sustitución de especies en un sitio por especies diferentes en otro sitio; y las diferencias en riqueza, que refiere a pérdida o ganancia de especies y corresponden a la diferencia absoluta entre el número de especies que cada sitio contiene. La diferenciación entre estos tipos de diversidad beta es crucial para mejorar el entendimiento de los procesos biogeográficos, ecológicos y principalmente, en estrategias de conservación (Baselga, 2010; Carvalho *et al.*, 2012).

En la actualidad existe una tendencia creciente a evaluar el estado de conservación de los anfibios ya que están desapareciendo rápidamente (Stuart *et al.*, 2004). Debido a las características de su historia de vida, estos organismos son altamente sensibles a la alteración del ambiente (Lips, 1998; DeGarady y Halbrook, 2006; Caruso *et al.*, 2014). Su conservación es considerada de gran importancia, ya que, el declive en sus poblaciones tendrá efectos a gran escala y de larga duración en los ecosistemas en los que habitan, principalmente la reducción de las transferencias de energía entre los arroyos y los hábitats ribereños (Ranvestel *et al.*, 2004; Whiles *et al.*, 2006).

La fragmentación del hábitat es una de las mayores amenazas para la biodiversidad en las zonas tropicales y junto con otras perturbaciones antropogénicas afecta la riqueza, abundancia y diversidad de especies de anfibios (Pineda y Halffter, 2004; Ernst y Rödel, 2005). Por lo tanto, es prioritario el control

de la pérdida de hábitat e incrementar la conectividad de fragmentos remanentes (Urbina-Cardona, 2008).

La selección y manejo de áreas de conservación en regiones tropicales puede ser mejorada mediante herramientas como el Modelado de Nicho Ecológico (MNE) y la priorización de áreas de conservación (Pawar *et al.*, 2007). Estas herramientas o aproximaciones han sido ampliamente usadas para la identificación de sitios prioritarios para la conservación de anfibios (García, 2006; Ochoa-Ochoa y Flores Villela, 2006; Pineda y Lobo, 2009; Valdujo *et al.*, 2013).

México ocupa el quinto lugar mundial en riqueza de anfibios y cuenta con 376 especies, de las cuales el 67% (252) son endémicas (Parra-Olea *et al.*, 2014). Con respecto a otros grupos de vertebrados en el país, se encuentran fuertemente amenazados, ya que, el 56% (211) están incluidas por la IUCN en las tres primeras categorías de protección; mientras que 194 especies de anfibios están sujetas a protección federal (7 en peligro, 44 amenazadas y 143 sujetas a protección especial) por la NOM 059-SEMARNAT 2001 (Frías-Álvarez *et al.*, 2010). De acuerdo con Ochoa-Ochoa *et al.* (2009) los anfibios endémicos de México han sufrido los efectos de la pérdida del hábitat y 36 de esas especies han perdido más del 50% de su área de distribución.

La costa del Pacífico de México es una región con alta riqueza de especies y endemismos de anfibios y reptiles (Flores-Villela, 1993; Ochoa-Ochoa y Flores Villela, 2006; García, 2006, García *et al.*, 2013), así como una alta diversidad β en la herpetofauna (García *et al.*, 2007). La cuenca del Río Ayuquila-Armería (CRAA) se sitúa entre los estados de Jalisco y Colima, contiene cinco Áreas Naturales Protegidas y sus recursos hídricos son de alta prioridad a nivel nacional (Arriaga *et al.*, 2008). Esta región presenta una gran heterogeneidad topográfica, trece tipos de vegetación primaria y 34 especies de anfibios registradas, de las cuales 21 son endémicas (INEGI, 2013; IUCN, 2010).

Este trabajo parte de la hipótesis de que la diversidad beta en anfibios de la CRAA está determinada por la gran heterogeneidad ambiental de la región, representada principalmente en la variación altitudinal y los tipos de vegetación, siendo la altitud una de las principales variables que generan la disimilitud en

composición de especies de anfibios de la cuenca. El objetivo general fue estimar la diversidad beta en anfibios de la cuenca hidrográfica del Río Ayuquila-Armería, su relación con la altitud, los diferentes tipos de vegetación primaria y las Áreas Naturales Protegidas de la CRAA.

Mediante el análisis de diversidad beta entre las Áreas Naturales Protegidas se estimó qué tan representada se encuentra la diversidad regional de especies de anfibios en estas áreas. Al analizar los patrones de diversidad beta, riqueza, endemismo y riesgo de las especies, así como la selección de los polígonos de vegetación más conservada, se estimó qué áreas son las que presentan condiciones relevantes para su conservación dentro de la CRAA. La identificación de los patrones espaciales de la diversidad β permitirá establecer mejores medidas de conservación para los anfibios en esta región.

1.1 OBJETIVOS

GENERAL

- Estimar la diversidad beta en anfibios de la cuenca hidrográfica del Río Ayuquila-Armería, su relación con la altitud, los diferentes tipos de vegetación primaria y las Áreas Naturales Protegidas de la CRAA.

PARTICULAR

- Identificar zonas prioritarias de conservación en la CRAA de acuerdo a los índices de diversidad beta, el estado de conservación de las especies y el estado de conservación de la vegetación.

II. ANTECEDENTES

2.1 Diversidad beta

La diversidad β se define como la variación en las identidades de especies entre sitios a lo largo de un amplio rango de escalas espaciales y temporales (Barton *et al.*, 2013). Provee una conexión directa entre la biodiversidad a escalas locales (diversidad α) y el conjunto de especies a nivel regional (diversidad γ) (Whittaker, 1960). Para medidas diferentes de diversidad es necesaria la partición para producir componentes de alpha y beta independientes (Jost, 2007). Algunos autores han propuesto la partición de la diversidad beta para identificar distintos orígenes de las diferencias en composición de especies entre sitios como consecuencia de variaciones ambientales o características espaciales e históricas (Baselga, 2010; Carvalho *et al.* 2012).

Existen dos conceptos relacionados con esta diversidad: el recambio espacial de especies (turnover), y las diferencias en riqueza: Carvalho *et al.* (2012) propusieron un método de partición de la diversidad beta que toma en cuenta el recambio de especies, la cual resulta por la sustitución de especies en un sitio por especies diferentes en otro sitio; y las diferencias en riqueza, que se refieren a la pérdida o ganancia de especies, y corresponden a la diferencia absoluta entre el número de especies que cada sitio contiene, independientemente de estar anidadas o no.

Calderón-Patrón *et al.* (2013) reportaron que para anfibios la disimilitud total y su partición en el recambio y la diferencia de especies están correlacionados con la distancia geográfica, especialmente cuando se utiliza un tamaño de pixel fino e intermedio. A escalas pequeñas (menos de 250 000 km²), el alto recambio de especies y baja diferencia en riqueza de especies resultan de la heterogeneidad topográfica y ambiental (Melo *et al.*, 2009). Estas diferencias responden al tipo de análisis que el autor utilice, por lo que es de gran importancia la pregunta que se requiera contestar, el índice que se utilice y la escala.

2.2 Modelos de Nicho Ecológico: utilidad y nuevas aplicaciones

La cuantificación de las relaciones entre las especies y su ambiente representa el núcleo de los modelos de predicción geográfica en ecología. Estos modelos están basados en hipótesis y en funciones estadísticas que caracterizan los factores ambientales que determinan la distribución y hábitat óptimo de las especies (Guisan y Zimmermann, 2000; Elith *et al.*, 2006; Cayuela *et al.*, 2009).

Una amplia gama de algoritmos ha sido desarrollada para investigaciones en biogeografía, biología de la conservación, cambio climático y manejo de ecosistemas, las que incluyen modelos lineales y no lineales (GDM), aditivos generalizados, envolturas bioclimáticas (i.e. BIOCLIM), índices de hábitats óptimos y el algoritmo genético basado en reglas (i. e. O por ejemplo GARP) (Guisan y Zimmermann, 2000).

La utilidad de los modelos de distribución de especies (MDE) es que permiten trabajar con muestras incompletas donde las ausencias o presencias son difíciles de demostrar. Han sido utilizados para generar hipótesis de los patrones espaciales de la diversidad, y representar en mapas la posible distribución de especies endémicas, raras y/o amenazadas. Por lo que son de gran utilidad para decidir zonas de muestreo, como guía a futuro estudios y para determinar y dar seguimiento a zonas prioritarias de conservación (Bojórquez-Tapia *et al.*, 1995; Stockwell y Peters, 1999; Sánchez-Cordero *et al.*, 2005; García, 2006; Ortega-Huerta y Peterson, 2008; García *et al.*, 2013).

Sin embargo, la mayoría de los estudios que han utilizado MDE han sido principalmente para aves, mamíferos y plantas mientras que los reptiles, anfibios y peces han recibido menor atención (Cayuela *et al.*, 2009). Es indispensable generar modelos de la distribución de especies debido a los sesgos taxonómicos y geográficos de los inventarios biológicos, asimismo, se pueden proyectar las distribuciones actual y potencial en hábitats transformados (Stockwell y Peters, 1999; Sánchez Cordero *et al.*, 2005).

Además, los MDE permiten prever los posibles efectos antropogénicos en la biodiversidad a diferentes escalas espaciales (Guisan y Thuiller, 2005). Estas distribuciones pueden ser usadas para planes de conservación y restauración. La selección de áreas prioritarias de conservación es fundamental en la planeación sistemática principalmente en las regiones donde la deforestación es una de las principales amenazas a la biodiversidad (Sánchez-Cordero *et al.*, 2005; García, 2006; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012).

Existe una fuerte relación entre el desempeño del modelo usado con respecto a la distribución de especie, por lo que la elección del método usado depende de los objetivos, los datos disponibles, la región y la especies a modelar (Segurado y Araújo, 2004). Esto es debido a que otros factores de los atributos ecológicos de las especies pueden ser una fuente de variación en el desempeño del modelado. Algunas limitantes de estos es que son vulnerables a diversos errores de precisión debido a la resolución espacial empleada y el número de registros no siempre es abundante, principalmente a los sesgos en los inventarios de la biota (Bojórquez-Tapia *et al.*, 1995).

2.2.1 Maximum Entropy

El Modelado de Nicho Ecológico es una de las herramientas más usadas para la identificación de sitios prioritarios para la conservación de anfibios (García, 2006; Ochoa-Ochoa y Flores Villela, 2006; Pineda y Lobo, 2009; Ochoa-Ochoa *et al.*, 2009; Urbina-Cardona y Flores-Villela, 2010; Valdujo *et al.*, 2013). Urbina-Cardona y Loyola (2008) han sugerido el uso de MaxEnt (Phillips *et al.* 2004) para evaluar la efectividad de las ANP al representar especies de anfibios en riesgo debido a que este algoritmo restringe los rangos de predicción, reduciendo y evitando los errores de comisión (cuando una especie es supuesta erróneamente como presente) y con esto, reduciendo la sobreestimación.

Maximum Entropy es un método de aprendizaje automático desarrollado por Phillips *et al.* (2004, 2006) para hacer predicciones con datos incompletos. El algoritmo ha sido utilizado para correlacionar la presencia de especies y cartografiar distribuciones actuales y potenciales (Elith *et al.*, 2011). Estima los nichos al

encontrar la distribución de las probabilidades más cercanas a lo uniforme (máxima entropía), usando la asociación observada entre las especies y las capas ambientales para establecer el valor esperado de cada característica y que éstas igualen su promedio empírico (Phillips *et al.* 2004).

De acuerdo con Phillips *et al.* (2006), las principales ventajas al utilizar MaxEnt son: 1) Utiliza sólo datos de presencia pero también puede usar datos de presencia-ausencia; 2) Los datos ambientales pueden ser continuos y categóricos y puede incorporar interacciones entre variables; 3) Algoritmos eficientes determinantes hacen posible la estimación de una distribución de una probabilidad de máxima entropía; 4) Debido a su definición matemática, es posible interpretar cómo las variables ambientales se relacionan con lo óptimo del modelo; 5) El sobreajuste puede ser regulado; 6) Las salidas continuas del modelo hacen posible la identificación de finas distinciones de este en diferentes áreas.

2.3 Criterios para la identificación de sitios prioritarios de conservación

De acuerdo con Rondinini *et al.* (2006), los datos de presencia de especies son ampliamente usados para el diseño de redes de reservas naturales. Estos datos contienen errores de comisión y errores de omisión (cuando una especie es supuesta erróneamente como ausente). Los datos de predicción de la distribución de especies hacen inferencias explícitas en la presencia de especies y sus errores de comisión y omisión dependen de la estructura del modelo, en la omisión de variables que determinan la distribución de las especies y en la resolución de los datos.

Los errores de omisión tienden a identificar redes de áreas para la conservación que son menores que las requeridas y centradas en las presencias conocidas de las especies, afectando la integralidad, representatividad y eficiencia de las áreas seleccionadas. Los errores de comisión tienden a seleccionar áreas no relevantes a la conservación, afectando la representatividad y exactitud de las redes de reservas (Rondinini *et al.*, 2006).

El uso de la partición de diversidad beta es crucial para mejorar el entendimiento de los procesos biogeográficos y ecológicos, siendo la diferenciación entre estos tipos de partición de diversidad importantes en estrategias de conservación (Baselga, 2010). En este sentido, se deben implementar estrategias para preservar áreas específicas que mantengan alta diversidad beta y gama (Serrano *et al.*, 2014). De acuerdo con Legendre y Bocard (2005) las implicaciones de las hipótesis del origen de la diversidad β en el manejo de ecosistemas son:

1) La composición de especies es uniforme a lo largo de grandes áreas, por lo que la diversidad β es nula. Respecto al establecimiento de reservas naturales, esta hipótesis implica que todas las partes del ecosistema son equivalentes y las reservas se pueden situar en cualquier punto.

2) La composición de especies fluctúa al azar, de una manera autocorrelativa. Esto implica que diferentes partes del ecosistema pueden, por razones históricas, mantener diferentes composiciones de especies, aunque estas partes sean ambientalmente equivalentes. Las reservas naturales deben ser grandes, permitiendo que las dinámicas sigan sin que muchas especies se extingan.

3) La distribución de las especies se relaciona con las condiciones ambientales. Esta implica que todas las partes del ecosistema no son equivalentes. Las reservas deben representar los diferentes tipos de hábitats y cada porción debe tener el suficiente tamaño para ser sostenible. Las partes que representan rutas de dispersión favorables deben ser especialmente preservadas.

2.4 Anfibios como modelo de estudio

Debido a las características de su historia de vida, los anfibios son organismos altamente sensibles a la alteración de la calidad del ambiente (Lips, 1998; DeGarady y Halbrook, 2006; Caruso *et al.*, 2014). Son vulnerables a cambios químicos y físicos en el ambiente debido a que su piel es altamente permeable. Así mismo, son organismos de baja vagilidad, por lo que su capacidad de desplazamiento es reducida (Jamieson, 2003; DeGarady y Halbrook, 2006; Blaustein *et al.*, 2011).

Muchos anfibios tienen ciclos de vida complejos en los que en las diferentes etapas de su desarrollo ocupan distintos hábitats, usualmente acuáticos. Debido a esto, se alimentan de distintos recursos y pueden ser importantes presas y consumidores en ambos hábitats. Por lo tanto, representan una conexión importante entre ambientes, particularmente en los trópicos, en los que la abundancia y riqueza de especies es alta (Davic y Welsh, 2004; Whiles *et al.*, 2006).

La fragmentación del hábitat es reconocida como una de las mayores amenazas a la diversidad en las zonas tropicales y, junto con otras perturbaciones antropogénicas, afectan la riqueza, abundancia y diversidad de especies de anfibios (Pineda y Halffter, 2004; Ernst y Rödel, 2005). Esto se debe principalmente al aislamiento geográfico, efectos de borde, endogamia, y pérdida de conectividad entre los ambientes acuáticos y terrestres (Stuart *et al.*, 2004).

El declive en las poblaciones de anfibios tendrá efectos a gran escala y de larga duración en los ecosistemas en los que habitan, principalmente por la reducción de las transferencias de energía entre los arroyos y los hábitats ribereños. Esto incluye cambios en la estructura y productividad primaria de la comunidad de algas de los ecosistemas en que habitan, alteraciones en dinámica de la materia orgánica, además de los cambios en otros consumidores tales como insectos acuáticos y depredadores ribereños (Ranvestel *et al.*, 2004; Whiles *et al.*, 2006).

2.5 Diversidad y conservación de anfibios en México

México es considerado como un país megadiverso (Mittermeier y Mittermeier, 1997) con una historia geológica compleja, una topografía única y gran variedad de tipos de vegetación. Esta diversidad tuvo su origen y desarrollo por numerosos eventos de dispersión y vicarianza. Uno de los principales factores que generaron esta diversidad es debido a que en este territorio confluyen las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical (Dirzo y Raven, 2003; Morrone, 2005; CONABIO, 2008).

México ocupa el quinto lugar mundial en riqueza de anfibios y cuenta con 376 especies, de las cuales 252 (67%) son endémicas. El nivel de endemismo es considerado alto, ya que 7 de las 16 familias presentes en México contienen más de un 50% de especies endémicas para el país. Hay 3 géneros endémicos de

anuros (*Charadrahyla* [5 spp.], *Diaglena* [1 sp.] y *Megastomatohyla* [4 spp.]) y 4 géneros endémicos de caudatos (*Chiropterotriton* [12 spp.], *Ixalotriton* [2 spp.], *Parvimolge* [1 sp.] y *Thorius* [23 spp.]) (Parra-Olea *et al.*, 2014).

A nivel mundial, existen 1,994 especies dentro de las tres primeras categorías de protección de la IUCN (críticamente amenazado, amenazado y vulnerable), de las cuales 38 son consideradas extintas y 528 en peligro crítico (IUCN, 2015). En México, se encuentran más especies de anfibios amenazadas que cualquier otro grupo de vertebrados, ya que 57.97% (211 especies) son incluidas por la IUCN en las tres primeras categorías de protección en contraste con 19.35% para los mamíferos, reptiles (14.07%) y aves (5.77%) mexicanos (Frías-Álvarez *et al.*, 2010).

De acuerdo con Frías-Álvarez *et al.*, en 2010 las familias que más presentan especies amenazadas son: Plethodontidae (73.04%), Ambystomatidae (64.71%), Eleutherodactylidae (60.87%), Craugastoridae (59.46%), e Hylidae (58.95%). Situación crítica pues 71.11% (96 especies) del orden Caudata, 50.22% (137 especies) del orden anura y una especie del orden Gymnophyona, están experimentando declive en sus tendencias demográficas. Asimismo, existe una normatividad mexicana limitada ya que en la NOM 059-SEMARNAT 2010 sólo 194 especies de anfibios están sujetas a protección federal (7 en peligro, 44 amenazadas y 143 sujetas a protección especial), en contraste con los datos que presenta la IUCN.

De acuerdo con Ochoa-Ochoa *et al.* (2009), los anfibios endémicos de México han sufrido los efectos de la pérdida del hábitat y 36 de esas especies han perdido más del 50% de su distribución potencial. Mientras que 20% de las especies de anfibios endémicas no se encuentran en ninguna ANP. Asimismo, 73% de las especies endémicas y 26% de las micro-endémicas se encuentran representadas bajo alguna Iniciativa Social para la Conservación (ISC). Lo cual indica que éstas representan un rol crucial en la conservación de las especies.

García *et al.* (2013) realizaron un análisis para predecir los cambios en la distribución de las especies endémicas de anfibios en ecorregiones de bosques estacionalmente secos en el occidente de México. Sus resultados sugieren que para el año 2080 habrá una reducción del 64% de la distribución actual como consecuencia del cambio climático.

Asimismo, estas distribuciones se reducirán drásticamente en las áreas ocupadas dentro de ANP en el occidente de México. Por lo tanto, también es necesario reevaluar el sistema de áreas protegidas neotropicales con base en escenarios de cambio climático y determinar la eficiencia de éstas para proteger a las comunidades y poblaciones identificando posibles estrategias y prioridades de conservación a futuro (Urbina-Cardona, 2008; García *et al.*, 2013).

Sin embargo, aún existen muchos desafíos para asegurar la conservación de la herpetofauna neotropical: una legislación adecuada, controlar la pérdida de hábitat e incrementar la conectividad de fragmentos de hábitat. Así como implementar una red de áreas para la conservación que incluya a los anfibios y que a su vez tenga en cuenta factores socio-políticos y económicos (Urbina-Cardona, 2008).

2.6 La costa del Pacífico Mexicano: una región betadiversa

La gran heterogeneidad de hábitats que existe en México es reflejada en la distribución de la biota, ya que, en el caso de los mamíferos, anfibios, reptiles, aves y plantas vasculares, la riqueza y número de endemismos se concentra principalmente en las regiones del Centro y el Occidente del país (Flores-Villela 1993; García, 2006; García *et al.*, 2007). En esta última región, de acuerdo con Ceballos y García (1995), el número de especies y endemismos de vertebrados terrestres constituye un 31% del total registrado en México.

Flores-Villela (1993) y Ochoa-Ochoa y Flores Villela (2006) registraron que la costa del Pacífico (junto con la cuenca del Balsas y la Depresión Central de Chiapas) es una región alta en riqueza de especies y endemismos de anfibios y reptiles por unidad de área. La SBC es el tipo de vegetación dominante de la costa

del Pacífico y es un ecosistema con alta diversidad α , β y γ en herpetofauna (García *et al.*, 2007). Asimismo, García en 2006 registró que 28% del total de especies endémicas de anfibios y reptiles son exclusivas de estas regiones, siendo este tipo de vegetación en el que se distribuye un mayor número de endemismos de anfibios.

III. SITIO DE ESTUDIO

La cuenca del Río Ayuquila-Armería está comprendida entre tres importantes unidades fisiográficas, el Eje Neovolcánico, la Sierra Madre del Sur y la Sierra Madre Occidental. Dentro de la cuenca se localiza el Volcán del Fuego de Colima, uno de los volcanes más activos del país, y junto con el Volcán Nevado de Colima constituyen las dos elevaciones más altas de los estados de Jalisco y Colima. Debido a esta gran heterogeneidad topográfica la CRAA presenta una variación altitudinal que va desde los 0-5412 msnm (Arriaga *et al.*, 2008, U.S. Geological Survey, 2014, <http://earthexplorer.usgs.gov/>).

El Río Ayuquila-Armería es uno de los ríos más importantes en el occidente de México, y esta cuenca cubre un área de 9,803 Km² en los estados de Jalisco y Colima. El Río Ayuquila surge en la parte superior de la cuenca y se une con el Río Tuxcacuexco al este para formar el Río Armería. Este sigue su curso hacia el sur por 294 Km a través de Jalisco y Colima para posteriormente descargar en el Océano Pacífico (Montero *et al.*, 2006).

A nivel nacional, los recursos hídricos de la CRAA son de alta prioridad, debido a que contiene cinco ANPs, una alta diversidad de especies nativas y amenazadas y tres grandes afluentes que proveen agua a 54,000 has de agricultura en Jalisco y Colima (Montero *et al.*, 2006). Las ANPs enclavadas dentro de la cuenca son: la Reserva de la Biosfera de Sierra de Manantlán, el Parque Nacional Nevado de Colima, la Zona de Protección de Flora y Fauna Sierra de Quila, la Zona de Protección Forestal y Refugio de Fauna Silvestre El Jabalí y el Área de Protección de los Recursos Naturales Las Huertas, Comala (figura 1).

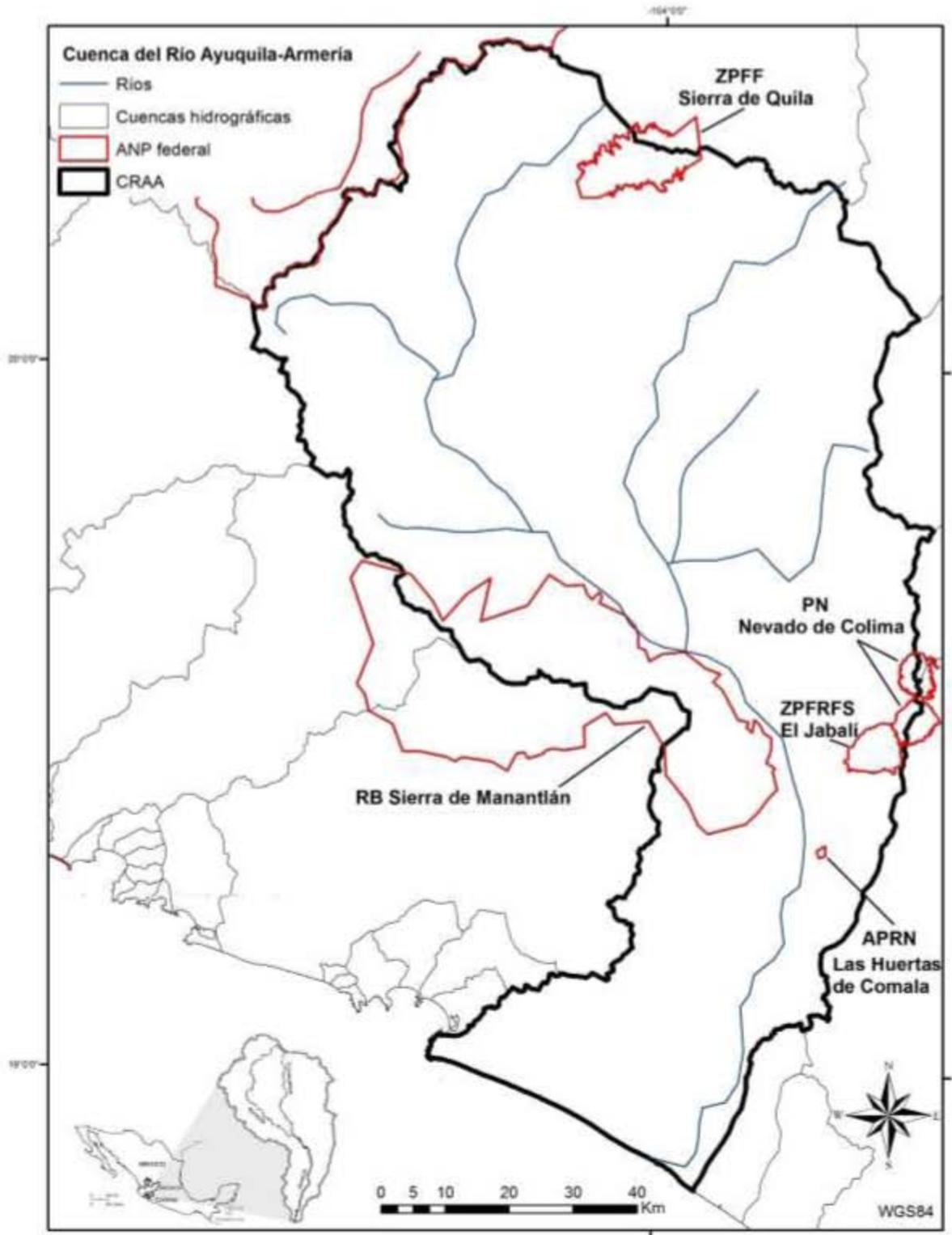


Figura 1. Ubicación de las Áreas Naturales Protegidas dentro y adyacentes a la CRAA

La cuenca forma parte de la Región hidrográfica prioritaria 25 “Ríos Purificación y Armería”. El clima de la región es semiseco muy cálido, cálido subhúmedo, semicálido subhúmedo y templado subhúmedo, todos con lluvias en verano. Temperatura media anual de 14-28°C. Precipitación total anual de 700-2000 mm con evaporación del 80-90% de la precipitación total. (Arriaga *et al.*, 2008).

Esta región presenta un complejo mosaico de vegetación de gran riqueza florística y diversidad faunística producto de factores topográficos, edáficos y ambientales, entre otras causas, de las dinámicas de los macizos montañosos de la Sierra de Manantlán y del Nevado de Colima. Los principales tipos de vegetación son: selva baja caducifolia, matorral xerófito, bosques de pino-encino, de oyamel, de encino, de pino y mesófilo de montaña, selva mediana subcaducifolia, vegetación ribereña y vegetación halófila (figura 2) (INEGI 2013).

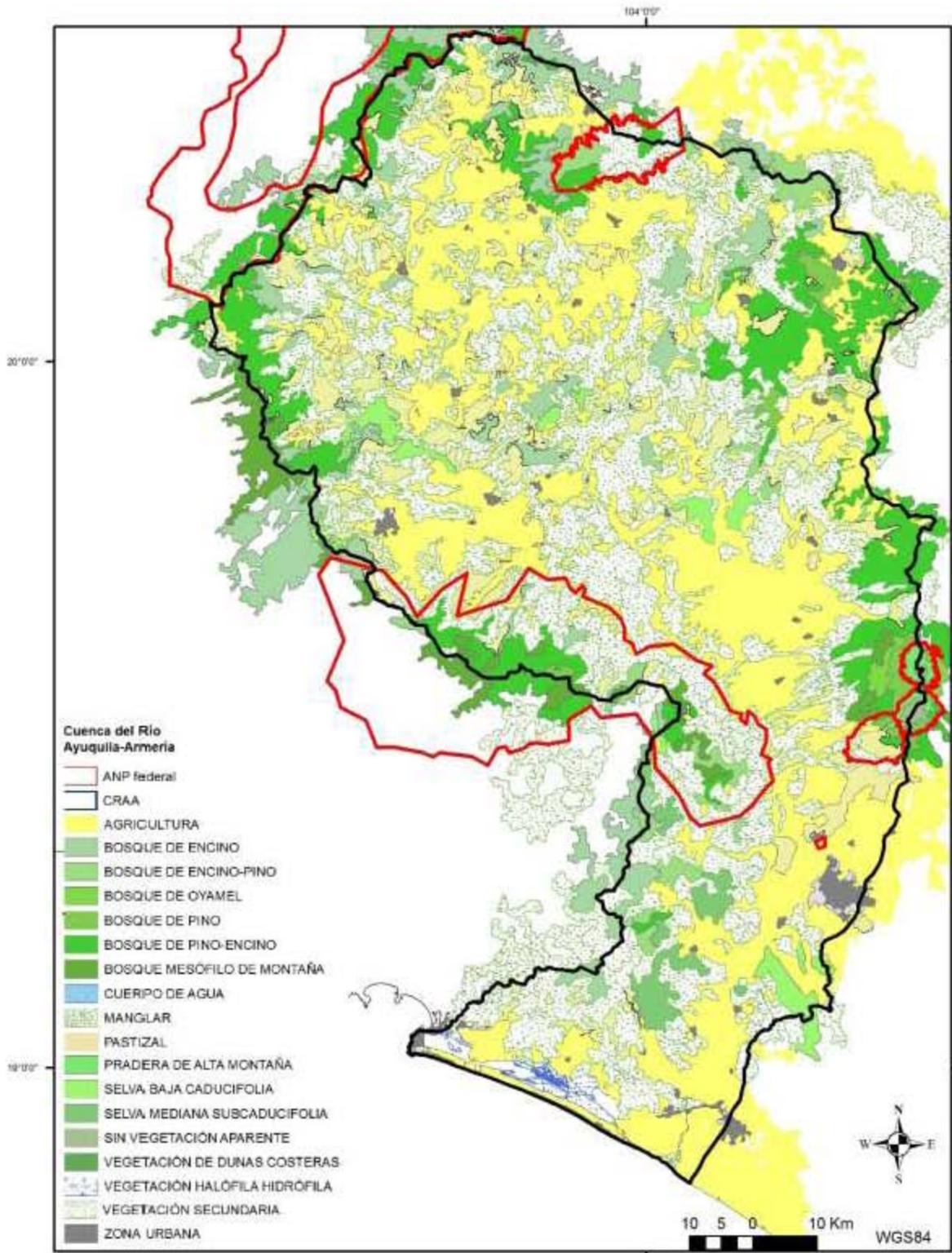


Figura 2 Tipos de vegetación de la cuenca hidrográfica Río Ayuquila-Armería, de acuerdo a la Serie V de Vegetación y Uso del Suelo INEGI

El sitio tiene una alta riqueza de especies y endemismos, muchas de ellas amenazadas: *Astronium graveolens*, *Zea diploperennis* y *Epidendrum parkinsonianum*; el pez *Ameca splendens*, reptiles como *Crotalus lannomi*, de aves *Amazona finschi*, de mamíferos, el jaguar *Panthera onca* y *Puma concolor* así como la nutria *Lontra longicaudis* (Arriaga *et al.*, 2008). De 34 especies de anfibios registradas, 21 son endémicas y 6 de estas se encuentran bajo las 3 primeras categorías de protección de la IUCN, siendo *Ambystoma amblycephalum* considerada altamente en riesgo, y *Craugastor horbartsmithi* como amenazada (IUCN, 2010).

De acuerdo a Arriaga *et al.* (2008), los principales problemas de conservación que presenta la CRAA son: a) la deforestación y explotación de acuíferos en la parte media y baja de la cuenca y menor en la parte alta correspondiente a la Reserva de Manantlán. b) El crecimiento demográfico en aumento y conflictos por tenencia de la tierra con respecto al uso de suelo urbano, ganadero y agrícola. c) La contaminación por sedimentos en suspensión y descargas de drenaje a los cuerpos de agua. d) Especies introducidas, cacería furtiva y cultivo de estupefacientes.

IV. MÉTODOS

4.1 Datos biológicos y ambientales

Se utilizó una base de datos preexistente (García, 2006) con registros de anfibios únicos localidad-especie correspondientes a la costa del Pacífico. Asimismo, se complementó con información georreferenciada de HerpNet (<http://www.herpNet2.org/>), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (<http://www.conabio.gob.mx>), y Global Biodiversity Information Facility (<http://data.gbif.org/>). La base de datos se actualizó taxonómicamente de acuerdo con Amphibian Species of the World (Frost, 2016).

La información sobre su estado de conservación se consultó en la IUCN y NOM059-SEMARNAT-2010 (actualizada el 21 de diciembre del 2015). Los datos de 4416 registros de presencia correspondientes a 50 especies de anfibios se revisaron en ArcMap 10.1 (ESRI, 2011) para identificar errores y se excluyeron datos redundantes y aquellos que no correspondían al área de referencia. El datum utilizado para los datos biológicos y ambientales fue el WGS84.

Se utilizaron tres variables topográficas del programa Hydro 1k las cuales fueron: orientación, elevación y pendiente. Estas fueron obtenidas de U.S. Geological Survey, consultado en 2014, <http://earthexplorer.usgs.gov/>. Las variables climáticas fueron actualizadas para México por Cuervo-Robayo *et al.* (2014) y que corresponden al período 1910-2009. Estas capas, con resolución espacial de 30 x 30 segundos de arco (~1 km) se obtuvieron a partir de los datos obtenidos del Servicio Meteorológico Nacional, United States Historical Climatology Network, FAO- CLIM 2.0, National Climatic Data Center y el Centro Internacional de Agricultura Tropical de Colombia:

(1) temperatura media anual, (2) rango medio diario, (3) isoterminia, (4) temperatura por estación, (5) temperatura máxima del mes más cálido, (6) temperatura mínima del mes más frío, (7) rango de temperatura anual, (8) temperatura media del cuatrimestre más húmedo, (9) temperatura media del cuatrimestre más seco, (10) temperatura media del cuatrimestre más cálido, (11) temperatura media del cuatrimestre más frío, (12) precipitación anual, (13)

precipitación del mes más húmedo, (14) precipitación del mes más seco, (15) precipitación por estación, (16) precipitación del cuatrimestre más húmedo, (17) precipitación del cuatrimestre más seco, (18) precipitación del cuatrimestre más cálido, y (19) precipitación del cuatrimestre más frío.

Los datos de vegetación más recientes fueron los obtenidos de la serie V de vegetación y uso de suelo del INEGI (2013). Asimismo, se utilizó la capa de Áreas Naturales Protegidas Federales de México, actualizada en 2014, de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP, 2014).

4.2 Análisis de componentes principales

Se realizó un análisis de componentes principales con el paquete estadístico R (R Development Core Team, 2009) para reducir la dimensión del número de variables ambientales que tienen mayor relación con la distribución de cada una de las especies. Se identificó si existía correlación entre variables, para con esto utilizar los ejes que resumieron la variación. La matriz de datos se construyó a partir de la extracción de los valores de las capas bioclimáticas y topográficas correspondientes a los puntos de presencia de cada especie.

Se excluyeron las especies de anfibios con menos de 22 registros de presencia debido a que la matriz debe contener, como mínimo, el mismo número de renglones que columnas (22 variables ambientales). Se seleccionaron los primeros seis componentes que juntos explicaron más del 95% de la variación. De cada componente se identificaron las variables que tuvieran más relación con los componentes para realizar el modelado de nicho ecológico de cada especie.

4.3 Modelado de nicho ecológico de las especies

Para estimar la distribución potencial de la riqueza de especies de anfibios en la cuenca del Río Ayuquila-Armería se utilizó el método “predecir primero, ensamblar después” de acuerdo con Ferrier y Guisan (2006). Se modelaron las distribuciones individuales de 50 especies de anfibios con el algoritmo de modelaje ecológico MaxEnt versión 3.3.3 a una escala de 0.008 X 0.008 grados (~1 km).

MaxEnt se corrió en “autofeatures” y con el formato de salida logístico de acuerdo con Phillips y Dudik (2008), ya que los autores recomiendan su desempeño y fácil interpretación al ser probado en numerosas especies y condiciones ambientales. Se utilizó 30% de los datos para probar el modelo y 70% para los datos de entrenamiento. Para las especies con menos de 22 registros se corrieron con todos los puntos de entrenamiento y todas las variables ambientales.

Se utilizó ArcMap 10.1 (ESRI, 2011) para visualizar y reclasificar los modelos seleccionados, se convirtieron a valores binarios de presencia y ausencia para cada especie. El umbral de corte se fue el *minimum training presence* para las especies con menos de 30 datos de presencia y *10 percent training presence* para las especies restantes.

4.4 Evaluación de los modelos

Los modelos que se generaron con menos de 22 datos de presencia se evaluaron mediante el método propuesto por Pearson *et al.*, 2007, el cual consistió en realizar un análisis de Jackknife en MaxEnt. El número de repeticiones tipo Crossvalidate fue igual al número de datos de presencia para cada especie. Se seleccionó el registro utilizado como prueba en el análisis de cada repetición y este se visualizó en el mapa correspondiente previamente ajustado al valor de umbral mínimo (*minimum training presence*).

Los puntos que cayeron en el área predicha fueron considerados como presencia, los que no, como ausencias. Los datos se analizaron con el software P value Compute (Pearson *et al.*, 2007) y se seleccionaron aquellos modelos que presentaron una $p < 0.05$. Los modelos con más de 22 registros se evaluaron con el

método de ROC parcial propuesto por Peterson *et al.* (2008) utilizando el software Partial ROC (Narayani Barve, 2008). Se seleccionaron los modelos con una diferencia de AUC parcial mayor que uno.

4.5 Análisis de diversidad β

Se utilizó ArcMap 10.1 (ESRI, 2011) para obtener el número de especies local (α) y la riqueza de especies total de la CRAA (γ), se sumaron los valores de presencia potencial de cada especie en todas las celdas dentro del área de estudio a una resolución de 0.008 x 0.008 grados ($\sim 1 \text{ Km}^2$).

Para analizar las diferencias en la composición de especies en la CRAA se utilizó el índice de disimilitud de Jaccard siguiendo el método de partición de beta propuesto por Carvalho *et al.* (2012). Este índice permite estimar las contribuciones relativas del recambio de especies y la diferencia en riqueza de especies entre pares de sitios. En el que la diferencia en composición total se obtiene a partir del índice de disimilitud de Jaccard, aquí nombrado como β_{cc} , donde: β_{-3} corresponde al recambio de especies y β_{rich} a la diferencia de especies:

$$\beta_{cc} = \beta_{-3} + \beta_{rich}$$

El recambio entre dos sitios (β_{-3}) refiere a la sustitución de n especies en un sitio por n especies en otro sitio y se calcula mediante la siguiente ecuación. Donde a es el número de especies compartidas por ambos sitios, b es el número de especies exclusivas del primer sitio y c es el número de especies exclusivas del segundo sitio, $\min(b,c)$ es el número mínimo de especies exclusivas entre los dos sitios:

$$\beta_{-3} = 2 \times \frac{\min(b,c)}{a+b+c}$$

Para analizar la diferencia en riqueza de especies (β_{rich}) entre dos sitios se utiliza la siguiente ecuación:

$$\beta_{\text{rich}} = \frac{|b-c|}{a+b+c}$$

El valor de disimilitud en composición total (β_{cc}) varía entre 0 y 1, en el que 0 representa nula disimilitud entre dos sitios, es decir que sus comunidades comparten las mismas especies, mientras 1 representa una diferencia total en la composición de especies de las comunidades de los sitios comparados. Las contribuciones relativas del recambio de especies y la diferencia en riqueza de especies presentan la misma medición y la sumatoria de ambos valores es igual al valor total de β_{cc} .

Por ejemplo, si entre un sitio A y un sitio B el valor de $\beta_{\text{cc}} = 0.8$, $\beta_{-3} = 0.15$, $\beta_{\text{rich}} = 0.65$, significaría que la composición de especies en ambos sitios es muy distinta siendo β_{rich} la que explica en mayor medida, que ambas comunidades presentan diferentes orígenes para las especies que habitan en cada sitio. En este estudio, el cálculo de β_{cc} se realizó comparando entre rangos altitudinales, entre tipos de vegetación primaria y entre Áreas Naturales Protegidas dentro de la CRAA.

4.5.1 Diversidad β por rangos de altitud

Se utilizó el modelo digital de elevación obtenido del U.S. Geological Survey (<http://earthexplorer.usgs.gov/>, consultado en 2014) para obtener los valores de altitud por cada $\sim 1 \text{ Km}^2$ dentro del polígono de la CRAA. Se clasificaron los valores dentro de siete rangos de altitud de 400 metros cada uno: 1(0-400), 2(401-800), 3(801-1200), 4(1201-1600), 5(1601-2000) 6(2001-2400), y 7(2401-2800). Se seleccionaron 30 cuadrantes al azar por cada clasificación con los cuales se estimó la diversidad α por cuadrante y por rango altitudinal. Se excluyeron los valores de altitud de 2801a 4132 msnm debido a que los cuadrantes fueron menores de 30 Km^2 por rango. La disimilitud en composición total (β_{cc}) se calculó entre todas las clasificaciones de altitud desde cero metros hasta la de mayor altitud.

4.5.2 Diversidad β por tipos de vegetación

Mediante la serie V de vegetación y uso de suelo del INEGI (2013) se seleccionaron los polígonos de vegetación primaria dentro del área de la CRAA, y se convirtieron a formato *raster* para obtener cuadrantes de $\sim 1 \text{ Km}^2$ por cada tipo de vegetación. Se seleccionaron 30 cuadrantes al azar por cada uno: bosque mixto (se sumó el área total de bosque de pino-encino y encino-pino), bosque de encino, selva baja caducifolia (SBC), selva mediana subcaducifolia (SMSC), bosque de pino, bosque mesófilo de montaña, y vegetación hidrófila halófila. Debido a que su área fue menor a 30 Km^2 , se excluyeron: bosque de oyamel, pradera de alta montaña, vegetación de duna costera y bosque de mangle. Se estimó la diversidad α por cuadrante y por tipo de vegetación. La disimilitud en composición total (β_{cc}) se calculó entre todos los tipos de vegetación.

4.5.3 Diversidad β por Áreas Naturales Protegidas

Se seleccionaron los polígonos de las Áreas Naturales Protegidas federales (CONANP, 2014) ubicadas en la CRAA, y se convirtieron a formato *raster* para obtener cuadrantes de $\sim 1 \text{ Km}^2$ por cada uno. Se estimó la diversidad α como el total de presencias potenciales de cada ANP, así como los registros de especies publicados para cada una. La disimilitud en composición total (β_{cc}) se calculó entre todas las ANP federales dentro del área de la cuenca.

Para analizar la relación de la disimilitud biótica (β_{cc} , β_3 y β_{rich}) con la distancia geográfica, en este caso los rangos altitudinales se realizó una prueba de Mantel con 999 iteraciones usando el coeficiente de Pearson como medida de correlación. El análisis se realizó con el paquete Vegan (Oksanen *et al.*, 2010) en el software estadístico R (R Development Core Team, 2009).

V. RESULTADOS

5.1 Modelos de nicho ecológico

5.1.1 Análisis de componentes principales

Al realizar el APC se seleccionaron los primeros 6 componentes que explicaron más del 95% de la varianza en los parámetros ambientales para cada especie con los que se realizó el modelado de nicho ecológico. Once especies no se sometieron al APC debido a que presentaron menos de 22 registros y se modelaron con todas las variables. En la Tabla 1 y Figura 3 se muestra un resumen de las variables más significativas para todas las especies que se modelaron. Estas fueron la temperatura y precipitación media anual, temperatura del trimestre más cálido y el más húmedo así como el modelo digital de elevación.

Tabla 1. Resumen de APC de las variables ambientales cuya varianza explica 82% de la varianza en la distribución de 39 especies de anfibios.

Variables ambientales/ CP	CP 1	CP2
BIO1 = Temperatura media anual	-0.364	
BIO 2= Rango medio diurno		0.313
BIO5 = Temperatura máxima del mes más cálido	-0.320	
BIO6 = Temperatura mínima del mes más frío	-0.299	
BIO7 = Rango de temperatura anual		0.325
BIO9= Temperatura media del cuatrimestre más seco	-0.358	
BIO10 = Temperatura media del trimestre más cálido	-0.359	
BIO11= Temperatura media del cuatrimestre más frío	-0.330	
BIO12 = Precipitación anual		-0.382
BIO13= Precipitación del mes más húmedo		-0.346
BIO16 = Precipitación del trimestre más húmedo		-0.349
BIO15 = Estacionalidad de la precipitación (CV)		0.268
BIO19 = Precipitación del trimestre más frío		
Modelo Digital de Elevación	0.354	
DS	2.717	2.385
Porcentaje de varianza %	35.2	27.1

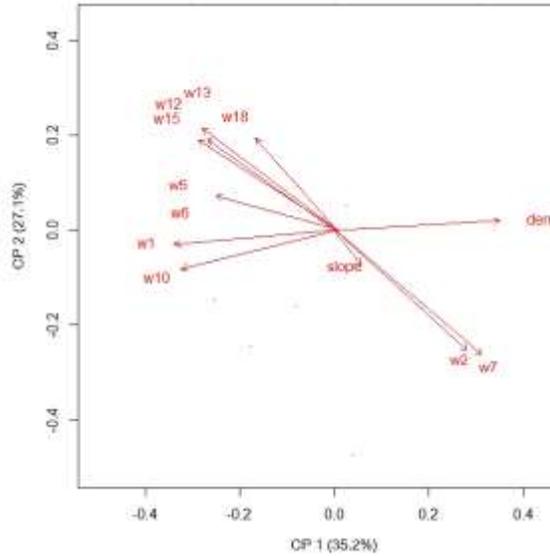


Figura 3. Proyección de las variables ambientales de los dos componentes principales.

5.1.2 Evaluación de modelos de nicho ecológico

La evaluación de los modelos obtenida del “*P value*” (Pearson *et al.*, 2007) fue significativa sólo para *Dendrosopus sartori* y *Eleutherodactylus teretistes* (Tabla 2) los demás modelos no se incluyeron en la sumatoria de capas para la estimación de riqueza. Al evaluar el resto de las especies todas presentaron razón de AUC mayor que 1, por lo que no se descartó ningún modelo (Tabla 3). No se incluyeron los modelos con menos 10 registros regionales: *Ambystoma amblycephalum*, *A. flavipiperatum*, *A. velasci*, *Dermophis oaxacae*, *Eleutherodactylus nivicolimae*, *E. pallidus*, *E. grunwaldi*, *E. wixarika*, *Lithobates psilonota* y sólo se incluyeron los modelos con más de 10 y menos de 22 (no APC): *E. teretistes* y *Dendrosopus sartori*.

Tabla 2. Evaluación de los modelos con <22 registros mediante prueba de Jackknife.

Especie	Probabilidad de éxito	P
<i>Ambystoma amblycephalum</i>	0.889	0.092
<i>Ambystoma flavipiperatum</i>	0.500	0.954
<i>Ambystoma velasci</i>	0.710	0.740
<i>Dermophis oaxacae</i>	0.850	0.446
<i>Dendrosophus sartori</i>	0.909	0.004
<i>Eleutherodactylus grunwaldi</i>	0.570	0.854
<i>Eleutherodactylus nivicolimae</i>	0.875	0.209
<i>Eleutherodactylus pallidus</i>	0.750	0.546
<i>Eleutherodactylus teretistes</i>	0.929	0.003
<i>Eleutherodactylus wixarica</i>	0.641	0.854
<i>Lithobates psilonota</i>	0.400	0.841

Tabla 3. Evaluación de los modelos con ROC parcial.

Especie	AUC Parcial	AUC al azar	Razón AUC	E= error tolerado
<i>Anaxyrus compactibilis</i>	0.669	0.317	2.02	0.9
<i>Craugastor augusti</i>	0.624	0.314	1.89	0.8
<i>Craugastor hobartsmithi</i>	0.665	0.318	1.95	0.8
<i>Craugastor mexicanus</i>	0.645	0.319	1.9	0.8
<i>Craugastor occidentalis</i>	0.671	0.319	1.96	0.8
<i>Craugastor pygmaeus</i>	0.628	0.319	1.866	0.5
<i>Craugastor rugulosus</i>	0.633	0.318	1.88	0.8
<i>Craugastor vocalis</i>	0.698	0.319	2.06	0.7
<i>Diaglena spatulata</i>	0.684	0.319	2	0.8
<i>Eleutherodactylus angustidigitorum</i>	0.702	0.319	0.214	0.8
<i>Eleutherodactylus modestus</i>	0.675	0.319	2.02	0.8
<i>Eleutherodactylus nitidus</i>	0.599	0.316	1.76	0.8
<i>Exerodonta smaragdina</i>	0.622	0.319	1.86	0.5
<i>Hypopachus ustus</i>	0.678	0.319	2.02	0.8
<i>Hyla arenicolor</i>	0.535	0.311	1.63	0.8
<i>Hyla eximia</i>	0.635	0.316	1.92	0.8
<i>Hypopachus variolosus</i>	0.602	0.317	1.77	0.8
<i>Incilius marmoratus</i>	0.585	0.318	1.73	0.8
<i>Incilius mazatlanensis</i>	0.657	0.319	1.9	0.8
<i>Incilius occidentalis</i>	0.601	0.315	1.84	0.8
<i>Incilius perplexus</i>	0.739	0.319	2.22	0.8
<i>Leptodactylus fragilis</i>	0.638	0.318	1.9	0.8
<i>Leptodactylus melanonotus</i>	0.647	0.316	1.94	0.8
<i>Lithobates berlandieri</i>	0.625	0.316	1.87	0.8
<i>Lithobates forreri</i>	0.634	0.316	1.92	0.8
<i>Lithobates magnaocularis</i>	0.648	0.317	1.95	0.7
<i>Lithobates neovolcanicus</i>	0.716	0.319	2.17	0.9
<i>Lithobates megapoda</i>	0.743	0.319	2.27	0.7
<i>Lithobates pustulosus</i>	0.628	0.316	1.88	0.8
<i>Lithobates zweifeli</i>	0.622	0.315	1.95	0.8
<i>Agalychnis dacnicolor</i>	0.621	0.316	1.813	0.9
<i>Plectrohyla bistincta</i>	0.596	0.317	1.84	0.9
<i>Pseudoeurycea bellii</i>	0.705	0.319	2.09	0.7
<i>Rhinella marina</i>	0.600	0.315	1.8	0.9
<i>Smilisca baudinii</i>	0.603	0.315	1.78	0.9
<i>Smilisca fodiens</i>	0.668	0.317	1.98	0.9
<i>Spea multiplicata</i>	0.675	0.316	0.205	0.8
<i>Tlalocohyla smithii</i>	0.631	0.319	1.81	0.8
<i>Trachycephalus venulosus</i>	0.725	0.319	2.14	0.7

AUC= Área de Bajo de la Curva

5.2 Patrones de diversidad en anfibios de la CRAA

5.2.1 Riqueza de especies (α)

Se registró la presencia de al menos 1 anfibio por pixel a lo largo del sitio de estudio. La media de la diversidad α fue de 16.4 (DS 7.07). El conjunto de especies regional fue de 37 especies (γ), valor que se registró sólo en un pixel dentro de la CRAA. La mayor riqueza de especies (30-37 especies) se localizó entre los macizos montañosos de las faldas del volcán de Colima y la Sierra de Manantlán (Figura 4). Dicho territorio se encuentra entre las ANP Sierra de Manantlán, El Jabalí y las Huertas de Comala.

En el Jabalí se predijo gran riqueza en la parte SO, entre 1200-1600 msnm, en áreas de vegetación secundaria, siendo la parte NE la que mantiene más vegetación conservada. Otros puntos de gran riqueza de especies se localizaron cercanos a la costa, en altitudes entre los 400-1200 msnm, y dentro de polígonos de vegetación primaria de SMSC, bosque mixto y de encino que no presenta algún grado de protección.

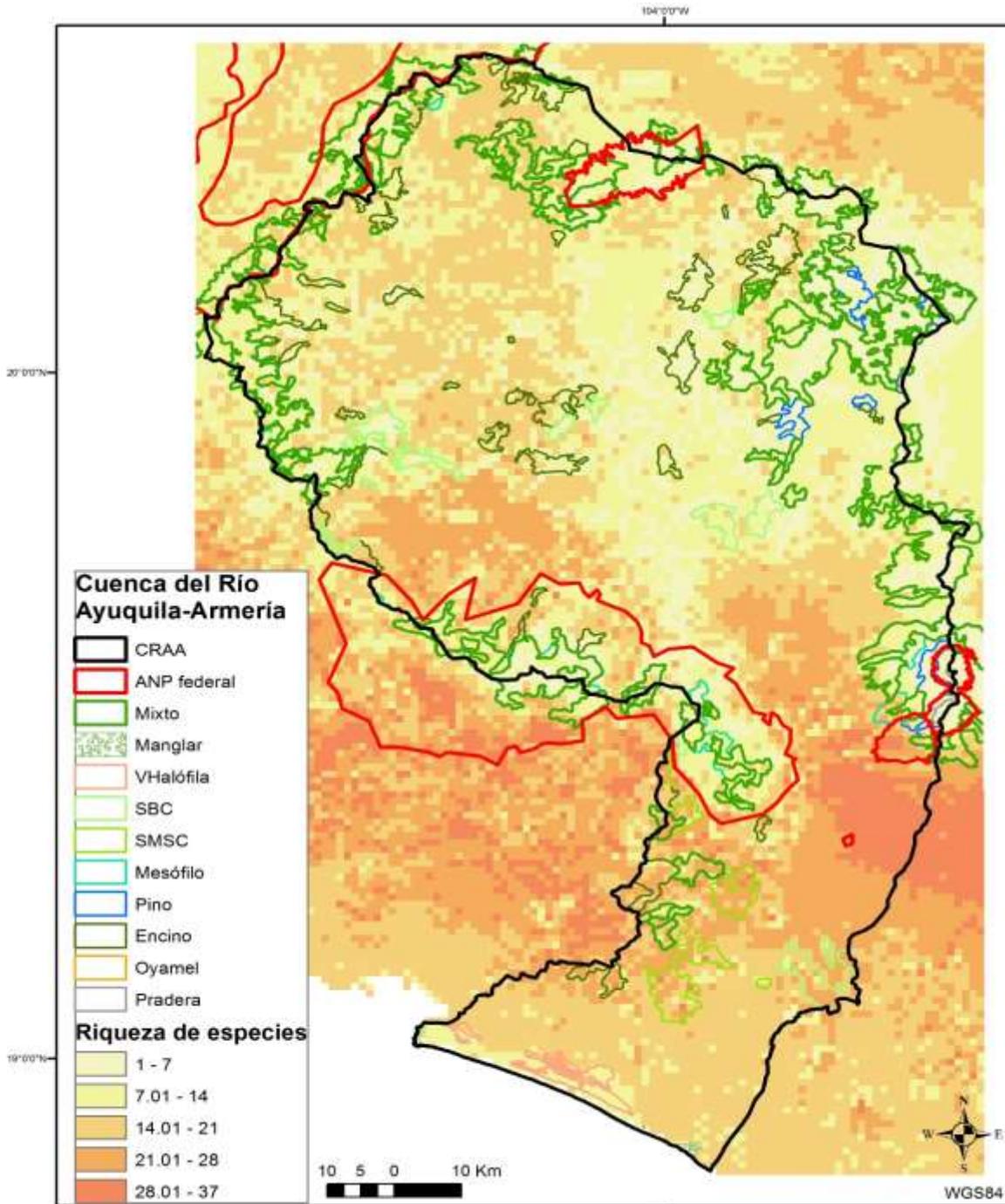


Figura 4 Riqueza de especies de anfibios, principales tipos de vegetación primaria y Áreas Naturales Protegidas de la CRAA.

Puntos con riqueza moderada (14-21) se localizaron a lo largo del sitio de estudio. En las partes de menor altitud de Sierra de Quila se estimó que podrían albergar hasta 22 especies. Mientras que en Sierra de Manantlán la riqueza varió entre 15-30 especies en las zonas de baja altitud, sin embargo, estas zonas son las que más presentan algún grado de perturbación.

Las áreas de menor riqueza de especies (1-7) se localizaron en la parte norte y central de la cuenca, así como en las formaciones montañosas de más de 2000 msnm. De las ANPs, el Nevado de Colima es la que se ubica a mayor altitud (2000-5412 msnm) y presentó el menor número de especies. La Sierra de Manantlán es el ANP que presenta mayor variación altitudinal desde los 400 m en el borde NO hasta 2800 msnm (figura 5).

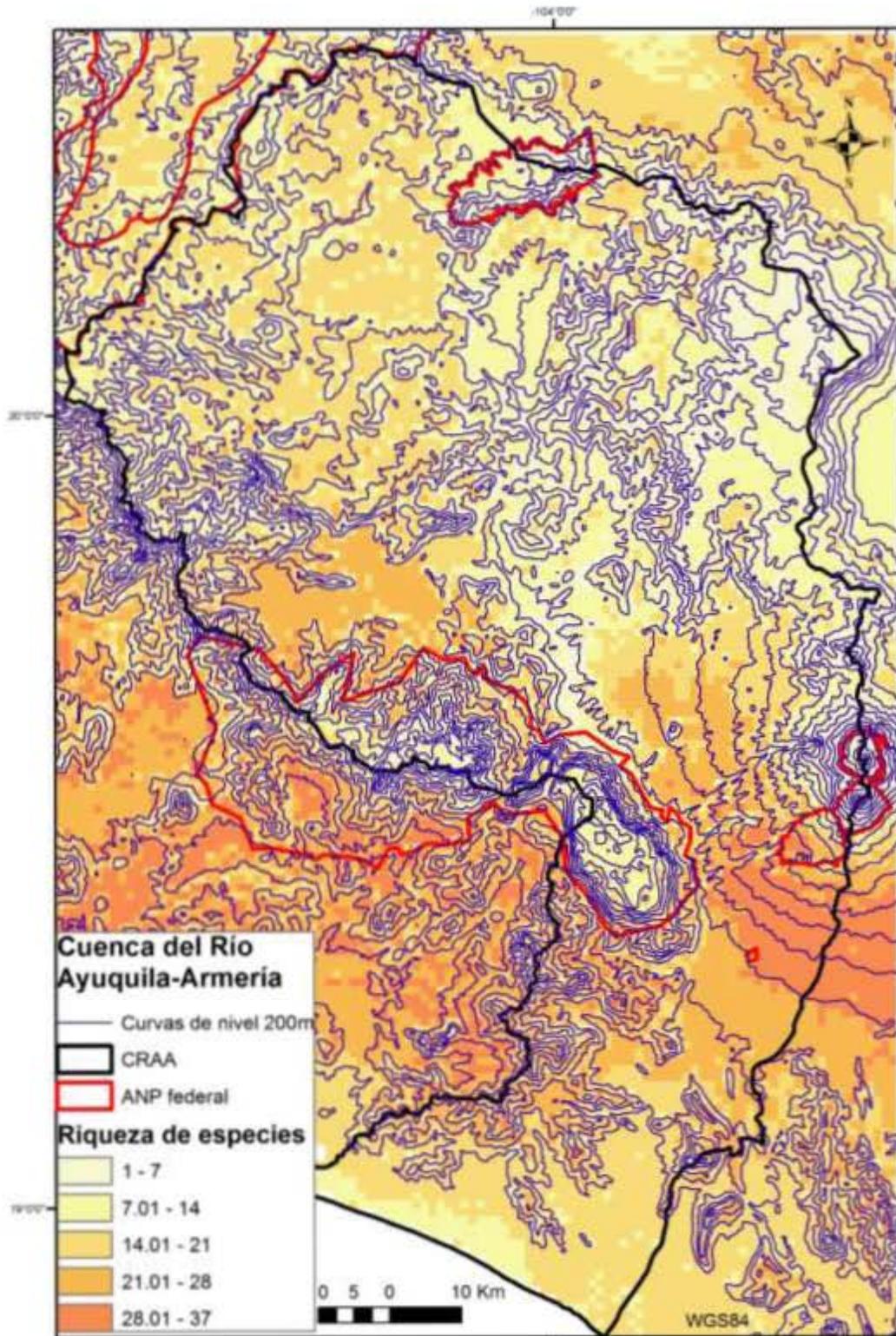


Figura 5. Rangos de altitud del Modelo Digital de Elevación y riqueza de especies de anfibios de la CRAA.

5.2.2 Disimilitud en composición total

Entre rangos altitudinales

Al analizar el patrón de diversidad beta de anfibios con relación a la altitud, se observó que entre los primeros rangos altitudinales existe poca disimilitud en composición de especies y que esta aumenta conforme los pisos se alejan en magnitud. Existe una correlación positiva entre la disimilitud en composición total y la distancia geográfica ($r= 0.941$, $p=0.001$). Se observó una mayor contribución del recambio de especies en las comparaciones de menor a mayor altitud de la CRAA ($r = 0.672$, $p = 0.006$).

Así mismo se estimó que, conforme se analizaron los rangos con mayor altitud, estos son más similares en su composición de especies, y presentaron mayor importancia de la diferenciación de especies en lugar del recambio de estas (Figura 6). La contribución promedio porcentual de la diferencia de especies fue de 67.7 % (Tabla 4), sin embargo la correlación entre esta y la distancia altitudinal no fue significativa ($r = 0.318$, $p = 0.09$).

Tabla 4. Disimilitud en composición total respecto a rangos altitudinales, tipos de vegetación y Áreas Naturales Protegidas dentro de la CRAA.

Análisis	$\beta_{cc}=\beta-3+\beta_{rich}$	$\beta-3$	β_{rich}	% $\beta-3$	% β_{rich}
Altitud					
Alt1-Alt2	0.21	0	0.21	0	100
Alt1-Alt3	0.41	0.10	0.32	23.5	76.5
Alt1-Alt4	0.50	0.37	0.13	73.7	26.3
Alt1-Alt5	0.67	0.67	0	100	0
Alt1-Alt6	0.87	0.63	0.24	72.7	27.3
Alt1-Alt7	0.91	0.47	0.44	51.6	48.4
Alt2-Alt3	0.24	0.10	0.15	40	60
Alt2-Alt4	0.36	0.31	0.05	85.7	14.3
Alt2-Alt5	0.49	0.31	0.18	63.2	36.8
Alt2-Alt6	0.72	0.31	0.41	42.9	57.1
Alt2-Alt7	0.78	0.17	0.61	21.4	78.6
Alt3-Alt4	0.21	0	0.21	0	100
Alt3-Alt5	0.38	0.05	0.33	13.3	86.7
Alt3-Alt6	0.63	0.10	0.54	15.4	84.6
Alt3-Alt7	0.72	0.00	0.72	0	100
Alt4-Alt5	0.27	0.12	0.15	44.5	55.5

Análisis	$\beta_{cc}=\beta-3+\beta_{rich}$	$\beta-3$	β_{rich}	% $\beta-3$	% β_{rich}
Alt4-Alt6	0.55	0.12	0.42	22.2	77.8
Alt4-Alt7	0.69	0.06	0.63	9.1	90.9
Alt5-Alt6	0.35	0	0.35	0	100
Alt5-Alt7	0.58	0	0.58	0	100
Alt6-Alt7	0.35	0	0.35	0	100
Media	0.52	0.18	0.33	32.3	67.7
Tipos de Vegetación					
Vhalóf vs SBC	0.63	0	0.63	0	100
Vhalóf vs SMSC	0.62	0	0.62	0	100
Vhalóf vs Mesófilo	0.85	0.35	0.50	41.4	58.6
Vhalóf vs Encino	0.88	0.42	0.45	48.3	51.7
Vhalóf vs Pino	0.94	0.55	0.39	58.1	41.9
Vhalóf vs Mixto	0.91	0.47	0.44	51.6	48.4
SBC vs SMSC	0.10	0.06	0.03	66.7	33.3
SBC vs Mesófilo	0.51	0.46	0.05	90	10
SBC vs Encino	0.49	0.38	0.11	77.8	22.2
SBC vs Pino	0.62	0.46	0.15	75	25
SBC vs Mixto	0.56	0.46	0.10	81.8	18.2
SMSC vs Mesófilo	0.54	0.51	0.03	95.2	4.8
SMSC vs Encino	0.51	0.43	0.08	84.2	15.8
SMSC vs Pino	0.64	0.51	0.13	80	20
SMSC vs Mixto	0.55	0.47	0.08	85.7	14.3
Mesófilo vs Encino	0.14	0.07	0.07	50	50
Mesófilo vs Pino	0.21	0.07	0.14	33.3	66.7
Mesófilo vs Mixto	0.14	0.07	0.07	50	50
Encino vs Pino	0.28	0.21	0.07	75	25
Encino vs Mixto	0.14	0.14	0	100	0
Pino vs Mixto	0.21	0.14	0.07	66.7	33.3
Media	0.50	0.30	0.20	62.4	37.6
ANP					
Las Huertas vs Jabalí	0.36	0.21	0.15	57.1	42.9
Las Huertas vs Squila	0.51	0.44	0.07	85.7	14.3
Las Huertas vs Nevado	0.69	0.19	0.50	27.3	72.7
Las Huertas vs Manantlán	0.28	0	0.28	0	100
Jabalí vs Squila	0.24	0.16	0.08	66.7	33.3
Jabalí vs Nevado	0.67	0.06	0.61	8.3	91.67
Jabalí vs Manantlán	0.21	0.10	0.12	44.4	55.6
Squila vs Nevado	0.64	0.06	0.58	9.5	90.5
Squila vs Manantlán	0.33	0.14	0.19	42.9	57.1
Nevado vs Manantlán	0.68	0.05	0.63	7.1	92.9
Media	0.46	0.14	0.32	34.9	65.1

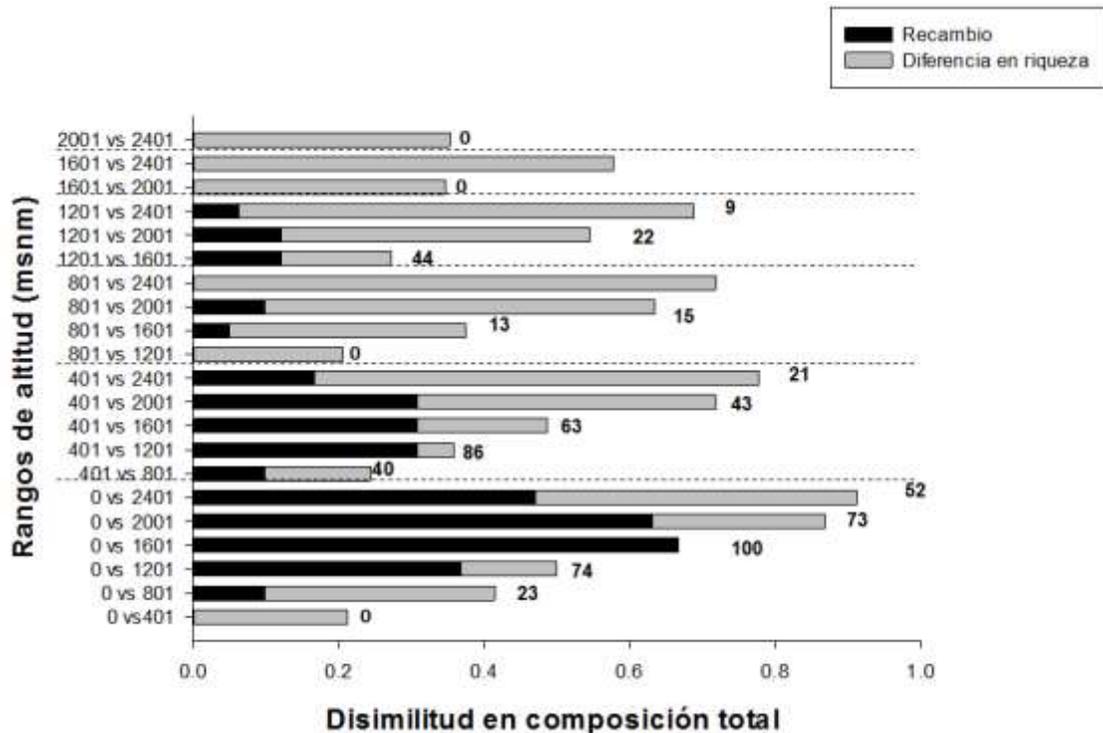


Figura 6. Disimilitud en composición total, recambio y diferencia en riqueza de especies de anfibios por rangos de altitud en la CRAA. Números en negritas muestran el porcentaje de recambio de especies en cada análisis de rangos.

Entre tipos de vegetación

Mediante el análisis de diversidad beta por tipos de vegetación se observó una gran disimilitud en composición de especies entre la vegetación halófila y los demás tipos de vegetación, principalmente debido a la contribución de la diferencia de especies. Mientras que al realizar las comparaciones entre SBC y SMSC con los demás tipos de vegetación, el recambio de especies fue el que explicó la mayor parte del total de disimilitud en composición de especies. Las comparaciones entre los tipos de vegetación mesófilo, mixto, encino y pino tuvieron una mayor similitud entre la composición de sus comunidades de especies (Figura 7).

La contribución promedio del recambio de especies fue de 62.4% y de 37.6% en la diferencia de especies. En comparación con el resultado mostrado en el análisis por altitud, este resultado muestra el mosaico de vegetación distribuido en diferentes rangos altitudinales, cuyos ecotonos y disimilitud en composición gradual se reflejan en una mayor contribución del recambio de especies.

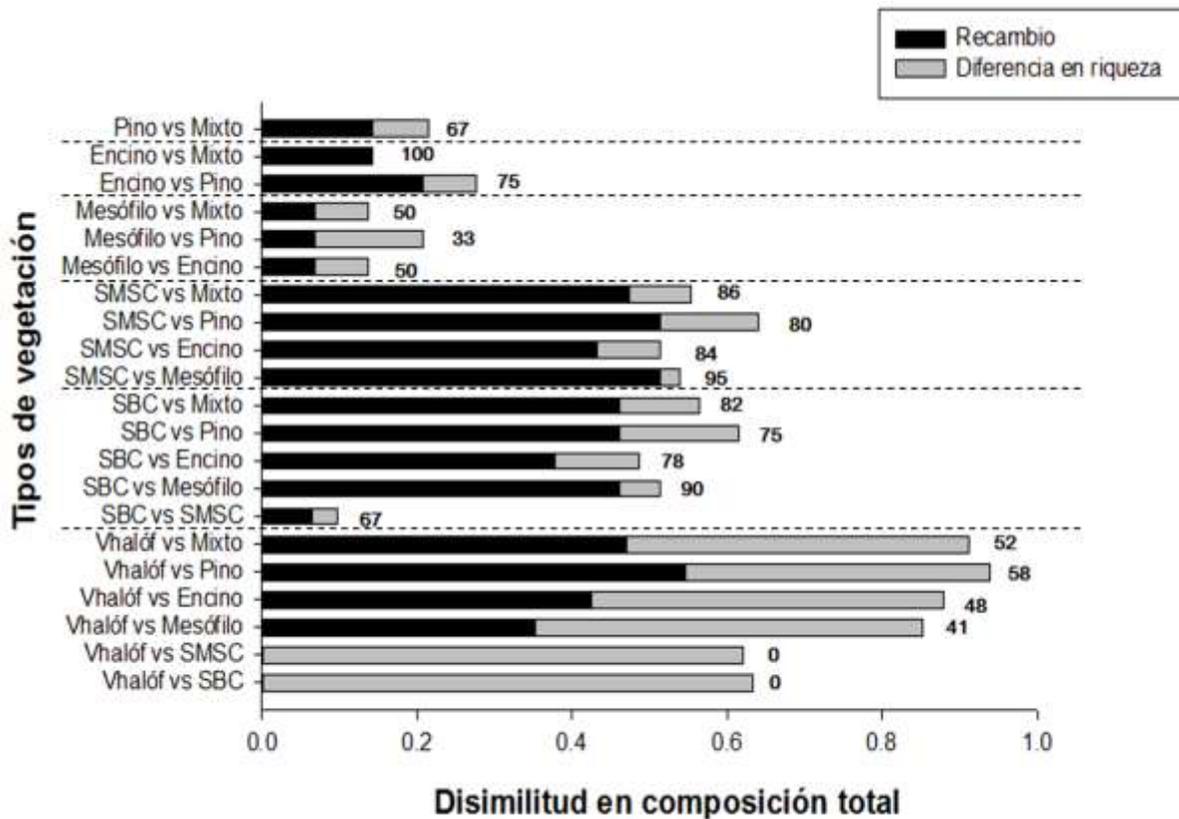


Figura 7. Disimilitud en composición total, recambio y diferencia en riqueza de especies de anfibios por tipos de vegetación en la Cuenca del Río Ayuquila-Armería. Números en negritas muestran el porcentaje de recambio de especies en cada análisis.

Entre Áreas Naturales Protegidas

Al analizar la disimilitud en composición de especies entre las ANP's federales, hubo una mayor contribución promedio (65%) por parte de la diferencia de especies que por parte del recambio (35%). El Nevado de Colima es el área que más difiere en composición de especies respecto a las demás principalmente a su altitud y vegetación de bosque mixto de encino-pino y pradera de alta montaña. El Jabalí, Manantlán y Sierra de Quila presentaron similitud en sus composiciones de especies. Estas ANPs son las que albergan más tipos de vegetación.

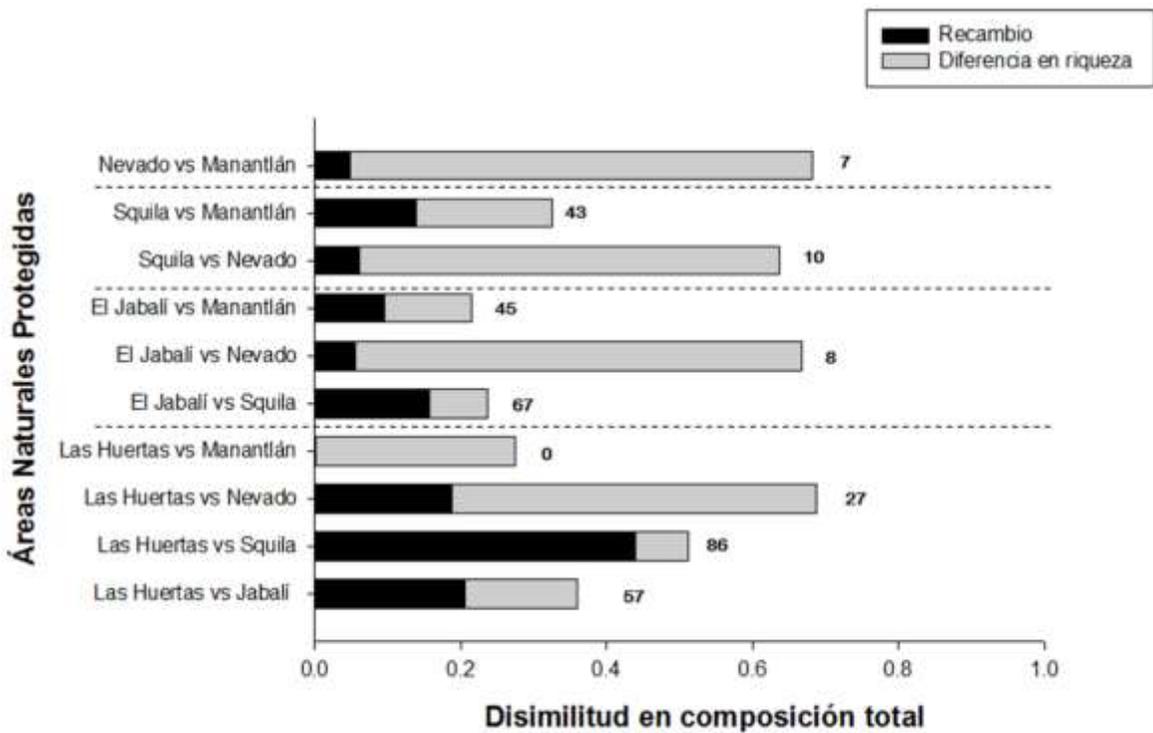


Figura 8. Disimilitud en composición total, recambio y diferencia en riqueza de especies de anfibios por ANP de la Cuenca del Río Ayuquila-Armería. Números en negritas muestran el porcentaje de recambio de especies en cada análisis.

5.3 Sitios prioritarios para la conservación de especies de anfibios

5.3.1 Análisis de especies en categorías de riesgo

Las 50 especies que se analizaron en este estudio, que potencialmente habitan en la CRAA, pertenecen a 9 familias del orden Anura, una al orden Caudata y una al Gymnophiona. De estas, 33 especies (66%) son endémicas a México de acuerdo a la IUCN. *A. amblycephalum* es considerada altamente en riesgo, mientras que *Incilius perplexus* y *Craugastor horbartsmithi* están amenazadas, 6 son clasificadas como vulnerables; y 6 de ellas tienen datos insuficientes. Sin embargo, para muchas especies las categorías de protección difieren entre la IUCN y NOM059-SEMARNAT-2010. En esta última, se encuentran 16 especies sujetas a protección especial y 3 amenazadas: *D. sartori*, *Pseudoeurycea belly* y *Lithobates neovolcanicus* (Tabla 5).

Tabla 5. Clasificación de riesgo de dieciséis especies bajo protección de acuerdo a la NOM059-SEMARNAT y IUCN. CR= Critically Endangered, E=Endangered, VU=Vulnerable, NT=Near Threatened, LC= Least Concern, DD=Data Defficient. NOM059-SEMARNAT: Pr= protección especial, A= amenazada

Familia	Especie	CR	EN	VU	NT	LC	DD	NOM 059
Ambystomatidae	<i>Ambystoma amblycephalum</i>	X						Pr
	<i>Ambystoma flavipiperatum</i>						X	Pr
	<i>Ambystoma velasci</i>					X		Pr
Caeciliidae	<i>Dermophis oaxacae</i>							Pr
	<i>Dendrosophus sartori</i>					X		A
Hylidae	<i>Exerodonta smaragdina</i>					X		Pr
	<i>Plectrohyla bistrincta</i>					X		Pr
	<i>Eleutherodactylus angustidigitorum</i>			X				Pr
Eleutherodactylidae	<i>Eleutherodactylus modestus</i>			X				Pr
	<i>Eleutherodactylus nivicolimae</i>			X				Pr
	<i>Eleutherodactylus pallidus</i>						X	Pr
	<i>Eleutherodactylus teretistes</i>						X	Pr
Microhylidae	<i>Hypopachus ustus</i>					X		Pr
Plethodontidae	<i>Pseudoeurycea bellii</i>			X				A
	<i>Lithobates berlandieri</i>					X		Pr
	<i>Lithobates forreri</i>					X		Pr
Ranidae	<i>Lithobates megapoda</i>			X				Pr
	<i>Lithobates neovolcanicus</i>				X			A
	<i>Lithobates pustulosus</i>					X		Pr

5.3.2 Distribución potencial de las especies endémicas de la CRAA

La distribución de las especies endémicas tuvo un patrón de acuerdo al obtenido para la riqueza de especies. Las ANPs que más albergan endemismos de anfibios son Manantlán y El Jabalí, principalmente en zonas de vegetación secundaria. La mayor riqueza de endemismos en Manantlán fue en la parte suroeste de la reserva, zona que no se encuentra dentro del perímetro de la CRAA (figura 9).

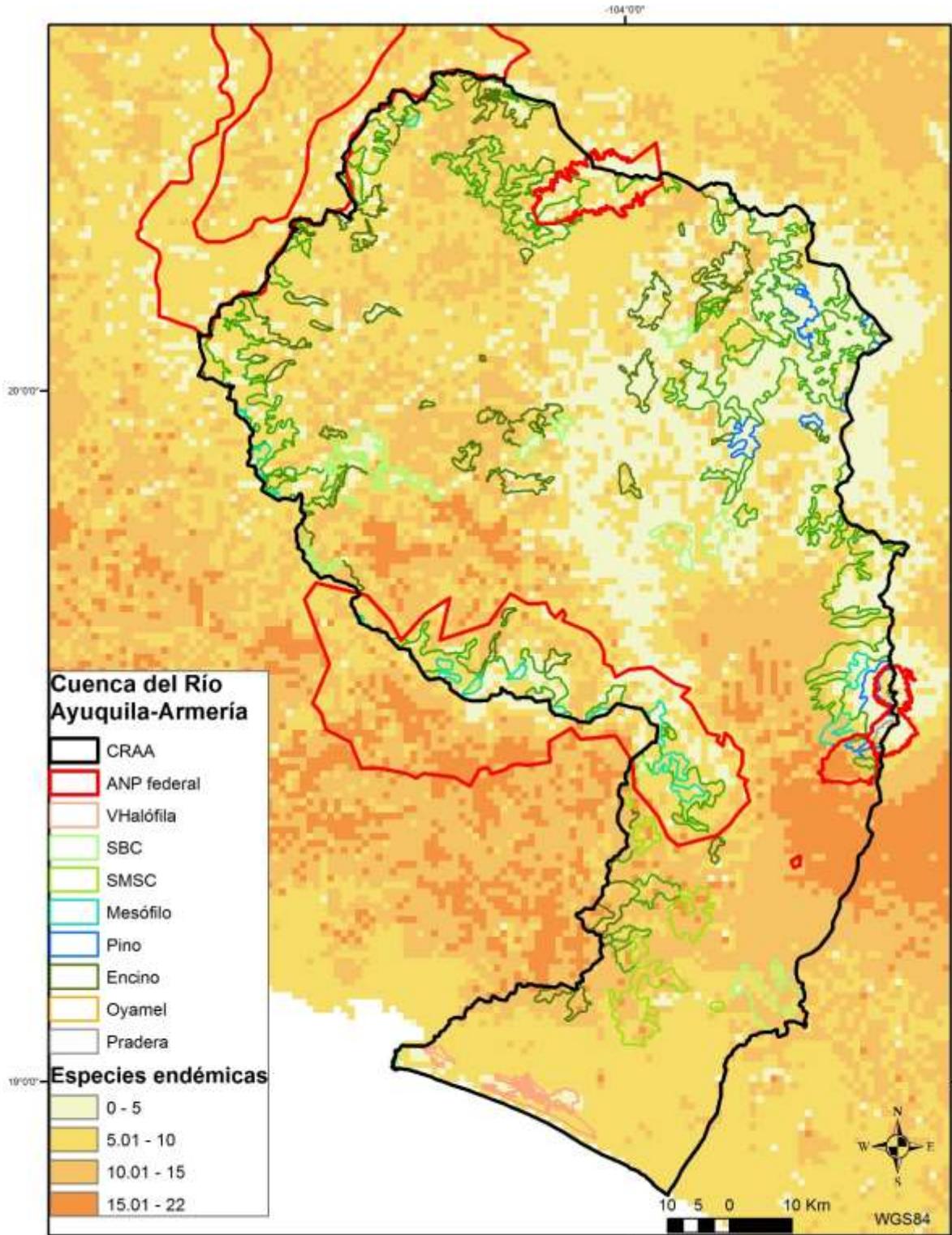


Figura 9. Distribución potencial de riqueza de endemismos de anfibios y tipos de vegetación primaria remanente dentro de la CRAA.

5.3.3 Sitios prioritarios para la conservación de especies de anfibios dentro de la CRAA

La parte suroeste de la CRAA es la que presenta puntos de riqueza entre 28-37 especies, así mismo, el número de endemismos varía entre 10 y 15 especies, con un diversos puntos de entre 15 y 22 especies distribuidas dentro de los polígonos de vegetación conservada de SMSC, bosque mixto y bosque de encino (figura 10). Con base a las distribuciones modeladas, (sin incluir las de pocos registros) entre 6 y 11 especies de anfibios que están sujetas a protección federal, entre 35-65% de las 18 especies listadas en la NOM 059-SEMARNAT 2010, se distribuyen en esta zona (Figura 11).

El borde SO de la CRAA constituye el macizo montañoso de Sierra Perote-El Ocote y representa la zona con mayor elevación (800-1800 msnm) cercana a la costa, con aproximadamente 50 Km de distancia al mar. Corresponde a los municipios Villa de Álvarez y Coquimatlán, este último es el que presenta mayor extensión de vegetación conservada en el estado de Colima.

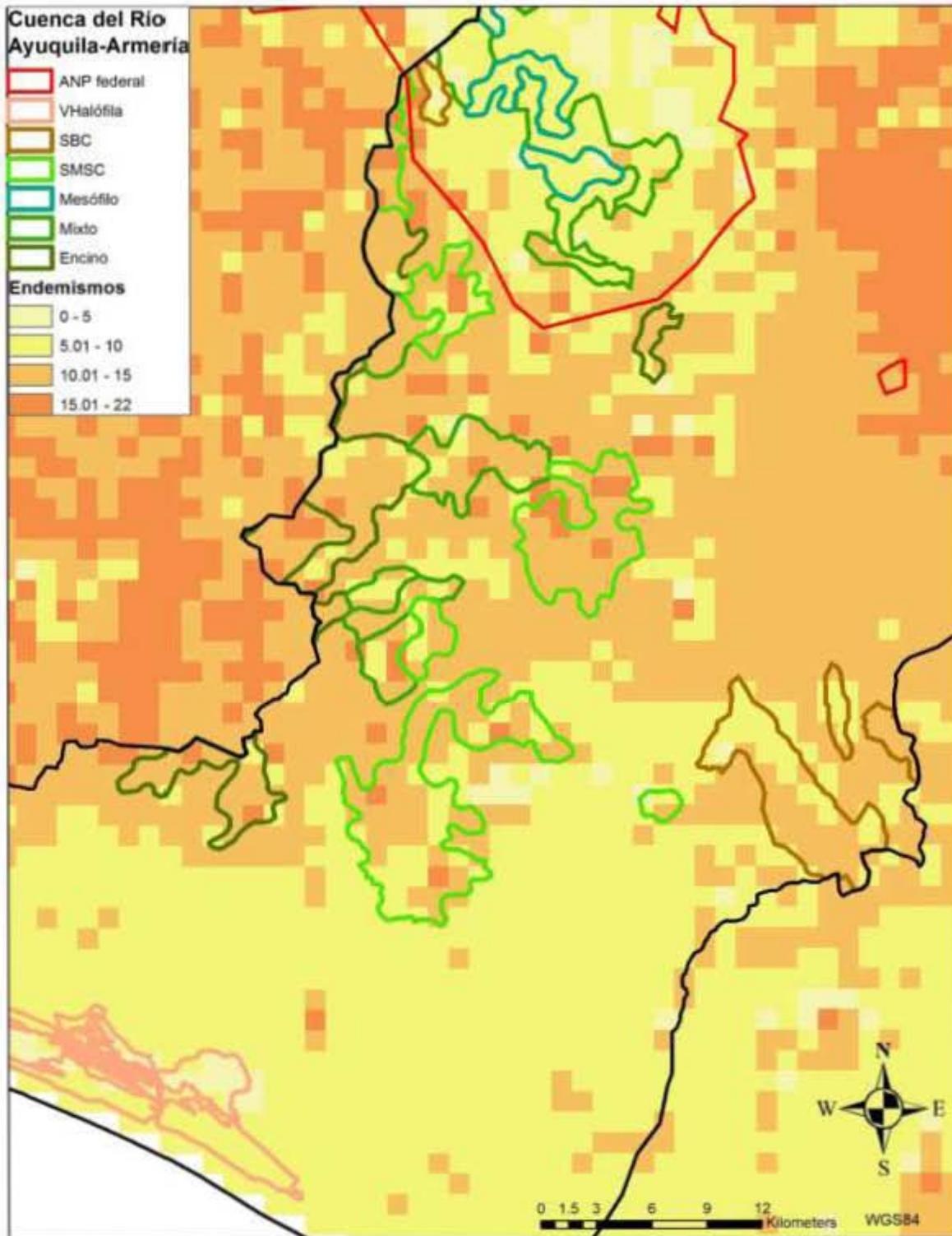


Figura 10. Distribución potencial de riqueza de endemismos de anfibios y tipos de vegetación primaria remanente dentro de la CRAA.

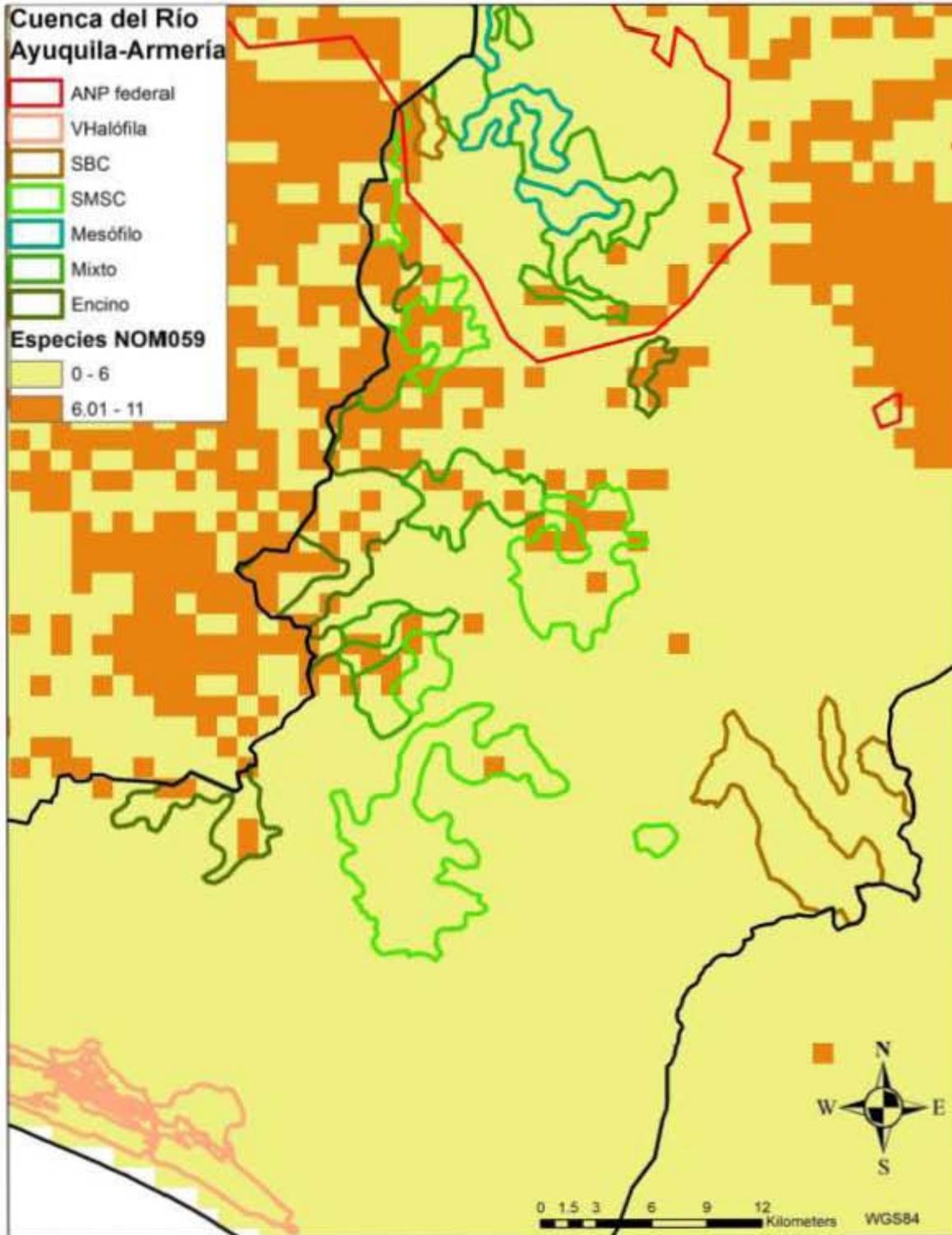


Figura 11. Distribución potencial de especies de anfibios sujetas a protección por la NOM059-SEMARNAT y tipos de vegetación primaria remanente dentro de la CRAA.

VI. DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo sugieren que la gran heterogeneidad ambiental de la cuenca hidrográfica del Río Ayuquila-Armería, representada por la variación altitudinal y de tipos de vegetación son determinantes en los patrones de diversidad beta observados en anfibios. La gran variación altitudinal de la CRAA (0-5412 msnm) genera una alta diversidad beta entre los primeros rangos altitudinales a nivel de costa y las zonas de alta montaña. Asimismo, la vegetación costera, la SBC y la SMSC presentan alta diversidad beta con respecto a la vegetación templada, la cual se encuentra mayormente representada dentro de las ANP de la CRAA.

Mediante el análisis de diversidad beta, los patrones de riqueza, endemismo y riesgo, así como la selección de los polígonos de vegetación más conservada mostraron que la región SO de la CRAA es la que presenta condiciones relevantes para su conservación. Esta zona estaría complementando la diversidad regional de anfibios con las demás ANP presentes en la cuenca.

6.1 Patrones de riqueza de especies

La distribución de las especies de anfibios en este estudio está determinada en gran parte por la precipitación media anual, la temperatura media anual y del trimestre más cálido y el más húmedo así como la elevación. Patrones de riqueza de anfibios en el Neártico se han correlacionado con la humedad relativa y precipitación (Duellman, 1999). Buckley y Jetz (2007) analizaron los factores ambientales que determinan la riqueza de anfibios global, siendo el balance entre temperatura y agua así como la disponibilidad de energía (productividad primaria) los predictores más importantes en el Neotrópico. Debido a que la magnitud de la riqueza de especies está fuertemente relacionada a la historia regional, es necesario considerarla junto a las variables ambientales como los factores que limitan la riqueza de anfibios (Baselga *et al.*, 2012).

El número de especies máximo dentro de la cuenca fue de 37. Dentro de las áreas con inventarios herpetofaunísticos como Sierra de Quila se mostró en este estudio un rango máximo de 15-22 especies en los bordes del ANP. Santiago *et al.* (2012) registraron un total de 23 especies de anfibios. Dentro de las regiones aledañas, en la RB Chamela-Cuixmala se han registrado 19 especies (García y Ceballos, 1994), mientras que en este estudio se predijo que podrían existir hasta 25 especies en esa región. Es necesario un mayor número de inventarios en la zona (Reyes-Velasco *et al.*, 2015), así como la recopilación de registros e inventarios completos para las ANP, principalmente en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, ZPFRFS El Jabalí y Parque Nacional Nevado de Colima.

Los puntos de mayor riqueza de especies dentro de la CRAA se localizaron cercanos a la costa y dentro de polígonos de vegetación conservada de SMSC, bosque mixto y bosque de encino en altitudes entre los 400-1200 m. Chávez-Ávila *et al.* (2015) encontraron puntos de riqueza cercanos a la costa. Sin embargo, difiere con los autores en que la mayor riqueza de anfibios fue encontrada entre los 2500-3000 m en Jalisco. Una gran franja de riqueza se localizó dentro de las faldas del volcán, en zonas que actualmente se encuentran transformadas en agricultura y pastizales.

6.2 Patrones de diversidad beta

Altitud

La gran variación altitudinal de la CRAA (0-5412 msnm) genera una alta diversidad beta entre los primeros pisos altitudinales a nivel de costa y las zonas de alta montaña. El cambio en composición de especies se correlaciona de acuerdo a las diferencias altitudinales, cuya tendencia es aumentar a medida que los pisos altitudinales se alejan en magnitud. Las comparaciones entre los 0 y los 800 m, y entre los 1600 y 2400 m mostraron que las composiciones de especies son más similares entre sí, siendo la diferencia del número de especies la principal contribución a esta magnitud.

Melo *et al.* (2009) reportan que para aves y mamíferos, la diferencia en altitud es el principal predictor de la diversidad beta. En escalas pequeñas (menos de 250

000 km²), la heterogeneidad topográfica y ambiental explican el alto recambio de especies y baja diferencia en riqueza de especies. En este estudio esa tendencia puede observarse para comunidades de anfibios, ya que el recambio de especies explica en mayor medida la correlación entre la disimilitud y la distancia entre rangos altitudinales.

A medida que la separación espacial incrementa, las condiciones ambientales cambian, lo cual implicaría que existieran especies con diferentes requerimientos fisiológicos. Asimismo, al existir más barreras ambientales, la disimilitud aumenta debido a las limitantes en la vagilidad de las especies (Nekola y White, 1999). Esto podría indicar que los hábitats costeros de baja altitud y los de alta montaña presentan menor colonización y existe una alta especialización. Sitios con diferentes altitudes albergan diferentes conjuntos de comunidades y esto podría reflejar la adaptación de las especies a condiciones ambientales particulares (Melo *et al.*, 2009).

Patrones similares han sido documentados anteriormente, Valdujo *et al.* (2013) reportaron una contribución altamente significativa de la altitud en los patrones de diversidad beta en anfibios del Cerrado en Brasil; Poynton *et al.* 2006 encontraron un incremento en el recambio de especies de anfibios a lo largo de un gradiente altitudinal en una región montana del África ecuatorial. Estudios similares han registrado estos cambios en composición en especies de aves (Jankowski *et al.*, 2009) y plantas (Vázquez y Givnish, 1998) en zonas tropicales, en los que existe un mayor recambio de especies en altitudes bajas.

Vegetación

En este estudio, hubo una gran disimilitud en composición de especies al comparar la vegetación halófila y los demás tipos de vegetación, principalmente por la diferencia de especies. Lo que sugiere que las especies que habitan este ambiente presentan adaptaciones particulares para alta salinidad y menor cobertura vegetal, características de este ambiente. Al analizar la SBC y SMSC con los demás tipos de vegetación, el recambio de especies fue el que explicó la mayor parte del total de disimilitud en composición de especies. Estudios florísticos de Vázquez y

Givnish (1998) encontraron un alto recambio de especies entre los ecotonos de SBC y bosque mesófilo.

Los tipos de vegetación mesófilo, mixto (pino-encino), encino y pino tuvieron una mayor similitud entre la composición de sus comunidades de anfibios, siendo principalmente debido al recambio de especies. En total, la contribución promedio del recambio de especies fue de 62.4%. Este resultado muestra el mosaico de vegetación distribuido en diferentes rangos altitudinales, cuyos ecotonos y disimilitud en composición refleja el cambio gradual en las características ambientales entre los tipos de vegetación caducifolios y templados.

Áreas Naturales Protegidas

El Parque Nacional Nevado de Colima es el área que más difirió en composición de especies respecto a las demás principalmente a su altitud y vegetación de bosque mixto de encino-pino y pradera de alta montaña. Esta ANP estaría albergando pocas especies pero que presentan características particulares a los ecosistemas de gran altitud. La ZPFF El Jabalí, RBS Manantlán y ZPFF Sierra de Quila presentaron similitud en sus composiciones de especies. Y son las que albergan al menos de 2-4 tipos de vegetación conservada, principalmente bosque mixto, pino, encino y mesófilo.

Sin embargo, dentro de la CRAA no existen ANPs federales o estatales que contengan mayor proporción de SBC, SMSC y vegetación halófila, las cuales complementarían en gran medida la diversidad regional de especies. A medida que las distribuciones de las especies se relacionan fuertemente con las condiciones ambientales, las reservas deben representar los diferentes tipos de hábitats y cada porción debe tener el suficiente tamaño para ser sostenible. Las partes que representan rutas de dispersión favorables deben ser especialmente preservadas como corredores biológicos (Legendre y Bocard, 2005).

Dentro de la CRAA, las ANP presentan gran proporción de vegetación secundaria y agricultura, principalmente en sus bordes. Una alta riqueza de anfibios se predijo en estas zonas que probablemente estén disminuyendo su calidad ambiental. De acuerdo con Laurence *et al.* (2012) las ANP tropicales están

experimentando una erosión de la biodiversidad debido a la fragmentación de hábitat, cacería y explotación forestal. Asimismo, estas áreas están relacionadas ecológicamente con los hábitats adyacentes, por lo que la degradación y pérdida de estos hábitats incrementaría la pérdida de especies dentro de estas regiones de protección.

Ochoa-Ochoa *et al.* (2009) analizaron que en México 73% de las especies endémicas y 26% de las micro-endémicas se encuentran representadas bajo alguna Iniciativa Social para la Conservación, las cuales incluyen todos los esfuerzos de la sociedad por conservar la biodiversidad y que pueden ser privadas o comunitarias. Éstas iniciativas están teniendo un rol crucial en la conservación de las especies. Sin embargo, para la CRAA no existe ninguna, lo cual puede deberse a la escala y resolución empleada, o que se encuentren fuera de registros oficiales. Estos vacíos en la conservación implican un mayor involucramiento de la población para mejorar los esfuerzos de la conservación biológica.

6.3 Implicaciones en la conservación: Sitios prioritarios para la conservación de especies de anfibios en la CRAA

Debido a su ubicación geográfica, compleja topografía y diversidad de tipos de vegetación, la CRAA y la región donde queda comprendida, representa una región prioritaria para la conservación de la diversidad de anfibios. Otros estudios consideran de importancia áreas comprendidas en esta región para herpetofauna (García, 2006), vegetación arbórea (Cué-Bär *et al.*, 2006; Martínez-Cruz e Ibarra-Manríquez, 2012) y carnívoros (Ramírez-Martínez *et al.*, 2014). El análisis de sitios prioritarios para la conservación de herpetofauna en Jalisco de Chávez-Ávila *et al.* (2015), mostraron 5 sitios de importancia dentro de la CRAA en el área de Jalisco.

Mediante el uso de SIG y MNE se identificaron los problemas en la conservación de anfibios que presenta la cuenca. Diversos estudios han demostrado la utilidad de los MNE y SIG para la identificación de vacíos y omisiones en los sistemas de áreas naturales protegidas (Rodrigues *et al.*, 2004, Urbina-Cardona y Loyola, 2008) así como las iniciativas sociales para la conservación

(Ochoa-Ochoa *et al.*, 2009). En este estudio, el análisis de diversidad beta a partir de MDE, permitió observar que es necesario complementar la protección de la riqueza de especies regional al considerar las zonas de vegetación halófila, SBC y SMSC, que son las que presentan mayor disimilitud con respecto a los tipos de vegetación templada, las cuales se encuentran más representadas en las ANP de la región.

El análisis de diversidad beta, riqueza, endemismo y riesgo, así como la selección de los polígonos de vegetación más conservada mostraron que la región suroeste de la CRAA, ubicada en Colima, es la que presenta condiciones relevantes para su conservación. Debido a que se encuentra entre la Reserva de la Biosfera Manantlán y la costa, es necesario plantear una estrategia de conservación que incluya un corredor biológico desde las zonas montañosas hacia la vegetación costera, presentándose en este caso a relativa cercanía. Así mismo, existe un área relativamente grande de SBC, ecosistema altamente amenazado, cuya protección es necesaria. En este sentido las estrategias de conservación podrían incorporar diferentes manejos desde las iniciativas sociales hasta ANP.

Esta ubicación geográfica implica la influencia de la humedad y temperatura procedentes del mar, lo cual brindaría condiciones ambientales particulares a esta región que no se encontrarían en ninguna de las ANP ubicadas dentro de la CRAA o aledañas a esta. El reciente descubrimiento de *Eleutherodactylus grunwaldi* en la parte Suroeste de la Sierra de Manantlán, da noción de la importancia de la región y la necesidad de mayores inventarios en la zona (Reyes-Velasco *et al.*, 2015). Así mismo, el borde externo de la CRAA, en la colindancia entre los municipios Manzanillo, Minatitlán y Coquimatlán, Colima, constituye una región de alta importancia para la conservación de anfibios, pues presenta gran número de endemismos y especies en riesgo, pero poca vegetación conservada.

Entre la SMSC, bosque de encino y mixto existe un mayor papel del recambio de especies entre comunidades por lo que podría presentarse la sustitución de especies conforme cambian los tipos de vegetación, además, de la diferencia de especies entre las zonas de altitudes bajas y las más altas. Debido a que la

vegetación halófila, SBC y SMSC, que son las que presentan mayor disimilitud con respecto a los tipos de vegetación templada sería conveniente considerar una mayor protección de estas áreas en un corredor que conectara estos remanentes de vegetación.

VII. CONCLUSIONES

La distribución de las especies de anfibios en la CRAA está determinada en gran parte por la precipitación media anual, la temperatura media anual y del trimestre más cálido y el más húmedo así como la altitud.

La mayor riqueza de especies se encontró entre los 400-1600 msnm. La disimilitud en composición total de las especies se correlacionó con las diferencias altitudinales, cuya tendencia es aumentar a medida que los pisos altitudinales se alejan en magnitud.

El recambio de especies explica en mayor medida la correlación entre la disimilitud y la distancia entre rangos altitudinales. Asimismo, tuvo mayor contribución entre la vegetación halófila, SBC y SMSC con respecto a la vegetación templada.

El PN Nevado de Colima fue el ANP que más difirió en composición y recambio de especies respecto a las otras zonas, mientras que a ZPFF El Jabalí, RBS Manantlán y ZPFF Sierra de Quila presentaron similitud en sus composiciones de especies.

El análisis de riqueza, endemismo y riesgo, así como la selección de los polígonos de vegetación conservada de SMSC, bosque de encino y bosque mixto cercanos a la costa y en altitudes medias (800-1800 msnm), mostraron que la zona Suroeste de la CRAA, en el estado de Colima, es la que presenta condiciones relevantes para su conservación. Además, presenta un mosaico de vegetación halófila y SBC cuya ubicación y conservación deberían ser consideradas para complementar en mayor medida la protección de la riqueza de especies regional.

Debido a su ubicación geográfica, compleja topografía y diversidad de tipos de vegetación, la CRAA representa una región prioritaria para la conservación de la diversidad de anfibios. La identificación de los patrones espaciales de riqueza, endemismo, diversidad β y su relación con los tipos de vegetación primaria en la CRAA permiten establecer mejores medidas de conservación para los anfibios en esta región.

VIII. LITERATURA CITADA

- Arriaga, L., V. Aguilar, J. Alcocer, R. Jiménez, E. Muñoz y Vázquez E. (2008). Regiones hidrológicas prioritarias. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Barton, P. S., Cunningham, S. A., Manning, A. D., Gibb, H., Lindenmayer, D. B. and Didham, R. K. (2013). The spatial scaling of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 22: 639–647.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143.
- Baselga, A., Gómez-Rodríguez, C., y Lobo, J. M. (2012). Historical legacies in world amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. *PLoS one*, 7(2), e32341.
- Blaustein, A. R., Han, B. A., Relyea, R. A., Johnson, P. T. J., Buck, J. C., Gervasi, S. S., y Kats, L. B. (2011). The complexity of amphibian population declines: understanding the role of cofactors in driving amphibian losses. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), 108–119.
- Bojórquez-Tapia, L. A., Azuara, I., Ezcurra, E., y Flores-Villela, O. (1995). Identifying conservation priorities in Mexico through geographic information systems and modeling. *Ecological Applications*, 215–231.
- Buckley, L. B., y Jetz, W. (2007). Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1614), 1167–1173.
- Calderón-Patrón, J. M., C. E. Moreno, R. Pineda-López, G. Sánchez-Rojas y I. Zuria. (2013). Vertebrate dissimilarity due to turnover and richness differences in a highly beta- diverse region: the role of spatial grain size, dispersal ability and distance. *PLoS one*, 8(12), e82905.

- Carvalho, J. C., Cardoso, P., y Gomes, P. (2012). Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 21(7), 760–771.
- Cayuela, L., Golicher, D. J., Newton, A. C., Kolb, M., Albuquerque, F. S., Arets, E. J. M. M., Alkemade, J. R. M., y Pérez, A. M. (2009). Species distribution modeling in the tropics: problems, potentialities, and the role of biological data for effective species conservation. *Tropical Conservation Science*, 2(3), 319–352.
- Caruso, N. M., Sears, M. W., Adams, D. C., y Lips, K. R. (2014). Widespread rapid reductions in body size of adult salamanders in response to climate change. *Global Change Biology*, 20(6), 1751–1759.
- Chávez-Ávila, S. M., Casas-Andreu, G., García-Aguayo, A., Cifuentes-Lemus, J.L. y, Cupul-Magaña, F.G. (2015). Anfibios y reptiles del Estado de Jalisco. Universidad de Guadalajara. 1ra ed. México. 101pp.
- CONABIO, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (2008). Capital Natural de México, vol. I: Conocimiento Actual de la Biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- CONANP, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (2014). Áreas Naturales Protegidas Federales de México, septiembre 2014, escala: 1:0. Edición: 1a. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Michoacán de Ocampo Morelia.
- Cué-Bär, E. M., Villaseñor, J. L., Morrone, J. J., Ibarra-Manríquez, G. (2006). Identifying priority areas for conservation in mexican tropical deciduous forest based on tree species. *Interciencia*, 31(10), 712-719.
- Cuervo-Robayo, A. P., Téllez-Valdés, O., Gómez-Albores, M. A., Venegas-Barrera, C. S., Manjarrez, J., y Martínez-Meyer, E. (2014). An update of high-resolution

monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology*, 34(7), 2427–2437.

Davic, R. D., y Welsh Jr, H. H. (2004). On the ecological roles of salamanders. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 405–434.

DeGarady, C. J., y Halbrook, R. S. (2006). Using anurans as bioindicators of PCB contaminated streams. *Journal of Herpetology*, 40(1):127-130.

Diario Oficial de la Federación. (2010). NOM-059-SEMARNAT-2010. Actualizada el 21 de diciembre de 2015.

Dirzo, R., y Raven, P. H. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28(1), 137–167.

Duellman, W. E. (1999). Patterns of distribution of amphibians: a global perspective. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 633pp.

Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., y Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, (17), 43–57.

Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudi, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. McC., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S. y Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129–151.

Ernst, R., y Rödel, M. O. (2005). Anthropogenically induced changes of predictability in tropical anuran assemblages. *Ecology*, 86(11), 3111–3118.

ESRI 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.

- Ferrier, S., y Guisan, A. (2006). Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*, 43(3), 393–404.
- Flores-Villela, O. (1993). Riqueza de los anfibios y reptiles. *Ciencias*, 33–43.
- Frost, D. R. (2016). Amphibian species of the world: an online reference. Version 6.0 (Consultado el 03 de marzo de 2016). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Frías-Álvarez, P., Zúñiga-Vega, J. J., y Flores-Villela, O. (2010). A general assessment of the conservation status and decline trends of Mexican amphibians. *Biodiversity and Conservation*, 19(13), 3699–3742.
- Gallardo-Cruz, J. A., Meave, J. A., González, E. J., Lebrija-Trejos, E. E., Romero-Romero, M. A., Pérez-García, E. A., Gallardo-Cruz, R., y Hernández-Stefanoni, C. M. (2012). Predicting tropical dry forest successional attributes from space: Is the key hidden in image texture? *PLoS one*, 7(2), e35506.
- García, A. y Ceballos, G. (1994). Guía de campo de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco, México. Fundación Ecológica de Cuixmala, A.C. Instituto de Biología, U.N.A.M
- García, A. (2006). Using ecological niche modelling to identify diversity hotspots for the herpetofauna of Pacific lowlands and adjacent interior valleys of Mexico. *Biological Conservation*, 130(1), 25–46.
- García, A., Ortega-Huerta, M. A., y Martínez-Meyer, E. (2013). Potential distributional changes and conservation priorities of endemic amphibians in western Mexico as a result of climate change. *Environmental Conservation*, 41(01), 1–12.
- García, A., Solano-Rodríguez, H., y Flores-Villela, O. (2007). Patterns of alpha, beta and gamma diversity of the herpetofauna in Mexico's Pacific lowlands and

- adjacent interior valleys. *Animal Biodiversity and Conservation*, 30(2), 169–177.
- Guisan, A., y Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8(9), 993–1009.
- Guisan, A., y Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147–186.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática - INEGI. (ed.). (2013). Conjunto de Datos Vectoriales de la Carta de Uso del Suelo y Vegetación, Escala 1:250,000 Serie V (Capa Unión).
- IUCN. (2015). The red list of threatened species. Version 2015.4. www.iucnredlist.org. Citado 16 de Marzo de 2016.
- Jankowski, J. E., Ciecka, A. L., Meyer, N. Y., y Rabenold, K. N. (2009). Beta diversity along environmental gradients: Implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. *Journal of Animal Ecology*, 78, 315–327.
- Jamieson, B. G. M. (2003). Reproductive biology and phylogeny of anura. 2da ed. Science Publishers, Inc., Enfield, NH, USA. Impreso en India.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427–2439.
- Legendre, P., Bocard, D., y Peres-Neto, P. R. (2005). Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75(4), 435–450.
- Lips, K. R. (1998). Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conservation Biology*, 12(1), 106–117.
- Martínez-Cruz, J., e Ibarra-Manríquez, G. (2012). Áreas prioritarias de conservación para la flora leñosa del estado de Colima, México. *Acta Botánica Mexicana*, 99, 31-53.

- Melo, A. S., Rangel, T. F. L., y Diniz-Filho, J. A. F. (2009). Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography*, 32(2), 226–236.
- Mittermeier, R. A., y Mittermeier, C. G. (1997). Megadiversity: Earth's biologically wealthiest nations. Agrupación Sierra Madre CEMEX.
- Montero, S. G., Santana, E., Rivera, Martínez, L. M., García, S., y Llamas, J. J. (2006). Collaborative governance for sustainable water resources management: the experience of the Inter-municipal Initiative for the Integrated Management of the Ayuquila River Basin, Mexico. *Environment and Urbanization*, 18(2), 297–313.
- Morrone, J. J. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76(2), 207-252.
- Narayani, B. (2008). Tool for Partial-ROC (Biodiversity Institute, Lawrence, KS), version 1.0.
- Nekola, J.C., y White, P.S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26(4), 867–878.
- Ochoa-Ochoa, L. M. y Flores-Villela, O. (2006). Áreas de Diversidad y Endemismo de la Herpetofauna Mexicana. *UNAM-CONABIO*, México. 211p
- Ochoa-Ochoa, L. M., Munguía, M., Lira-Noriega, A., Sánchez-Cordero, V., Flores-Villela, O., Navarro-Singüenza, A., y Rodríguez, P. (2014). Spatial scale and β -diversity of terrestrial vertebrates in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(3), 918-930.
- Ochoa-Ochoa, L., Urbina-Cardona, J. N., Vázquez, L. B., Flores-Villela, O., y Bezaury-Creel, J. (2009). The effects of governmental protected areas and social initiatives for land protection on the conservation of Mexican amphibians. *PLoS one*, 4(9), e6878.

- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. y Wagner, H. (2010). Vegan: community ecology package. R package version 1.17-3. Disponible en: <http://cran.r-project.org> (consultado 16 de marzo 2015).
- Ortega-Huerta, M. A., y Peterson, A. T. (2008). Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: a test of six presence-only methods. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79(1), 205– 216.
- Parra-Olea, G., Flores-Villela, O., y Mendoza-Almeralla, C. (2014). Biodiversidad de anfibios en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 460–466.
- Pawar, S., Koo, M. S., Kelley, C., Ahmed, M. F., Chaudhuri, S., y Sarkar, S. (2007). Conservation assessment and prioritization of areas in Northeast India: Priorities for amphibians and reptiles. *Biological Conservation*, 136(3), 346–361.
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., y Townsend Peterson, A. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34(1), 102-117.
- Peterson, A. T., Papeş, M., y Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213(1), 63–72.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., y Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190 (3), 231–259.
- Phillips, S. J., Avenue, P., y Park, F. (2004). A Maximum Entropy approach to species distribution modeling. En: *Proceedings of the 21 st International Conference on Machine Learning*, Banff, Canadá.
- Phillips, S. J., y Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent : new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2), 161–175.

- Pineda, E., y Halffter, G. (2004). Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation*, 117(5), 499–508.
- Pineda, E., y Lobo, J. M. (2009). Assessing the accuracy of species distribution models to predict amphibian species richness patterns. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 182–190.
- Poynton, J. C., Loader, S. P., Sherratt, E., y Clarke, B. T. (2006). Amphibian diversity in East African biodiversity hotspots: altitudinal and latitudinal patterns. En *Vertebrate Conservation and Biodiversity* (pp. 277-292). Springer Netherlands.
- R Development Core Team. (2009). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <http://www.r-project.org> (consultado el 16 de Marzo 2016).
- Ramírez-Martínez, M. M., Iñiguez-Dávalos, L. I., e, Ibarra-López, M. P. (2014). Carnívoros del Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Quila, Jalisco. *Therya*, 5(2), 437-448.
- Ranvestel, A. W., Lips, K. R., Pringle, C. M., Whiles, M. R., y 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.
- Reyes-Velasco, J., Ahumada-Carrillo, I., Burkhardt, T. R., y Devitt, T. J. (2015). Two new species of *Eleutherodactylus* (subgenus *Syrrhophus*) from western Mexico. *Zootaxa*, 3914(3), 301–317.
- Rodrigues, A. S., Andelman, S. J., Bakarr, M. I., Boitani, L., Brooks, T. M., Cowling, R. M.,... y Long, J. S. (2004). Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature*, 428(6983), 640-643.

- Rondinini, C., Wilson, K. A, Boitani, L., Grantham, H., y Possingham, H. P. (2006). Tradeoffs of different types of species occurrence data for use in systematic conservation planning. *Ecology Letters*, 9(10), 1136–45.
- Sánchez-Cordero, V., Cirelli, V., Munguía, M., y Sarkar, S. (2005). Place Prioritization for biodiversity representation using species ecological niche modeling. *Biodiversity Informatics*, 2, 11–23.
- Santiago, A. L., Domínguez, M., Rosas, V. C., y Rodríguez-Canseco, J.M. (2012). Anfibios y reptiles de las montañas de Jalisco: Sierra de Quila. Universidad de Guadalajara-CONABIO. Jalisco.
- Segurado, P., y Araújo, M. B. (2004). An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*, 31, 1555–1568.
- Serrano, J. M., Berlanga-Robles, C. A., y Ruiz-Luna, A. (2014). High amphibian diversity related to unexpected environmental values in a biogeographic transitional area in north-western Mexico. *Contributions to Zoology*, 83(2), 151–166.
- Stockwell, D. y Peters, D. (1999). The GARP modeling system: problems and solutions to automated. *International Journal of Geographical Information Science*; 13(2), 143–158.
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A, Young, B. E., Rodrigues, A. S., Fischman, D. L., y Waller, R. W. (2004). Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306 (5702), 1783–1786.
- Urbina-Cardona, J. N. (2008). Conservation of neotropical herpetofauna : research trends. *Tropical Conservation Science*, 1(4), 359–375.
- Urbina-Cardona, J. N., y Flores-Villela, O. (2010). Ecological-niche modeling and prioritization of conservation-area networks for Mexican herpetofauna. *Conservation Biology*, 24(4), 1031–1041.

- Urbina-Cardona, J. N., y Loyola, R. D. (2008). Applying niche-based models to predict endangered-hyid potential distributions: are neotropical protected areas effective enough? *Tropical Conservation Science*, 1(4), 417–445.
- U.S. Geological Survey. Consultado en 2014. <http://earthexplorer.usgs.gov/>
- Valdujo, P. H., Carnaval, A. C. y Graham, C. H. (2013). Environmental correlates of anuran beta diversity in the Brazilian Cerrado. *Ecography*, 36(6), 708-717.
- Vázquez, J. A., y Givnish, T. J. (1998). Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlan. *Journal of Ecology*, 86(6), 999–1020.
- Whiles, M. R., Lips, K. R., Pringle, C. M., Kilham, S. S., Rebecca, J., Brenes, R., Connelly, S., Colon-Gaud, J. C., Hunte-Brown, M., Alexander D. Huryn, Montgomery, C., y 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.
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30(3), 279-338.