

UNIVERSIDAD PERUANA CAYETANO HEREDIA

FACULTAD DE CIENCIAS Y FILOSOFÍA “ALBERTO CAZORLA TALLERÍ”



**“COMPARACIÓN DE LA RIQUEZA, ABUNDANCIA
RELATIVA Y DIVERSIDAD DE LA COMUNIDAD DE
ANFIBIOS ENTRE UN BOSQUE PRIMARIO Y BOSQUE
SECUNDARIO EN SELVA BAJA (MADRE DE DIOS,
PERÚ).”**

AUTOR

Bach. Luis Gonzalo Gómez Galdos

Tesis para optar por el Título Profesional de Licenciado en Biología

ASESOR

Dr. José Miguel Pérez Zúñiga

Lima – Perú

2021

INDICE

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

ABSTRACT

I.	INTRODUCCIÓN	3
II.	MARCO TEÓRICO	5
II.I.	IMPORTANCIA DE LOS ANFIBIOS.....	5
II.III.	BOSQUES PRIMARIOS Y BOSQUES SECUNDARIOS.....	9
II.IV.	PÉRDIDA DE DIVERSIDAD A NIVEL MUNDIAL	11
II.IV.I.	SITUACIÓN EN LA AMAZONÍA PERUANA	12
III.	HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	15
III.I.	HIPÓTESIS.....	15
III.II.	OBJETIVOS	15
III.II.I.	OBJETIVO GENERAL	15
III.II.II.	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	15
IV.	MATERIALES Y METODOS	16
IV.I.	ÁREA DE ESTUDIO.....	16
IV.II.	DISEÑO DE MUESTREO	20
IV.II.I	VARIABLES Y DATOS UTILIZADOS EN EL ESTUDIO.....	20
IV.II.II.	METODOLOGÍA DE MUESTREO	22
IV.II.III.	CAPTURA Y REGISTRO DE DATOS DE ANFIBIOS.....	25
IV.II.IV.	MEDICIÓN DE VARIABLES DEL HÁBITAT.....	26
IV.III.	ANÁLISIS DE DATOS	28
V.	RESULTADOS	35
V.I.	PRUEBAS DE NORMALIDAD Y HOMOGENEIDAD DE VARIANZAS.....	35
V.II.	TEMPERATURAS AMBIENTALES Y HUMEDAD RELATIVA DEL BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO.....	36
V.III.	TEMPERATURA DE SUELO EN LOS BOSQUES	37
V.IV.	ESCALADO MULTIDIMENSIONAL NO MÉTRICO PARA LOS FACTORES DEL HÁBITAT REGISTRADOS EN BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO.....	38
V.V.	COMPARACIÓN DE LOS FACTORES DEL HÁBITAT ENTRE LOS BOSQUES.....	39
V.VI.	RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE LA COMUNIDAD DE ANFIBIOS.....	40
V.VII.	HORARIO DE ACTIVIDAD.....	42
V.VIII.	MICROHÁBITATS UTILIZADOS POR LOS ANFIBIOS	43

V.IX. CURVAS DE ACUMULACIÓN DE ESPECIES	44
V.X. ANÁLISIS DE COBERTURA DE LA MUESTRA	46
V.XI. ÍNDICES DE DIVERSIDAD Y SIMILITUD	48
V.XII. ESCALADO MULTIDIMENSIONAL NO MÉTRICO PARA LA COMUNIDAD DE ANFIBIOS EN BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO	50
V.XIII. ANÁLISIS DE LA CONTRIBUCIÓN DE CADA ESPECIE A LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS COMUNIDADES DE ANFIBIOS	51
VI. DISCUSIÓN	53
VI.I. COMPARACIÓN DE LA ESTRUCTURA DEL BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO.....	53
VI.II. COMPARACIÓN DE LA COMUNIDAD DE ANFIBIOS EN EL BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO.....	56
VI.III. RELACIÓN ENTRE LA COMUNIDAD DE ANFIBIOS Y EL ESTADO DE CONSERVACIÓN DEL BOSQUE SECUNDARIO	62
VII. CONCLUSIONES.....	67
VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	68
IX. ANEXOS.....	87

RESUMEN

Los anfibios conforman uno de los grupos de vertebrados más diversos en la región Amazónica y cumplen roles cruciales en la funcionalidad del ecosistema. Asimismo, estas especies se ven afectadas principalmente por la pérdida y deterioro de los bosques en esta región, generando una disminución de la diversidad y un aumento de la cobertura de bosques en regeneración. Debido a esto, el manejo de los bosques secundarios representa una alternativa para la conservación de la biodiversidad, siendo potenciales reservorios para diversas especies que son desplazadas y amenazadas por distintos factores. En este estudio, realizado en el 2019, se compararon las comunidades de anfibios presentes en un bosque primario y secundario en selva baja amazónica, ubicada en la región de Madre de Dios, a fin de identificar los factores que podrían influenciar en la presencia o ausencia de las especies de anfibios en un bosque secundario, el cual había sufrido eventos de tala selectiva. Se emplearon transectos para el muestreo de anfibios, además de registrar las principales variables que describen las características abióticas y bióticas de los hábitats. Se realizaron 60 transectos en cada bosque, registrando un total de 150 individuos pertenecientes a 22 especies. Al comparar los bosques se encontraron diferencias estructurales en relación a la temperatura ambiental, humedad relativa, abundancia de árboles y cobertura del dosel. A pesar de esto, el análisis comparativo de las comunidades de anfibios demostró que estas fueron similares en abundancia relativa, riqueza y diversidad de especies; sin embargo, se encontraron diferencias al analizar a las especies del género *Pristimantis*, las cuales tuvieron la mayor representatividad en el muestreo (120 individuos) y podrían haberse favorecido por la mayor humedad relativa del bosque primario. Los resultados obtenidos demuestran que los bosques secundarios pueden sustentar una comunidad de anfibios similar a la de un bosque primario, a pesar de las diferencias en su estructura biótica y abiótica. Estas diferencias entre los bosques podrían no verse reflejadas a nivel de la comunidad de anfibios, pero sí podrían ser influyentes sobre algunos de sus componentes, en este caso para especies del género *Pristimantis*. El presente estudio porta evidencia sobre el potencial de los bosques secundarios para la conservación de anfibios en el Perú y la necesidad de identificar aquellos factores que favorecen o limitan su biodiversidad.

Palabras clave: Bosque primario, Bosque secundario, Anfibios, Regeneración del bosque, Bosque amazónico

ABSTRACT

Amphibians are one of the most diverse groups of vertebrates in the Amazon region and have crucial roles in the functionality of the ecosystem. Likewise, these species are mainly affected by the loss or deterioration of the forests in the region, generating a decrease in diversity and an increase in the coverage of regenerating forests. Due to this, the management of secondary forests represents an alternative for the conservation of species biodiversity, as these are potential reservoirs for various species that are displaced and threatened by different factors. In this study, carried out in 2019, we compared the amphibian communities present in a primary and secondary forest in the Amazon lowland forest, located in the Madre de Dios region, in order to identify the factors that could influence the presence or absence of amphibian species in a secondary forest, which had suffered selective logging events. Transects were used to sample amphibians, in addition to recording the main variables that described the abiotic and biotic characteristics of the habitats. 60 transects were sampled in each forest, registering a total of 150 individuals belonging to 22 species. Likewise, when comparing the forests, structural differences were found in relation to environmental temperature, relative humidity, abundance of trees and canopy cover. Despite this, comparative analysis showed that amphibian communities were similar across forests in relative abundance, richness, and species diversity. However, differences were found when analyzing the species of the genus *Pristimantis*, which had the highest representativeness in the sampling (120 individuals) and could have favored a higher relative humidity in the primary forest. The results obtained show that secondary forests can support a community of amphibians similar to that of a primary forest, despite the differences in their biotic and abiotic structure. These differences between forests may not be reflected at the amphibian community level, but could be influential on some of its components, particularly for the species of the genus *Pristimantis*. This study provides evidence on the potential of secondary forests for amphibian conservation in Peru and the need to identify those factors that favor or limit their biodiversity.

Key words: Primary forest, Secondary forest, Amphibians, Forest regeneration, Amazon forest

I. INTRODUCCIÓN

Los anfibios representan uno de los clados de vertebrados más diversos en ecosistemas tropicales (Cortés et al., 2015), sin embargo también resultan ser uno de los más amenazados (Stuart et al., 2004). A nivel mundial, el 63% de las especies de anfibios se ven impactadas por la degradación o pérdida de sus hábitats, en muchos casos generada directa o indirectamente por actividades humanas, y el 87% de las mismas se enfrentan a la extinción (Chanson et al., 2008).

Los anfibios son parte esencial del ecosistema que ocupan y generalmente son identificados como especies indicadoras del estado de conservación del mismo (Holt y Miller, 2010). Estos vertebrados se relacionan estrechamente con diferentes microhábitats, tanto acuáticos como terrestres, a lo largo de sus etapas de desarrollo (Cushman, 2006), actúan como controladores biológicos (Whiles et al., 2006) y mantienen la estabilidad de la productividad primaria y de las redes tróficas (Beard et al., 2002). Es importante considerar que la pérdida de biodiversidad de anfibios es generalmente acompañada por una pérdida de diversidad funcional, lo cual puede tener consecuencias perjudiciales en los procesos naturales dentro de un ecosistema (Catenazzi, 2015).

Los ecosistemas de bosques son unos de los más valiosos del mundo, albergando una gran diversidad de especies y contribuyendo a diferentes servicios naturales a nivel regional y global (Martinez et al., 2018). De igual manera, estos ecosistemas resultan ser uno de los más amenazados por la actividad humana, ocasionando cambios en el uso de suelo y una disminución de la cobertura de bosque a medida que estas actividades se intensifican (Verweij et al., 2009).

En la Amazonía, donde se concentra una gran proporción del total de bosques globales, la pérdida de estas áreas naturales generan impactos en diferentes escalas (Werth y Avissar, 2002; Verweij et al., 2009). La deforestación y creciente fragmentación de los bosques genera el aumento de emisiones de carbono, la pérdida de la diversidad y la reducción de diversos servicios ecosistémicos (Montibeller et al., 2020). Asimismo, otra de las consecuencias resaltantes es la desaparición progresiva de los bosques primarios los cuales son reemplazados por bosques secundarios (Aide y Grau, 2004).

Los bosques primarios representan zonas de crecimiento natural que mantienen gran parte de su vegetación original y han sufrido un mínimo o nulo impacto humano. Estas zonas albergan una alta biodiversidad (Gibson et al., 2011) y contribuyen a la mitigación del cambio climático, actuando como reservorios de carbono (Mackey et al., 2020). La degradación de los bosques ha generado que aumente la cobertura de bosques secundarios, los cuales son zonas en regeneración cuya vegetación original se ha visto afectada por eventos de perturbación significativos. Se considera que este tipo de bosque tienen el potencial para mitigar las consecuencias de la pérdida de bosques primarios (Wright y Muller-Landau, 2006).

Se ha observado como los bosques primarios logran albergar una mayor diversidad de anfibios en comparación con los bosques secundarios (Gardner et al., 2007). Sin embargo, habiendo transcurrido una cierta cantidad de tiempo, los bosques secundarios pueden llegar a desarrollar parámetros óptimos, en ciertos casos relacionados a densidad de árboles, cobertura de dosel y altura de hojarasca (Cortes-Gómez et al., 2013), que les permiten actuar como buenos refugios para una variedad de especies, llegando a ser incluso comparables a los bosques primarios (Dunn, 2004). Debido a esto, se entiende que el proceso de regeneración de un bosque es complejo e implica distintas etapas de regeneración de la comunidad vegetal y animal (Thompson y Donnelly, 2018).

En el Perú, la minería ilegal y otras actividades humanas han causado la disminución de la cobertura de bosque amazónico (Barrantes y Glave, 2014). Particularmente en las cuencas amazónicas, el problema de la tala y la destrucción de hábitats representa una gran amenaza para la diversidad de especies (Jarvis et al., 2015; Catenazzi y Von May, 2013). Si bien se han realizado algunos estudios sobre la importancia de los bosques secundarios en el Perú (De Jong et al., 2001; Von May et al., 2010; Whitworth et al., 2016), estos aún son escasos y la complejidad del tema requiere un constante aprendizaje sobre los factores que son relevantes en relación a la regeneración de los bosques y las especies presentes, sobre todo para las pertenecientes a la clase Amphibia.

Esta investigación compara las comunidades de anfibios (abundancia, riqueza y diversidad de especies) de un bosque primario y un bosque secundario en la selva baja peruana. Se evaluará un bosque primario, con mínima perturbación humana, y un bosque secundario, el cual sufrió diferentes perturbaciones, principalmente por extracción selectiva de madera. Se espera que el estudio contribuya a entender el valor de un bosque

secundario amazónico para una comunidad de anfibios y permita identificar los factores que podrían influenciar la dinámica de estas especies dentro de este tipo de bosque. Asimismo, se espera proveer información sobre potenciales acciones de conservación de esta taxa en la Amazonía.

II. MARCO TEÓRICO

II.I. IMPORTANCIA DE LOS ANFIBIOS

Los anfibios comprenden especies pertenecientes a tres órdenes: Gymnophiona, Caudata y Anura, siendo esta última la más grande. Se encuentran presentes en casi todos los continentes (Pough et al. 2004) y son uno de los taxa más diversos de vertebrados en los ecosistemas tropicales, particularmente en la región amazónica (Cortés et al., 2015). La diversidad de especies en esta región es atribuida a eventos evolutivos históricos generados por el levantamiento de los Andes, así como por las características topográficas, climáticas y de vegetación (Duellman, 1999; Wiens et al., 2011).

Estas especies ocupan diversos nichos y son clave para la funcionalidad de los ecosistemas ya que contribuyen a una variedad de procesos, tales como el ciclo de nutrientes, la bioturbación, la polinización, la dispersa de semillas y el flujo energético (Cortés et al., 2015). Asimismo, representan una parte importante de la biomasa en un hábitat, de esta manera influyen en el flujo de materia y energía en la comunidad (Beard et al., 2002). Esto ha sido documentado para anfibios en diferentes etapas de desarrollo. En anuros se ha observado cómo la desaparición de renacuajos en fuentes de agua lénticas altera la productividad primaria y las redes tróficas en diferentes cuerpos de agua (Whiles et al., 2006). Por otro lado, anuros adultos actúan como controladores biológicos de diversos invertebrados y son presa de animales más grandes manteniendo la estabilidad en los ecosistemas (Bernardi, 1999; Pearman 1997; Beard et al., 2002; West, 2018).

Los anfibios poseen una piel permeable, importante para el intercambio de gases y osmoregulación, por la cual son particularmente sensibles a alteraciones de las fuentes hídricas o a la humedad del ambiente. Estos animales ectotermos también tienen una alta dependencia a los hábitats acuáticos y terrestres, al desempeñar roles importantes para su reproducción, forrajeo y dispersión (Gerlanc y Kaufman 2005; Duellman y Trueb 1986).

La conexión con su hábitat sugiere que las perturbaciones y cambios generados por distintas razones en estos ambientes pueden verse reflejadas en la presencia o ausencia de los anfibios.

La pérdida de hábitats es una de las principales causas de la reducción de anfibios a nivel global, afectando a un 63% de especies, muchas de estas encontrándose amenazadas (Chanson et al., 2008). El crecimiento exponencial de la población humana y la demanda de producción de alimento aumenta el cambio de uso de tierras afectando una variedad de hábitats ocupados por estas especies. Esto ocurre sobretodo en regiones tropicales y subtropicales (Gallant et al., 2007), donde la riqueza y endemismo de anfibios es alto.

Si bien la pérdida de diversidad en anfibios esta relacionada también a otras causas, tales como la contaminación del hábitat, el tráfico ilegal y la pandemia de enfermedades (Grant et al., 2016), los anfibios se ven afectados particularmente por la desaparición de hábitats debido a que dependen altamente de éstos durante su ciclo de vida (Cushman, 2006). La mayoría de especies de anfibios pasan gran parte de su vida entre uno o dos ambientes, acuáticos y terrestres. Dentro de este contexto, las larvas acuáticas son las que presentan la tasa de pérdida de población más alta debido a su vulnerabilidad frente a contaminantes en el agua o depredación (Becker et al., 2007). Por otro lado, la perturbación de sitios de copulación como cuerpos de agua obliga a sus individuos a desplazarse y puede disminuir en el porcentaje de ocupación de los anfibios en la zona (Vos y Chardon, 1998). Adicionalmente, la interrupción de la reproducción genera la reducción del tamaño poblacional de las especies (Becker et al., 2007).

Algunos estudios han determinado que el efecto de la sucesión en los bosques puede afectar principalmente el número de especies de anfibios presentes e interferir con su reproducción (Reichert, 2004; Oliveira, 2002; Gardner, 2007). La riqueza de especies, aún más que la abundancia relativa, es un factor que varía al evaluar la diferencia entre los bosques primarios y secundarios (Reichert, 2004; Cushman, 2006). Asimismo, se resalta la importancia del tiempo de restauración que transcurre en un bosque secundario, en ausencia de posteriores impactos, para recobrar la estabilidad de la comunidad.

Los anfibios representan un interesante grupo de estudio para analizar los efectos de la alteración o pérdida de hábitats por perturbaciones humanas (Hopkins, 2007). El realizar una comparación de las comunidades de anfibios presentes en bosques con diferente nivel

de perturbación sufrida permite generar conocimiento sobre las interacciones en un ecosistema y cómo múltiples factores puede determinar la presencia o ausencia de ciertas especies. De esta manera, al conocer y entender las variables que determinan la presencia de los anfibios en un ecosistema, se pueden desarrollar mejores planes de conservación, de manejo y recuperación de hábitats.

II.II. LOS BOSQUES AMAZÓNICOS

La Amazonía es uno de los ecosistemas más importantes del mundo, activamente proporcionando diferentes servicios ecosistémicos a la región y al planeta (Lenton et al., 2008). Este bioma alberga una de las reservas de agua dulce más grande del mundo, el río Amazonas, el cual posee un rol crucial en la circulación del agua tanto regional como continental (Neill et al., 2006; Espinoza et al., 2009). Del mismo modo, los bosques en esta región representan una gran reserva de carbono, lo cual compensa parcialmente la emisión de gases de efecto invernadero (Saatchi et al., 2011).

La Amazonía también representa uno de los ecosistemas más relevantes para el planeta, generando un 10% de la producción primaria total del planeta (Verweij et al., 2009). Asimismo, la Amazonía comprende el 40% de los ecosistemas de bosques tropicales restantes del planeta, siendo importantes por su rol en el balance de los ciclos de carbono (Aragão et al., 2014) y por albergar la mayor cantidad de especies animales que cualquier otro ecosistema (Adler, 2013). Debido al grado de complejidad y la extensión de la región, muchas de las especies y sus roles en el ecosistema se encuentran aún sin descubrir o con información escasa (Ramos da Silva y Werth, 2008).

La dinámica en los bosques amazónicos se ve alterada, tanto por acciones directas como indirectas, relacionadas a la pérdida de cobertura de bosque (Thompson et al., 2013; da Cruz et al., 2021). La deforestación genera cambios en el balance hídrico del ecosistema, aumento de superficie del albedo, reducción de transpiración y captura del CO₂, entre otros gases (Potter et al., 2001; Bonan, 2008). Estos cambios también afectan a la dinámica de las especies, muchas de ellas endémicas, las cuales se ven impactadas y responden de diferentes maneras frente a perturbaciones sufridas (Laurance et al., 2000).

En el ecosistema de bosques amazónicos se encuentran presentes una gran variedad de especies de plantas, las cuales son importantes para mantener la dinámica local y su funcionalidad (Davidson et al., 2012). Sin embargo, la pérdida de cobertura vegetal en

esta región es ocasionada en gran medida actividades antropogénicas, como la expansión agrícola y pecuaria, la extracción insostenible de madera y expansión de poblaciones humanas (Verweij et al., 2009, Laurance, 2013). La tasa de deforestación se logró reducir parcialmente en la primera década de este siglo, siendo Brasil uno de los países que demostraron un mayor avance en este aspecto al lograr contralar la pérdida de bosques en un 56% hasta el 2009 (Assunção et al., 2012). Sin embargo, el mantener estos resultados depende de múltiples factores, algunos de estos relacionados a la coyuntura políticas del país (Soares-Filho et al., 2014). De manera general, la reducción del porcentaje de deforestación requiere la acción de todos los países presentes en la región amazónica (Hansen et al., 2013).

Algunos estudios asocian la pérdida de cobertura de bosques por actividad humana con un aumento de los incendios forestales, cambios locales de temperatura y humedad (Ramos da Silva y Werth, 2008), cambios en intensidad y duración de estaciones (Sampaio et al., 2007; Boers et al., 2017; Khanna et al., 2017), entre otros. La extensión de las consecuencias de la pérdida de cobertura vegetal no solo se limitan a la región sino que tienen repercusiones a escala global, generando cambios en el ciclo de carbón, cambios de estaciones y alteraciones climáticas (Werth y Avissar, 2002; Davidson et al., 2012).

Del mismo modo, se debe considerar que el aumento de deforestación y sus impactos en la dinámica de los bosques tropicales amazónicos se asocian a factores económicos y antropogénicos (Ometto et al., 2014). Existe una alta demanda y beneficio económico relacionado con los productos agrícolas y ganaderos, lo cual lleva a que hectáreas de bosque sean destinadas a estas actividades (Lambin, 2011; Marengo, 2018). Estas mismas, en algunos casos, resultan no ser sustentables biológica y económicamente, sobre todo por el mal manejo de recursos y la poca diversificación económica basada en la diversidad de productos endémicos de la región (Nobre et al., 2016). El impacto en la Amazonía ocasionado por estas prácticas amenaza la estabilidad de sus bosques y los acerca cada vez más hacia posibles "tipping points (puntos de inflexión)", después de los cuales sería irreversible el daño causado al ecosistema (Davidson, 2012; Nobre et al., 2016).

II.III. BOSQUES PRIMARIOS Y BOSQUES SECUNDARIOS

En la selva tropical amazónica, la pérdida de bosques representa una amenaza para la biodiversidad (Wright y Muller-Landau, 2006). Se estima que desde 1990 se han perdido por deforestación 420 millones de hectareas y el área de bosques regenerados de manera natural ha disminuido (FAO, 2020). La extensión de bosques secundarios ha ido en aumento como consecuencia de este problema (Aide y Grau, 2004). Según las predicciones planteadas por Wright y Muller-Landau (2006), los bosques secundarios proporcionarán un hábitat óptimo para diversas especies y podrían constituir refugio para especies con parches de distribución limitados. Si bien preservar los bosques primarios restantes es fundamental para la conservación, se debe reconocer el valor potencial de los bosques secundarios para albergar especies (Gardner et al., 2007).

Los bosques secundarios, o de sucesión, pueden ser definidos como "bosques regenerándose principalmente por procesos naturales luego de una perturbación humana y/o natural significativa de la vegetación de bosque original..." (Chokkalingam y de Jong, 2001). Por otro lado, los bosques primarios se definen como "bosques de especies nativas regenerados naturalmente, donde no hay indicadores claros de actividades humanas y los procesos ecológicos no se encuentran significativamente perturbados" (FAO, 2020). Si bien la comparación entre estos bosques es compleja y depende de las variables evaluadas, generalmente el bosque primario se diferencia de uno secundario en su comunidad y composición de especies (Barlow et al., 2007).

Dependiendo del tipo de vegetación presente en cada área las condiciones pueden variar pero la presencia de una mayor cantidad de especies vegetales en bosques primarios aumenta la presencia de fauna, lo cual es importante para mantener la estructura del ecosistema (Kormos et al., 2018). Adicionalmente, la vegetación contribuye a regular los ciclos de agua (tasas de evaporación, disponibilidad de agua en el suelo, etc.), la capacidad de almacenamiento de carbono del bosque y las características de microclimas (cantidad de luz que llega al suelo, cantidad de materia orgánica, etc.) (Thompson et al., 2009; Kormos et al., 2018).

La variación en la cobertura de bosques causada por un cambio antropogénico en el uso de suelo o por diferentes perturbaciones llevan, en muchos casos, a un aumento de la cobertura de pastizales, beneficiosos para la agricultura y ganadería (Pedrinho et al.,

2018). Este cambio de paisaje de bosque a pastizal implica comúnmente el avance de la tala, seguido por la quema de la vegetación restante y el cultivo de pasto (Navarrete et al., 2015). Adicionalmente, la variación en el uso de suelo altera sus propiedades físicas y bioquímicas, afectando la productividad del ecosistema (Bonilla et al., 2017; Rodrigues et al., 2012).

Generalmente la biodiversidad y composición vegetal en los bosques secundarios se encuentra limitada en comparación de los bosques primarios (Gibson et al., 2011). Sin embargo, la adaptación de especies a nuevos hábitats como los bosques secundarios, está relacionada a muchos factores complejos y la interacción de estos, tanto espacial como temporal (Chazdon et al., 2009). Por esta razón, diversas variables deben tomarse en cuenta al momento de realizar comparaciones entre los dos tipos de bosques.

Se han observado casos en donde la riqueza de especies en bosque secundarios puede llegar a restaurarse a un nivel similar al de bosques primarios (Dunn, 2004). Dunn (2004) analizó estudios realizados en bosque tropicales de distintos países donde, en un periodo entre 20 y 40 años después de haber ocurrido algún impacto, la riqueza de especies de aves y hormigas en bosque secundario igualó a la riqueza de un bosque primario. Estos resultados han sido apoyados por otros autores, quienes han encontrado resultados similares (Peña-Claros, 2003; Borges, 2007; Herrera y Brokaw, 2010). En contraste, otros estudios han determinado diferencias significativas en la riqueza y composición de especies entre estos dos tipos de bosques (Scott et al., 2006). Debido a las múltiples variaciones en los planteamientos de estos estudios, se necesita compilar y analizar mayor información en diferentes zonas y con diferentes taxas para poder comprender el valor de bosques secundarios para albergar especies (Bowen et al., 2007).

Se espera que el valor de los bosques secundarios aumente con el tiempo, ya que cada vez más especies se encuentran desplazadas de sus hábitats y la cobertura de bosques antiguos intactos continúa disminuyendo (Chazdon et al., 2009). En la selva central amazónica, en Brasil, se registró (hasta el año 2014) que los bosques secundarios cubren un 72% de espacio de bosques perdido por diferentes razones (Wang et al., 2020). En el estudio realizado por Wang et al. 2020, se sugiere que los bosques secundarios no solo actúan como buenos reservorios de carbono y refugio para diversas especies sino que

también en gran escala logran amortiguar la presión de deforestación sobre los bosques primarios.

II.IV. PÉRDIDA DE DIVERSIDAD A NIVEL MUNDIAL

La pérdida de biodiversidad es una problemática a nivel mundial. En 2019, se presentó el informe de la Plataforma Intergubernamental de Ciencia y Política sobre Biodiversidad y Servicios Ecosistémicos (IPBES) en el cual se detallaba el estado de la biodiversidad en el planeta y sus principales amenazas. Según el informe, de un total de 8 millones de especies de animales y plantas, 1 millón se encuentran en peligro de extinción, número que no tiene precedentes en la historia de la humanidad. Asimismo, un aproximado de 680 especies de vertebrados han sido llevadas a la extinción, principalmente por acciones antropogénicas. Particularmente en las Américas, un cuarto de las 14,000 especies registradas por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) se encuentran calificadas como en riesgo de extinción (IPBES, 2019).

Dentro del reporte de la IPBES en 2019 se detalla principalmente cinco causas directas que amenazan la biodiversidad: (1) cambios en el uso de la tierra y el mar, (2) explotación directa de organismos, (3) cambio climático, (4) contaminación y (5) especies exóticas invasoras. En cuanto al cambio de uso de suelos, en la zona tropical global se ha perdido un aproximado de 32 millones de hectáreas de bosque primario o en recuperación entre 2010 y 2015. Específicamente para Sudamérica, desde 1990 ha ocurrido una pérdida constante de cobertura de bosques.

La desaparición o disminución de especies ocurre en varios taxones y por diferentes razones, lo cual hace difícil mantener un registro concreto en relación a esta problemática (Stork, 2010). Diversos modelos de predicciones han analizado la tendencia de las especies a la extinción en los siguientes años y, si bien cada uno analiza patrones diferentes, se tiene un consenso del aumento en el número de especies extintas (Pimm et al., 2014). En el caso de los anfibios, Sudamérica alberga la mayor riqueza de especies del continente (72%) y se reconoce que estos se encuentran entre los vertebrados más amenazados por las perturbaciones en la región (IPBES, 2019).

II.IV.I. SITUACIÓN EN LA AMAZONÍA PERUANA

En el caso del Perú, la riqueza de anfibios está estimada en aproximadamente 600 especies (Frost, 2015); sin embargo cada año se siguen describiendo nuevas especies para nuestro país y en la actualidad se cuenta con estimados que indican que esta riqueza es mayor (José Pérez comunicación personal). Estos altos estimados de riqueza son uno de los mayores a nivel mundial por país. Asimismo, se ha identificado que aproximadamente el 20% de especies se encuentran amenazadas, incluso al punto de la extinción (Catenazzi y Von May, 2018).

Catenazzi y Von May (2014) evaluaron el estado de conservación de los anfibios en Perú e identificaron sus principales amenazas. Una de estas es la modificación y fragmentación de hábitats en la cuenca amazónica y al este de los Andes, con una alta presión de tala hacia los bosques debido a actividades de agricultura y ganadería. Asimismo, la contaminación ambiental, principalmente de las fuentes de agua debido a la minería y extracción de petróleo, y el cambio climático, el cual afecta la temporalidad del clima y los eventos de precipitación, también son identificados como impactos significativos para las especies de anfibios.

En el Perú, las áreas intervenidas por diferentes impactos, dentro de las cuales se incluyen los bosques amazónicos, ya representan un 9.26% de la superficie nacional (MINAM, 2019). Las causas de la pérdida o modificación de hábitats dentro del territorio peruano son variadas, pero sobre todo en las cuencas amazónicas se resaltan las actividades de tala y extracción de madera como motor de la pérdida de hábitats (Jarvis et al., 2015; Catenazzi y Von May, 2013).

La minería ilegal en la región amazónica también es una actividad promotora de la tala ilegal y de la fragmentación de los bosques (Barrantes y Glave, 2014; Alarcón et al., 2016). Desde 1985 al 2017, se registraron un total de 95,751 ha de bosques pérdidas a causa de actividades mineras en el sureste de la amazonía peruana, encontrándose la mayoría de casos entre los años 2010-2017 (Caballero et al., 2018). Adicionalmente, la actividad minera acarrea otros problemas ambientales, tales como la remoción de suelo, la contaminación de aire y agua por metales pesados como el mercurio, cuyo efecto negativo en la salud humana ha sido muy documentado (World Health Organization, 1989; Veiga et al., 2006).

La región de Madre de Dios alberga parte de la selva baja amazónica peruana y es considerada una zona con alta diversidad de especies, siendo proclamada incluso por ley peruana como "Capital de la Biodiversidad" (Ley No. 263311). En absoluta contradicción, Madre de Dios es una de las regiones con mayor extracción de madera, siendo las otras Loreto y Ucayali (Global Witness reporte 2018). Según el reporte de Global Witness en 2018, el 60% de la madera registrada por OSINFOR en estas regiones tiene origen ilegal.

En esta región, el uso de áreas de bosque se encuentran regido mayormente por intereses privados, muchos de los cuales son cambiantes y están orientados a generar ganancias (Kirkby et al., 2010). La protección de áreas de bosque resulta complicada debido a la poca regulación gubernamental e inmigración de personas de otras regiones del país (Scullion et al., 2014). A pesar de esto, la creación de áreas protegidas y concesiones destinadas a la conservación de bosques han podido identificarse como estrategias para preservar la biodiversidad y la funcionalidad de los bosques amazónicos (Naughton, 2004; Vuohelainen et al., 2012).

Los esfuerzos para conservar la biodiversidad en esta región se concentran en áreas naturales protegidas; sin embargo otras áreas no oficialmente reconocidas pueden representar un foco de diversidad y disponibilidad de hábitats igual de importante (Leite Pitman et al., 2003; Figueroa y Stucchi, 2010). En el informe del estado de conservación de anfibios para el Libro Rojo de Perú 2018, por Catenazzi y Von May, se resalta la importancia de preservar hábitats y crear nuevas áreas protegidas para mejorar la efectividad de las acciones de conservación para las especies de anfibios. Por esta razón, es importante que áreas naturales protegidas por el estado y áreas de conservación privadas, tanto regionales como locales, sean establecidas y apoyadas para promover la preservación de la diversidad de anfibios, sobre todo en el caso de las especies endémicas o de las cuales aun no se tiene información suficiente.

El objetivo principal de este estudio fue realizar una evaluación y comparación de las comunidades de anfibios de un bosque primario y secundario, presentes en la selva baja peruana en la región de Madre de Dios. De esta manera se esperaba determinar cómo las comunidades de anfibios se diferenciaban entre los bosques, lo cual brindaría información sobre su relación con los bosques secundarios y los factores que favorecen la presencia o ausencia de diversas especies de anfibios estas zonas.

Debido a que el grado de perturbación sufrida por los bosques tiende a ser un factor determinante en la diversidad de especies se esperaba que el bosque primario mostrará una mayor diversidad de anfibios en comparación con el bosque secundario. Adicionalmente, se esperó que las diferencias entre la comunidad de anfibios se vieran determinadas principalmente por la temperatura ambiental y la cobertura del dosel. Este estudio contribuirá a comprender mejor el valor de los bosques secundarios para las comunidades de anfibios en la Amazonía, además de proveer información que mejore el desarrollo de planes de conservación par especies de anfibios en bosques amazónicos.

III. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

III.I. HIPÓTESIS

El bosque primario presentará una mayor riqueza, abundancia relativa y diversidad de especies de anfibios que en el bosque secundario.

Las diferencias en la comunidad de anfibios entre los bosques evaluados son explicadas parcialmente por las diferencias en temperatura ambiental y cobertura de dosel.

III.II. OBJETIVOS

III.II.I. OBJETIVO GENERAL

Comparar la riqueza, abundancia relativa y diversidad de especies de anfibios entre un bosque primario y secundario en el distrito de Las Piedras (Madre de Dios, Perú).

III.II.II. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar y comparar las características del hábitat (bióticas y abióticas) entre bosque primario y secundario.
- Determinar la riqueza, abundancia relativa y diversidad de especies de anfibios en el bosque primario y secundario.
- Comparar la riqueza, abundancia relativa y diversidad de la comunidad de anfibios entre el bosque primario y bosque secundario.
- Identificar los factores que generan las diferencias o similitudes en la riqueza, abundancia relativa y diversidad de las comunidades de anfibios presentes en el bosque primario y bosque secundario.

IV. MATERIALES Y METODOS

IV.I. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó dentro del área de dos concesiones ubicadas en el distrito de Las Piedras en la región de Madre de Dios en Perú. Este distrito está ubicado al suroeste de la cuenca Amazónica, siendo parte de la provincia de Tambopata. La zona del distrito de Las Piedras donde se ubicaron los bosques evaluados se encuentra al este del río Las Piedras, en una zona principalmente dominada por concesiones de castañas (Figura 1). El primer sitio de estudio, el cual fue categorizado como bosque secundario, se ubicó dentro de la concesión de nombre “Finca Las Piedras” (S: $-12^{\circ}22'79''$; W: $-69^{\circ}11'19''$) (Figura 2) a 2km de la carretera interoceánica y con un área de extensión aproximada de 54 ha. El segundo sitio de estudio, considerado como el bosque primario, se estableció en la concesión propiedad del Sr. José Callo (S $12^{\circ}13.284'$ W $0.69^{\circ}0.284'$) (Figura 3), ubicada a 1 km de la carretera interoceánica y tuvo un extensión aproximada de 78 ha. La distancia mínima aproximada entre las zonas evaluadas fue de 400 metros y 1km entre el centro de cada concesión.

La Finca Las Piedras (FLP) es un terreno de propiedad privada que funciona principalmente como estación biológica y centro de operaciones de la ONG Alianza por una Amazonia Sostenible (ASA; información disponible en: <https://www.sustainableamazon.org/>). En la misma se realizan actividades relacionadas a la investigación, turismo sostenible, concientización ambiental, agricultura sostenible, cultivo y cosecha de castañas. El área de FLP se encuentra dividida en cuatro zonas principales: pastizal, bosque secundario, borde de bosque y área agrícola.

La mayor parte de la concesión de FLP se encuentra dominada por un bosque terra firme, siendo la castaña (*Bertholletia excelsa*) una de las especies vegetales representativas y de importancia económica de la zona. Asimismo, a pesar de haber sufrido tala ilegal, este bosque contiene especies vegetales como Aguaje (*Mauritia flexuosa*), Shihuahuaco (*Dipteryx micrantha*), Tornillo (*Cedrelinga catenaeformis*) y especies del género *Cedrus*. Estas tres últimas especies encontrándose en menor grado debido al proceso de regeneración del bosque, ya que son especies con demanda alta entre los madereros. Los senderos de extracción de madera y restos de talas de años pasados fueron evidentes en ciertas partes del bosque y la vegetación colindante mostró el estrago de estas actividades.

El término “bosque secundario” ha sido utilizado para referirse a zonas de bosque que han sufrido impactos a diferentes niveles y, como consecuencia, una pérdida de su vegetación original (Chokkalingam y de Jong, 2001; Thompson y Donnelly, 2018). Para este estudio, se consideró como secundario o en proceso de regeneración al bosque dentro de la concesión FLP, el cual había sido perturbado por eventos de tala selectiva de madera. Esta actividad ocurrió aproximadamente 10 años antes de esta investigación, en el año 2010. En ese entonces no solo hubo un aprovechamiento desmesurado de las especies maderables sino que también parches de la concesión fueron convertidos en zonas de pastizal y agrícolas. El bosque comenzó su proceso de regeneración al convertirse en propiedad de la ONG ASA, con lo cual se inició la recuperación de la vegetación del bosque, incluyendo algunas especies maderables, y se detuvo el impacto por tala de madera.

Dentro de la propiedad se encontraron dos cuerpos de agua cercanos, un aguajal y un riachuelo. El aguajal se ubicaba aproximadamente a 1 km del área de bosque secundario mientras que el riachuelo recorría el límite del mismo. Durante el muestreo se evitó realizar la evaluación de anfibios en áreas cercanas a estas, particularmente del riachuelo, para así evitar sesgos y realizar una comparación adecuada entre los dos tipos de bosques. Debido a esto, los transectos fueron colocados a una distancia mínima de 200 metros de cualquier cuerpo de agua en las zonas evaluadas.

Por otro lado, la concesión de José Callo (CJC) es una concesión destinada principalmente a actividades de cosecha y cultivo de castañas. La zona de bosque ubicada dentro de esta concesión fue considerada para este estudio como bosque primario debido a que conservaba su composición vegetativa intacta, siguiendo los conceptos detallados en las secciones anteriores, y no había sufrido el impacto de actividades antropogénicas como la tala.

Dentro de la comunidad vegetal presente en la concesión se pueden encontrar árboles de castaña, así como un número considerable de árboles maderables como el Shihuahuaco (*Dipteryx micrantha*), Tornillo (*Cedrelinga catenaeformis*), entre otros. Como apreciación inicial del investigador, se pudo notar una mayor separación entre los árboles además de menor biomasa vegetal durante el recorrido del bosque primario en CJC a comparación del secundario en FLP.

La evaluación de ambos bosques se realizó en época seca, en el periodo de tiempo entre Mayo y Junio del 2019. Durante estos meses, la toma de datos en cada bosque se realizó en días intercalados y en relación a las posibilidades lógicas de la zona.

Es importante resaltar la ubicación de los bosques evaluados en el distrito de Las Piedras, ya que las concesiones de esta zona en su mayoría están destinadas a la cosecha de castañas (Figura 1). Esta actividad es tradicional en Madre de Dios, llevándose a cabo desde los años 40, y, aunque se lleva a cabo solo por temporadas, representa uno de los principales ingresos para los dueños de las concesiones (Kalliola y Flores, 2011; Garrish, 2014).

La zona de Las Piedras en donde se realizó este estudio se encuentra bajo una alta presión debido a múltiples actividades antropogénicas relacionadas a eventos de deforestación (Garrish, 2014). Un factor considerable ha sido la creación de la carretera interoceánica, la cual ha favorecido el crecimiento local de la población humana, en gran parte por migración. Esto ha propiciado actividades como la minería ilegal, agricultura y ganadería (Southworth et al, 2011; Jensen et al 2018).

Debido a esto, la conservación dentro de concesiones castañeras requiere un mayor esfuerzo pues implica un costo de oportunidad más alto. Adicionalmente, son importantes para las metas de conservación de la región, a pesar de estar bajo riesgo constante de deforestación por actividades agropecuarias (Fleck et al 2010).

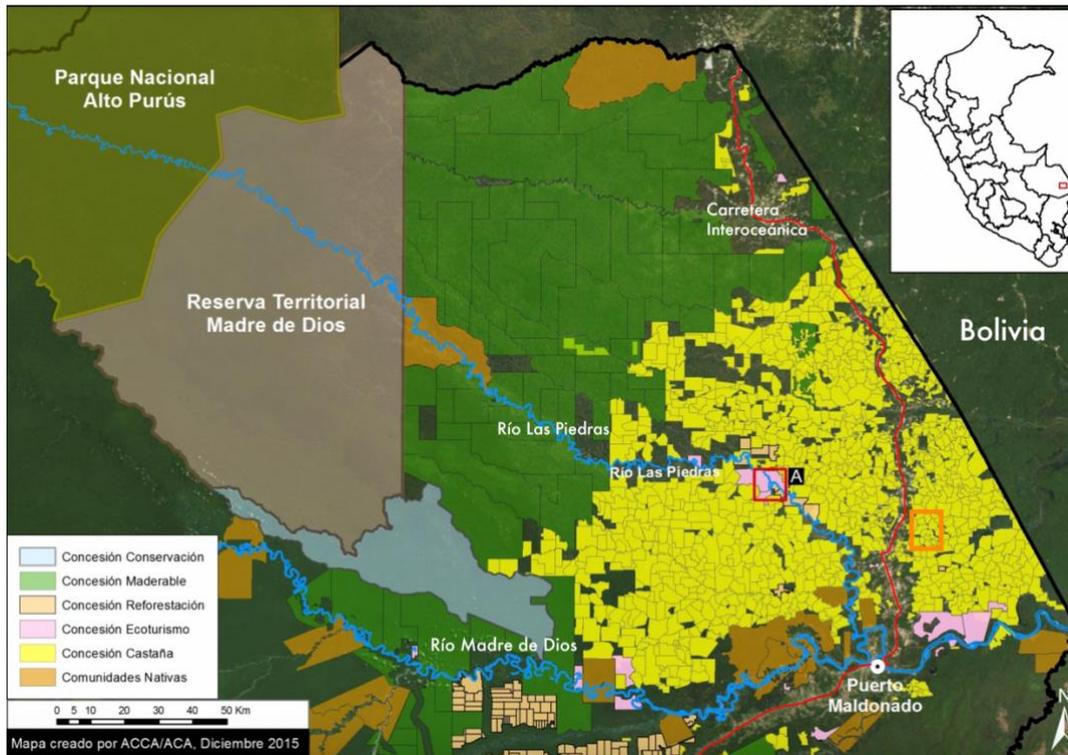


Figura 1. Mapa de la distribución de concesiones en el distrito de Las Piedras. Creado por ACCA/ACA en 2015, con datos de MINAGRI, IBC y SERNANP. Como modificación personal, se resalta los ríos principales de la zona, la carretera interoceánica (trayecto en color rojo), la frontera con Bolivia y la zona en la cual se ubicaron los bosques evaluados en este estudio (recuadro de color naranja).

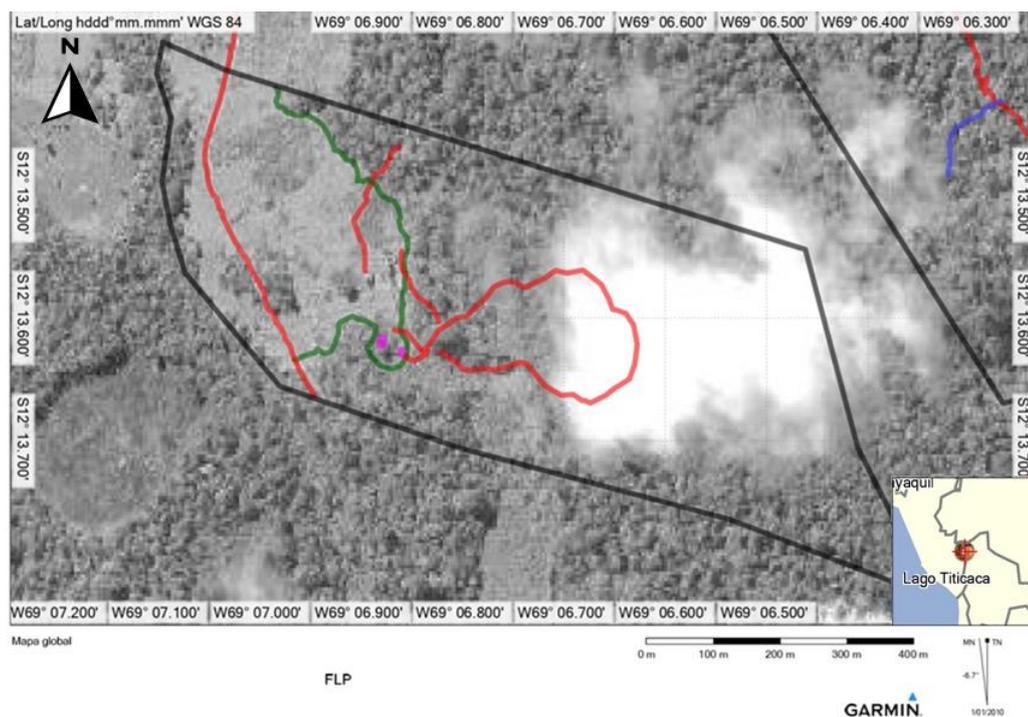


Figura 2. Mapa de la Finca Las Piedras en Madre de Dios, Perú. Las líneas en el mapa representan los límites de la propiedad (negras), los trechos principales delimitados previo al estudio por los propietarios (rojo), el límite del bosque (verde oscuro) y los espacios de estadía de los representantes de la ONG (rosado).

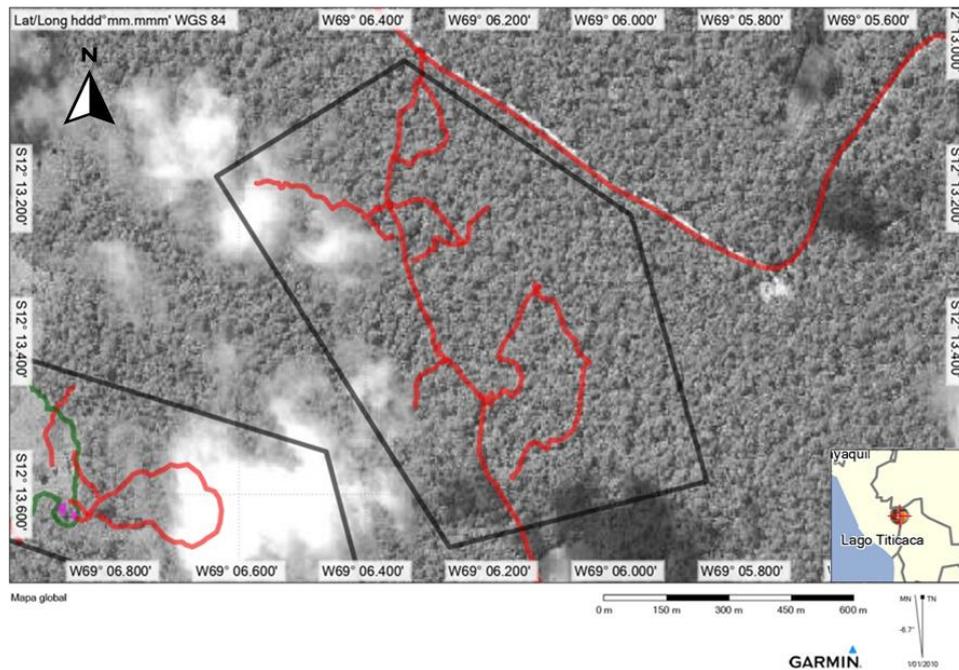


Figura 3. Mapa de concesión Callo en Madre de Dios, Perú. Las líneas en el mapa representan los límites de la propiedad (negras) y los trechos principales delimitados previo al estudio por los propietarios (rojo).

IV.II. DISEÑO DE MUESTREO

IV.II.I VARIABLES Y DATOS UTILIZADOS EN EL ESTUDIO

Para este estudio se realizaron registros de las variables asociadas a la estructura de los bosques (abundancia de arboles, cobertura de hojarasca, cobertura del dosel, etc.), así como también las asociadas a la comunidad de anfibios (especies, abundancia relativa, riqueza, uso de microhábitats, etc.). Todas estas variables se encuentran descritas en la Tabla 1.

	Nombre de la variable	Descripción de la variable	Tipo de variable	Valores que puede tomar
Variables del hábitat	Abundancia de árboles DAP>10cm	Número de árboles registrado en el muestreo con un diámetro a la altura del pecho mayor a 10 cm.	Cuantitativa continua	
	Abundancia de árboles DAP≤10cm	Número de árboles registrado en el muestreo con un diámetro a la altura del pecho menor o igual a 10 cm.	Cuantitativa continua	
	Altura de hojarasca	Altura de la hojarasca en el muestreo.	Cuantitativa continua	
	Porcentaje de cobertura de hojarasca	Proporción del suelo de muestreo cubierto por la hojarasca.	Cuantitativa discreta	0-100%
	Cantidad de hojas	Proporción de la cantidad de hojas presentes en arboles y arbustos.	Cuantitativa discreta	1-5
	Cobertura del dosel	Proporción de cobertura del dosel.	Cuantitativa discreta	0-100%
	Temperatura ambiental	Número registrado de temperatura ambiental sobre la hojarasca.	Cuantitativa continua	
	Temperatura ambiental promedio	Promedio del registro de temperatura ambiental sobre la hojarasca para cada hora del día.	Cuantitativa continua	
	Humedad relativa	Porcentaje registrado de la humedad relativa ambiental sobre la hojarasca.	Cuantitativa discreta	0-100%
	Humedad relativa promedio	Promedio del porcentaje registrado de la humedad relativa ambiental sobre la hojarasca para cada hora del día.	Cuantitativa discreta	0-100%
	Temperatura de suelo	Número registrado de temperatura de suelo.	Cuantitativa continua	
Variables de la comunidad de anfibios	Abundancia relativa	Número estimado de individuos presentes en la muestra.	Cuantitativa continua	
	Riqueza de especies	Número estimado de especies en la muestra.	Cuantitativa continua	
	Índice de diversidad	Número estimado de individuos presentes en la muestra.	Cuantitativa discreta	

Otras variables para el análisis	Horario de actividad	Número estimado de especies en la muestra.	Cualitativa nominal	Diurno: 6:00-8:30 hrs Nocturno: 20:00-22:30 hrs
	Microhábitats utilizados	Indicativo de la superficie en la cual se encontraba el anfibio al momento de su avistamiento.	Cualitativa nominal	- Hojas altas - Hojas bajas - Suelo - Hojarasca - Ramas de arboles
	Tipo de bosque	Indicativo del tipo de bosque en el que se realizó la evaluación de las variables.	Cualitativa nominal	Bosque primario. Bosque secundario.

Tabla 1. Descripción de las variables utilizadas en este estudio.

IV.II.II. METODOLOGÍA DE MUESTREO

La labor de monitoreo se realizó empleando una metodología de transectos, recorriendo 60 transectos por cada tipo de bosque, logrando cubrir la totalidad de las áreas planteadas para este estudio. Esta metodología consiste en recorrer un área, previamente delimitada, realizando búsquedas intensivas de anfibios, observando todos los posibles microhábitats frecuentados por estos animales (Heyer et al., 1994). Adicionalmente, debido a consideraciones logísticas, limitaciones del área y para maximizar el esfuerzo de muestreo, se realizaron 30 evaluaciones adicionales de los transectos delimitados para cada bosque.

La evaluación de anfibios se llevó a cabo en dos periodos del día, en la mañana (horario 6:00-8:30 hrs) y en la noche (horario 20:00-22:30 hrs). En cada momento del día la evaluación consistió en recorrer cinco transectos, dispuestos con una orientación perpendicular a las trochas presentes en el bosque (Figura 4 y 5). Esto resultó en un esfuerzo de muestreo semejante entre los tipos de bosque y en cada horario actividad de los anfibios (día y noche).

Con el objetivo de minimizar el impacto causado dentro del bosque durante el estudio los transectos fueron colocados paralelamente entre sí y perpendiculares a las trochas

utilizadas por los dueños de la concesión. Asimismo, se evitó dañar de manera permanente la vegetación durante el recorrido de los transectos.

Las dimensiones de cada unidad de muestreo fueron de 2 x 100 metros (ancho de banda y longitud de transectos respectivamente) y estos fueron separados entre sí por una distancia mínima de 20 metros para evitar sesgos de muestreo. Esta distancia es la recomendada para especies como anfibios que son animales de porte pequeño a medio y de reducido desplazamiento en promedio.

A comparación con otros vertebrados, los anfibios no tienen mucha capacidad de desplazamiento, debido a que resulta energéticamente costoso (Wells, 2007). Smith y Green (2005) compilaron información de 166 artículos y 90 especies de anfibios, determinando que un 44% de ellas no se mueve activamente más de 400 metros. Particularmente para los anuros, la distancia máxima recorrida no supera los 2.02 km (Smith y Green, 2005).

Cada transecto fue recorrido en un tiempo aproximado de 30 minutos, a una velocidad constante aproximada de 0.2 km/hora. El recorrido y la toma de datos fueron realizados por un solo evaluador en la totalidad de este estudio. Los transectos a una distancia aproximada de 60 metros del borde del bosque para evitar efectos de borde, siguiendo las recomendaciones de otras investigaciones como la de Laurance, 2006.

Se utilizó un dispositivo GPS Garmin Modelo GPSmap® 64 durante el muestreo para mantener un registro georeferencial de los transectos y de los individuos encontrados. Adicionalmente, el GPS contribuyó a calcular la distancia recorrida en cada unidad de muestreo. El dispositivo empleó el sistema WGS 84 en unidades UTM y tuvo una precisión de 3,65 m (+/- 12 ft).

El inicio y fin de cada transecto fue marcado con cintas coloridas (flag), por lo menos seis horas antes de realizar las evaluaciones en el transecto. Esto contribuyó a delimitar el recorrido dentro de los transectos y a reducir la perturbación en el área. Las cintas flag fueron retiradas de todos los transectos después de culminado este estudio.

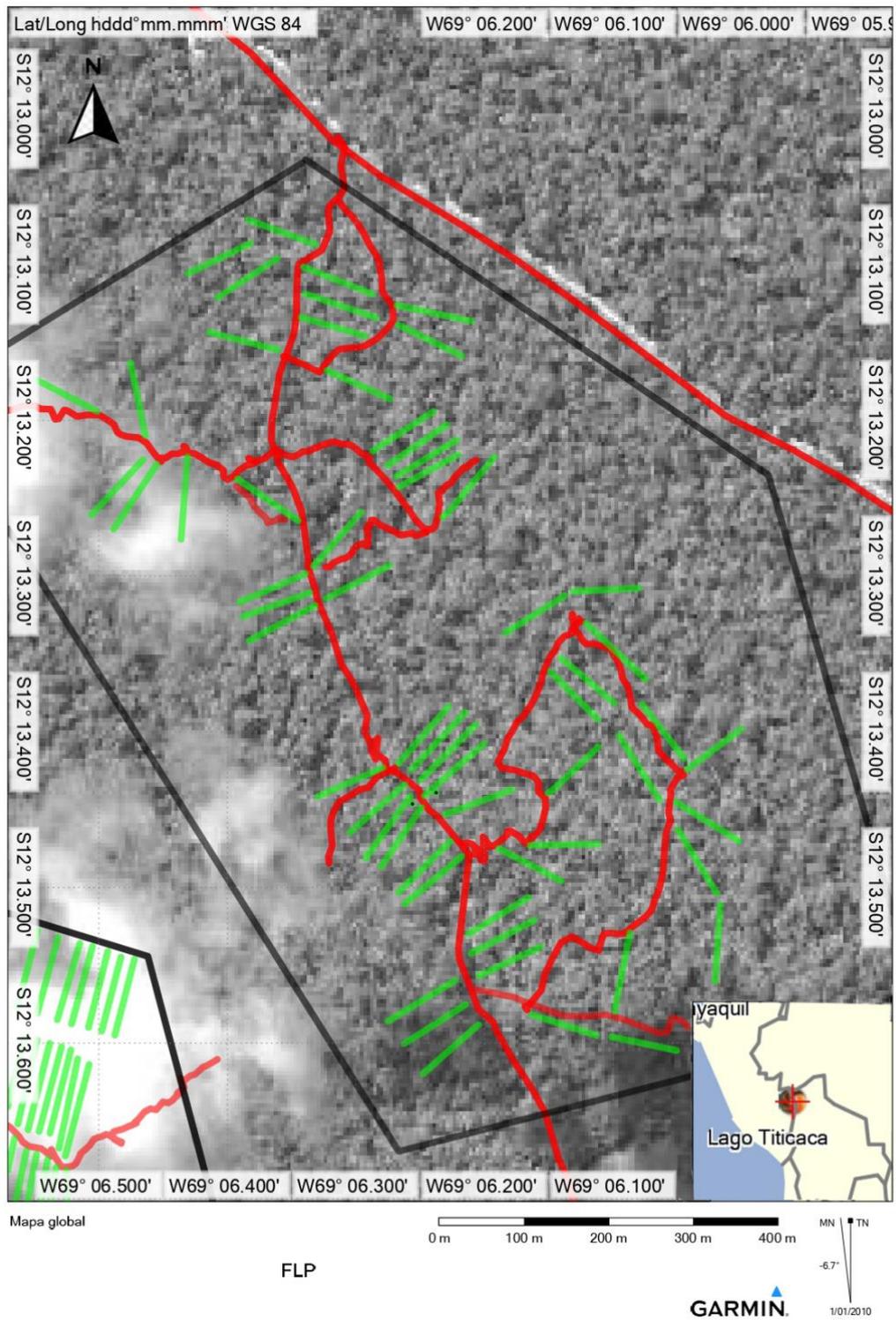


Figura 4. Diseño de transectos (líneas verdes) recorridos para la evaluación de la comunidad de anfibios en el bosque primario. El punto de inicio y dirección varían aleatoriamente para independizar las réplicas realizadas. Las líneas en el mapa

representan los límites de la propiedad (negro) y los trechos principales delimitados previo al estudio por los propietarios (rojo).

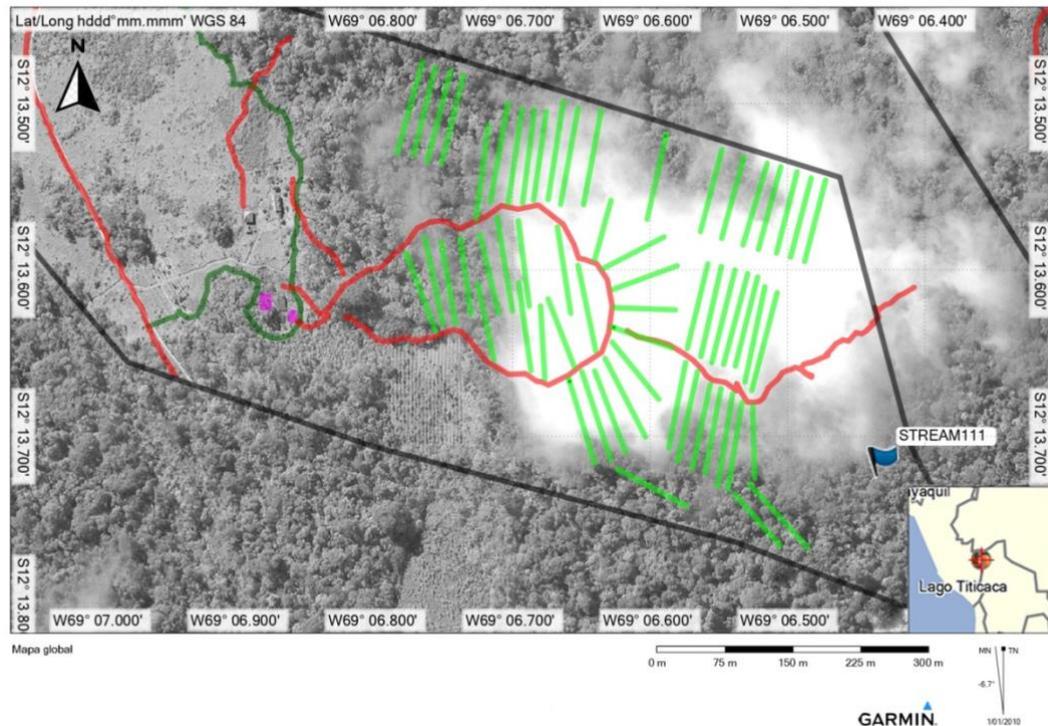


Figura 5. Diseño de los transectos (líneas verdes) recorridos para la evaluación de la comunidad de anfibios en el Bosque secundario. El punto de inicio y dirección varían aleatoriamente para independizar las réplicas realizadas. Las líneas en el mapa representan los límites de la propiedad (negro), el límite del bosque (verde oscuro), los espacios comunes (rosado) y los trechos principales delimitados previo al estudio por los propietarios (rojo).

IV.II.III. CAPTURA Y REGISTRO DE DATOS DE ANFIBIOS

El monitoreo por transectos tuvo como objetivo muestrear la mayor cantidad de especies de anfibios posibles en ambos bosques. Al recorrer cada unidad de muestreo se observó detenidamente la vegetación, principalmente hojas en árboles o arbustos, así como la hojarasca. Al identificar la presencia de un individuo se tomaba una fotografía inicial sobre el sustrato en el que se encontraba. Luego, se procedía a la captura manual y temporal del individuo. En seguida a la captura se anotaban los datos del sujeto: código, fecha, hora, bosque evaluado (primario o secundario), número del transecto, microhábitat encontrado, altura en la que se ubicaba, código de fotografías y la especie (Anexo 1).

Únicamente se utilizaron datos visuales y los recolectados durante la captura para la identificación de las especies. Generalmente para estudios de herpetología también se utilizan registros auditivos, sin embargo este no fue el caso para este estudio debido al nivel de preparación requerido para ese tipo de identificación. Los anfibios capturados fueron liberados inmediatamente en el mismo lugar donde fueron encontrados.

Previo a la evaluación de campo se realizó un entrenamiento y revisión de la diversidad de anfibios de la zona, así como de la propia región de Madre de Dios. Esto con el fin de acelerar el proceso de identificación, sobre todo para las especies con patrones difíciles de distinguir. Para la zona estudiada estas especies fueron las pertenecientes al género *Pristimantis*, las cuales mostraron patrones dorsales y de hocico similares entre si.

Si bien la identificación de las especies fue la prioridad en el momento del encuentro, la posterior revisión de las fotografías tomadas contribuyó a verificar el registro de las especies. Con las fotografías se analizaron características distintivas como patrones de coloración, tubérculos, crestas, forma de la cabeza, entre otras. Para esto se tomaron en cuenta las siguientes regiones del cuerpo de cada anfibio fotografiado: dorso, vientre, cabeza, muslos, regiones axilares y extremidades. Estas tres últimas siendo determinantes al momento de identificar especies con patrones dorsales y ventrales comunes. Para la toma de información se utilizó una cámara semiprofesional CANON Modelo Rebel T2i.

Se observaron y reconocieron características definidas como indicadoras para cada especie a través de las fotografías tomadas. Para el análisis del grupo taxonómico de cada individuo se utilizaron guías de anfibios registrados previamente en Madre de Dios (Villacampa et al., 2017) y en el Perú (Rodríguez & Duellman, 1994; Duellman, 2005). Se utilizaron esquemas adaptados de Rodríguez & Duellman, 1994, como guía para enriquecer la diagnosis de las especies (Anexo 3). Los individuos a los cuales no se les logró identificar por especie fueron catalogados únicamente por género y se les atribuyó la abreviatura *spp.*

IV.II.IV. MEDICIÓN DE VARIABLES DEL HÁBITAT

Distintos factores, bióticos y abióticos, influyen en la dinámica de la comunidad de anfibios, por lo que se tomaron datos de las características del hábitat en la zona de estudio. Las variables que se registraron fueron: abundancia de árboles, altura de hojarasca, porcentaje de cobertura de hojarasca, cantidad de hojas, cobertura del dosel,

temperatura ambiental, temperatura del suelo y humedad relativa del ambiente. Estos fueron registrados en cada unidad de muestreo tanto en bosque primario como en bosque secundario (Ver Anexo 2 para tabla de recolección de datos).

Con excepción de las variables de temperatura ambiental y humedad relativa, el registro de los datos se realizó en un punto cada 30 metros recorridos dentro cada transecto, obteniendo un total de 3 puntos de registro de datos dentro de cada unidad de muestreo. En cada uno de estos se formó un cuadrante de 5 x 5 metros, marcado con cinta flag, dentro del cual se registraron los datos del hábitat.

Para la abundancia de árboles, se registró la cantidad de árboles o arbustos utilizando dos medidas de diámetro a la altura del pecho (DAP). Estas dos medidas fueron: árboles o arbusto con un DAP mayor 10 cm y con DAP menor o igual a 10 cm. Se empleó un vernier calibrado o caliper (0.01mm de precisión) para el registro del diámetro. Se decidió incluir esta variable debido a la importancia de los árboles en regular la temperatura del bosque, generar microhábitats dentro del mismo y, particularmente para los anfibios, por proporcionar espacios para el forrajeo.

La altura de hojarasca fue registrada colocando una regla milimétrica de 30 cm de forma vertical sobre la capa de hojas (Portela y Santos, 2007; Barrientos, 2012). Durante el registro se tuvo especial cuidado con las hojas que, por razones naturales, habían estado levantadas por lo que se eligió el punto de medición con las hojas más compactas, de esta manera tener una medición más precisa. Esta variable no solo posee un rol importante en los procesos que mantienen la funcionalidad del bosque (Rahman et al., 2013) sino que también la hojarasca proporciona un microhábitat para varias especies de anfibios (Van Sluys et al., 2007).

En los puntos de recolección de datos se registraron los estimados de dos factores según la observación del evaluador: cobertura de hojarasca y cantidad de hojas. El porcentaje de cobertura de hojarasca se registró en el cuadrante de muestreo dentro de los transectos siendo 0% presencia mínima o nula de hojarasca y 100% cobertura total del suelo por hojarasca. Por otro lado, para la variable de la cantidad de hojas se observó el cúmulo de hojas en árboles y arbustos dentro del cuadrante ubicado. Como criterio de estandarización se utilizaron número del 1 al 5, siendo 1 una mínima cantidad de hojas y

5 una presencia frondosa de hojas en los árboles, todas estas dentro del cuadrante de 5 x 5 metros (Revisar Anexo 5 para ilustración).

El porcentaje de cobertura del dosel fue registrado utilizando un método indirecto, tomando fotografías hemisféricas del dosel y analizándolas usando el programa de libre uso ImageJ (Rasband, 2014). Este programa procesa imágenes digitales hemisféricas, convirtiendo la coloración binaria (blanco y negro) para luego analizar los puntos de luz (identificados por los espacios en blanco) (Beckschäfer, 2015). Para determinar el porcentaje se dividió el número de píxeles "cerrados" (píxeles negros) entre el total y es multiplicado por 100 para cada una de las fotografías.

La variable de cobertura de dosel se obtuvo con el objetivo de estimar la luminosidad que alcanza el interior del bosque y su relación con la estructura del mismo. La toma de datos se realizó principalmente en plena luz del día entre las 12:00 y 14:00 hrs, en un ángulo de 90 grados en relación al dosel del bosque. Al igual que las otras variables, esta fue registrada en tres puntos por transecto, obteniendo un total de 120 registros. Sin embargo, debido a un error con el almacenamiento de la data, fueron 104 los registros utilizados por cada bosque.

Por otra parte, la temperatura del suelo fue registrada utilizando un termómetro físico HTC Modelo TP300 manual directamente aplicado al suelo en cada unidad de muestreo. Finalmente, para el registro de la temperatura ambiental y la humedad relativa se utilizaron data loggers marca HOBO onset® RH / Temp, que fueron colocados en un punto intermedio dentro de cada bosque sobre el nivel de la hojarasca. Cada uno registró la información requerida con un intervalo de 5 minutos durante la totalidad del monitoreo. Se utilizaron dos data logger por cada bosque evaluado en este estudio. Sin embargo, debido a que el clima ocasionó daños en algunos aparatos, para el análisis solo se emplearon los datos registrados por un data logger por bosque.

IV.III. ANÁLISIS DE DATOS

Los datos obtenidos en este estudio fueron utilizados para generar una lista de especies de anfibios presentes dentro de la Finca Las Piedras y en la concesión de José Callo. Las listas generadas son de utilidad para obtener una estimación de la diversidad de especies

en cada bosque, sobre todo para la FLP en donde constantemente se realizan trabajos de conservación con diferentes grupos taxonómicos.

Se obtuvo una curva de acumulación de especies como herramienta para corroborar la representatividad de la lista de especies obtenida y observar la tasa en que una especie nueva fue agregada a la lista durante el muestreo (Soberón y Llorente, 1993). Dicha curva contribuyó a determinar si el esfuerzo de muestreo empleado en este estudio había sido el correcto para llegar al objetivo de identificar la mayor cantidad de especies de anfibios presentes en los bosques, es decir si la evaluación realizada contó con el esfuerzo de muestreo necesario para poder registrar una riqueza representativa de la comunidad de anfibios de las áreas evaluadas.

Para la curva de acumulación de especies se consideró como la unidad de muestreo 5 transectos de 100 metros, recorridos aproximadamente durante 2 horas y 30 minutos, en horario de mañana o noche. Asimismo, se tuvieron en cuenta todos los recorridos realizados en los 60 transectos delimitados, por lo que la totalidad del muestreo fue equivalente a 30 unidades de muestreo para cada bosque (un total de 150 recorridos). De esta manera, el esfuerzo de muestreo fue representado de acuerdo a los horarios de actividad comunes para los anfibios. Cabe resaltar que las unidades fueron independientes entre los horarios de muestreo, por lo que no se realizó una evaluación del mismo transecto en ambos horarios en un mismo día.

Se utilizaron los valores observados de riqueza de especies y los valores esperados obtenidos por el estimador Jackknife1, el cual toma en cuenta especies observadas presentes en una sola muestra (Burnham y Overton, 1978). De esta manera, Jackknife1 reduce el número de especies faltantes o infiere un mínimo de especies presentes en la comunidad (Branco et al., 2018). Adicionalmente, se realizó una extrapolación para estimar el esfuerzo de muestreo adicional necesario para complementar la riqueza registrada. Para estos cálculos se empleó el programa EstimateS.

Complementario a las curvas de acumulación, se realizó un análisis de cobertura de muestreo, el cual considera la proporción del número total de individuos en una comunidad que pertenecen a las especies en la muestra (Chao y Jost, 2012). Este análisis es una forma de evaluar la completitud alcanzada por el monitoreo, además de estandarizar los muestreos realizados en relación a la cobertura de muestra en vez de por

el tamaño de la muestra, como es el caso de las curvas de acumulación. Se obtuvieron las gráficas de rarefacción y extrapolación en relación al número de individuos muestreados, la riqueza y diversidad de especies, utilizando intervalos de confianza del 95%. Para obtener dichas gráficas se utilizó el programa en línea de libre acceso iNEXT.

Para evaluar los datos de uso de microhábitats obtenidos al momento de la captura de los anfibios, se realizó un análisis de Chi cuadrado. El mismo tuvo como objetivo determinar posibles diferencias en la preferencia del uso de microhábitats entre los bosques.

Se obtuvieron los valores de riqueza, abundancia relativa y diversidad de anfibios para la comunidad de cada bosque. Adicionalmente, estos datos fueron comparados para determinar el grado de diferencia o similitud entre ellos. Para eso se consideró a la abundancia relativa como la proporción por la cual una especie contribuye a la abundancia total en una comunidad (Magurran, 2004). Asimismo, este tipo de registro se utilizó para evitar técnicas de captura y recaptura que impliquen el corte de dedos u otras medidas de marcaje.

El análisis comparativo de la riqueza y abundancia relativa de anfibios entre cada comunidad se realizó por medio del análisis U de Mann-Whitney. La variable categórica, tipo de bosque, fue determinada como un factor de dos niveles (bosque primario y bosque secundario). Adicionalmente, para realizar un análisis detallado de la comunidad de anfibios en cada bosque, se emplearon pruebas de Chi cuadrado para comparar el número de especies y de individuos por familias entre las zonas evaluadas.

El análisis de diversidad de especies se realizó principalmente por el cálculo de los números de Hill (qD), los cuales contribuyeron a comparar la diversidad verdadera entre las comunidades de anfibios. El cálculo de Hill es interpretado como el número efectivo de especies presentes en una muestra (Hill, 1973). Esta formulación relaciona matemáticamente índices de diversidad comúnmente utilizados (Shannon, Simpson y Berger-Parker) (Magurran, 1998). Los valores obtenidos representan un perfil de diversidad, colocados en una secuencia o serie, donde se resalta cómo la diversidad varía al aumentar el número de especies registradas y disminuir la influencia de especies abundantes y raras (Williams et al., 2005).

El cálculo de los números de Hill para la diversidad de especies se obtuvo por medio del programa PAST y fueron representados en valores de α_x . Estos valores fueron categorizado de la siguiente manera: el número de especies observado (α_0), el índice exponencial de Shannon (α_1), y el índice inverso de Simpson (α_2).

De manera complementaria, se obtuvieron los índices de Simpson (1-D) y Shannon (H) como medida de registro de diversidad en cada uno de los bosques pero también para poder determinar el número efectivo de especies. Las fórmulas utilizadas para obtener los índices de Shannon y Simpson fueron las siguientes (Jost, 2006):

$$\text{Entropía de Shannon: } H = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$$

Donde p es igual a la abundancia proporcional de la especie i

$$\text{Índice de Simpson: } D = \sum \left(\frac{n_i[n_i-1]}{N[N-1]} \right)$$

$$\text{Índice de diversidad Simpson} = 1 - D$$

Dónde: n_i = el número de individuos de la especie i y N= el número total de individuos de todas las especies.

Por otro lado, se determinó la diversidad alfa a partir de los datos recolectados utilizando el índice alfa de Fisher. Este índice utiliza los valores de riqueza y abundancia relativa en la muestra aleatoria de la población (Fisher et al., 1943). Es comunmente aplicado para situaciones donde uno o algunos factores son dominantes en la ecología de la comunidad evaluada (Magurran, 1981). La diversidad alfa de Fisher se determinó utilizando la siguiente ecuación:

$$S = a \times \ln\left(\frac{1+n}{a}\right)$$

Donde n = el número de especies y a = valor alfa de Fisher.

Todos los índices de diversidad calculados fueron comparados entre bosques por medio de una prueba t de student. Los análisis estadísticos de abundancia y diversidad fueron

realizados en los programas SPSS Statistics y PAST 3.03 para Windows, respectivamente.

Para analizar la similitud de la comunidad de anfibios entre el bosque primario y bosque secundario se utilizó el índice de Similitud de Jaccard (Jaccard, 1908; Reichert, 2004). Este mismo es representado por el símbolo S_j y se determina utilizando la siguiente fórmula:

$$S_j = a / (a+b+c)$$

Donde “a” es el número de especies presentes en ambas áreas, “b” el número de especies únicas del área 1 y “c” el número de especies únicas del área 2. Este índice de similitud utiliza datos de presencia-ausencia y analiza la intersección de los dos conjuntos de datos para determinar el nivel de similitud entre ellos (Krebs, 2014). Los valores se encuentran entre 0 y 1, con una valoración más alta indicando un gran número de especies en común entre las dos áreas.

Por otro lado, para analizar las similitudes en abundancia relativa entre los bosques se utilizó el índice de Jaccard ajustado o de Chao-Jaccard (Chao et al., 2006). Este indicador fue elegido considerando evaluaciones comparativas que se han realizado con otros índices comúnmente utilizados como Morisita-Horn y Bray–Curtis, en donde el método ajustado de Jaccard presentaba menos sesgos y tenía un mejor manejo de diferentes tamaños de muestra (Krebs, 2014; Chao et al., 2006). Para este índice los valores varían entre 0 y 1, con una valoración más alta indicando una gran similitud en la abundancia de especies entre las dos áreas.

El índice ajustado de Jaccard basado en abundancia se determina mediante la fórmula:

$$J_{abd} = \frac{UV}{U + V - UV}$$

En donde U y V son:

$$U = \sum_{i=1}^a \frac{X_i}{n} + \frac{(m-1)}{m} * \frac{f_{+1}}{2f_{+2}} \sum_{i=1}^a \frac{X_i}{n} I(Y_i = 1)$$

$$V = \sum_{i=1}^a \frac{Y_i}{m} + \frac{(n-1)}{n} * \frac{f_{+1}}{2f_{+2}} \sum_{i=1}^a \frac{Y_i}{m} I(X_i = 1)$$

En donde:

a = número de especies compartidas entre ambas áreas

X_i = número de individuos de la especie i para el bosque primario

n = número total de individuos en bosque primario

m = número total de individuos en bosque secundario

f_{+1} = número observado de especies compartidas que ocurre una vez en bosque primario y secundario.

f_{+2} = número observado de especies compartidas que ocurren dos veces en bosque primario y secundario.

I = función indicadora

Y_i = número de individuos para especie i en bosque secundario

Para el cálculo del índice de Jaccard se utilizó el programa PAST 3.03 para Windows.

Antes de realizar la comparación de datos entre los bosques se sometió a la data a pruebas de normalidad de Shapiro Wilks y homogeneidad de varianza de Barlet (Sokal y Rholf, 1995). Para los datos que mostraron una homogeneidad de varianza y una distribución normal se utilizaron pruebas paramétricas para las comparaciones. Por otro lado, para las variables que no mostraron una distribución normal se optó por utilizar análisis no paramétricos con dichas variables. Las pruebas se realizaron utilizando el programa SPSS Statistics para Windows.

Para obtener un análisis gráfico comparativo sobre la data para las variables del hábitat y la comunidad de anfibios entre el bosque primario y secundario se utilizó un análisis multivariado de Escalado multidimensional no métrico (NMDS). Esta prueba emplea una regresión monótona de mínimos cuadrados que permite representar la proximidad de datos para las variables obtenidas en cada sitio (López e Hidalgo, 2010).

Se consideró un estrés de la prueba menor a 0.2 como confiable para realizar la interpretación del gráfico obtenido (Clarke, 1993). En contraste, valores de estrés mayores a 0.2 no son considerados confiables para realizar una interpretación de la similitud o disimilitud de la gráfica. Esto contribuyó a identificar el nivel de similitud de

las variables del hábitat y de la comunidad de anfibios entre los bosques. Se utilizó un índice de similitud de Bray-Curtis para ambos análisis, los cuales fueron realizados utilizando el programa PAST 3.03.

Se emplearon pruebas de Kruskal Wallis para identificar la variación de las medias entre las variables del hábitat en las áreas evaluadas. Con esta prueba se esperó identificar las variables bióticas y abióticas en las cuales se diferenciaba la estructura del hábitat entre los bosques.

Para analizar la influencia de ciertas especies en las posibles diferencias entre las comunidades de anfibios se realizó una prueba de SIMPER. Este análisis utiliza la matriz de disimilitud del índice Bray-Curtis, logrando determinar la contribución de cada especie a la diferencia encontrada entre los sitios (Clarke, 1993). Adicionalmente, siguiendo lo obtenido por la prueba de SIMPER, se realizó una prueba U de Mann-Whitney para evaluar las diferencias en la riqueza y abundancia del género de anfibios con la mayor representación de las diferencias entre los hábitats.

En la totalidad de los análisis comparativos realizados en este estudio se utilizó un valor de significancia de $p < 0.05$.

V. RESULTADOS

V.I. PRUEBAS DE NORMALIDAD Y HOMOGENEIDAD DE VARIANZAS

Los datos descriptivos del hábitat recolectados para el bosque primario y secundario (abundancia de árboles, altura de hojarasca, porcentaje de cobertura de hojarasca, cantidad de hojas, cobertura del dosel, temperatura ambiental, temperatura de suelo y humedad ambiental) fueron sometidos a pruebas de normalidad y homogeneidad de varianza. Únicamente las variables de abundancia de árboles con DAP<10cm (Bosque primario $p=0.26$; Bosque secundario $p=0.15$), y cobertura del dosel (Bosque primario $p=0.22$; Bosque secundario $p=0.42$), mostraron una distribución normal de datos (Anexo 6 y 7). El resto de variables no mostraron una distribución de datos normal para las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Shapiro-Wilk ($p<0.05$).

Adicionalmente, no se encontró normalidad para las variables de temperatura de suelo, temperatura ambiental o humedad relativa ambiental para ninguno de los bosques analizados (Anexo 8, 9 y 10). Únicamente para los valores de temperatura ambiental y humedad relativa promediados por horas del día se determinó una distribución normal de datos (Anexo 11). Por otro lado, los registros de abundancia relativa para la comunidad de anfibios tampoco mostraron una distribución de datos normal (Anexo 12). Por esta razón se optó por usar en su mayoría análisis no paramétricos para la comparación de las variables.

En cuanto a la evaluación de homogeneidad de varianzas, únicamente las variables de abundancia de árboles DAP \leq 10cm, humedad relativa total y promediada por horas del día demostraron una diparidad de varianzas para la data recolectada en los bosques (Anexo 13). En contraste, con la excepción de *Pristimantis spp.*, los datos de la comunidad de anfibios mostraron una homogeneidad de varianza para los bosques evaluados (Anexo 14).

V.II. TEMPERATURAS AMBIENTALES Y HUMEDAD RELATIVA DEL BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO

Se registró una diferencia significativa para las variables de temperatura ambiental y humedad relativa entre el bosque primario y secundario ($p=0.0001$ en ambos casos) (Anexo 15 y 16). Teniendo esto en consideración, se determinó que el bosque primario ($23.03\text{ }^{\circ}\text{C}$, 98.07%) tuvo en promedio valores más altos para ambas variables a comparación con el bosques secundario ($22.45\text{ }^{\circ}\text{C}$, 97.28%).

Los gráficos elaborados con los promedios de temperatura y humedad relativa por horas permitieron observar la fluctuación de los registros a lo largo del día en cada bosque (Figura 6 y 7). Adicionalmente, al realizar análisis comparativos con estos datos, se puso en evidencia que los bosques tuvieron un promedio de temperatura durante el día similar entre si ($F=2.570$; $p=0.12$) (Anexo 17). En contraste, se encontró una diferencia significativa en los datos promediados de humedad relativa entre los bosques ($F=15.50$; $p=0.0001$) (Anexo 18). Debido a que, para esta ultima variable no se determinó una homogeneidad de varianza, el análisis comparativo fue complementado con una prueba robusta de igualdad de medias, Welch ANOVA, la cual confirmó la diferencia entre los bosques (Anexo 19).

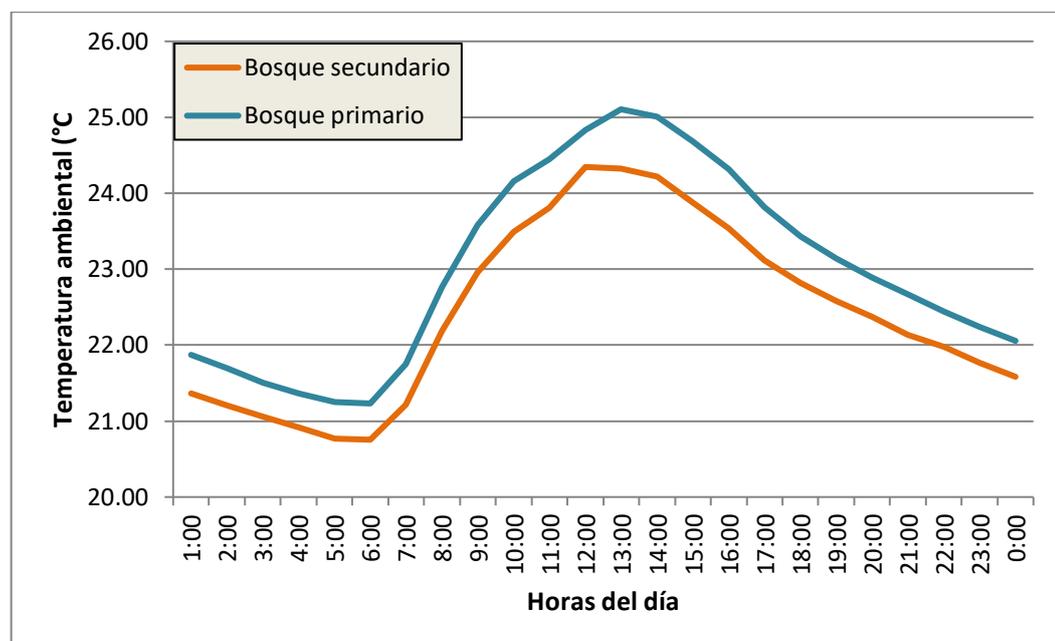


Figura 6. Medias de temperatura ambiental pertenecientes del bosque primario y el bosque secundario durante las horas del día.

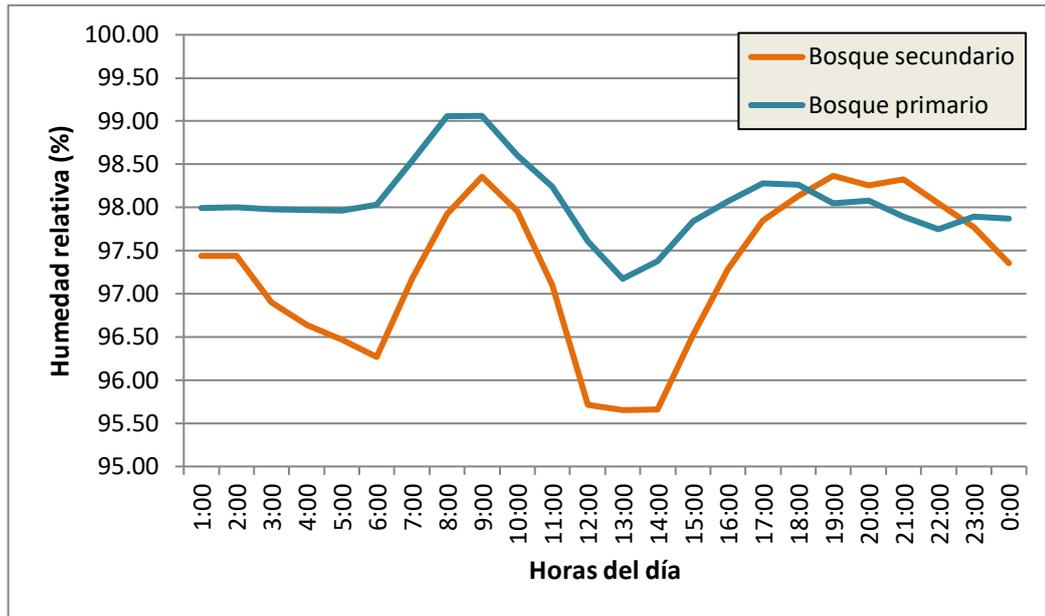


Figura 7. Medias de humedad relativa pertenecientes del bosque primario (HOB03) y el bosque secundario (HOB02 y HOB010) durante las horas del día.

V.III. TEMPERATURA DE SUELO EN LOS BOSQUES

Se encontró una diferencia significativa en la temperatura de suelo entre los bosques únicamente en el horario diurno (H de Kruskal-Wallis: 4.40, $p=0.04$, $n= 60$), mientras que las temperaturas fueron similares durante la noche en ambos bosques (H de Kruskal-Wallis: 2.09, $p=0.15$, $n= 60$) (Anexo 20). El valor promedio de la temperatura de suelo en la mañana fue mayor en el bosque primario ($T^{\circ}= 23.3\text{ }^{\circ}\text{C}$) que en el bosque secundario ($T^{\circ}= 22.6\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Tabla 2). Por otro lado, la diferencia entre el promedio en el horario nocturno fue únicamente de $0.43\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($T^{\circ}= 23.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ bosque primario, $T^{\circ}= 23.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ bosque secundario).

A pesar de los resultados obtenidos, al correlacionar la temperatura de suelo del bosque primario con la cobertura de dosel, como posible variable explicativa, no se observó una relación significativa (Anexo 21 y 22).

Tabla 2. Temperaturas de suelo para el bosque primario y secundario.

	BOSQUE PRIMARIO		BOSQUE SECUNDARIO	
	Horario diurno	Horario nocturno	Horario diurno	Horario nocturno

n	60	60	60	60
Media	23.3	23.8	22.6	23.3

V.IV. ESCALADO MULTIDIMENSIONAL NO MÉTRICO PARA LOS FACTORES DEL HÁBITAT REGISTRADOS EN BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO.

La distribución de datos obtenida en el gráfico del análisis de escalado multidimensional no métrico mostró una similitud parcial, más no total, de los factores del hábitat entre los bosques analizados (Figura 8). El estrés de la prueba fue 0.20, utilizando un índice de similitud de Bray-Curtis, lo cual representa un valor moderado del estrés de la prueba, con el cual aún se puede interpretar correctamente lo obtenido, pero se tiene que tener precaución al interpretar detalles específicos de la distribución.

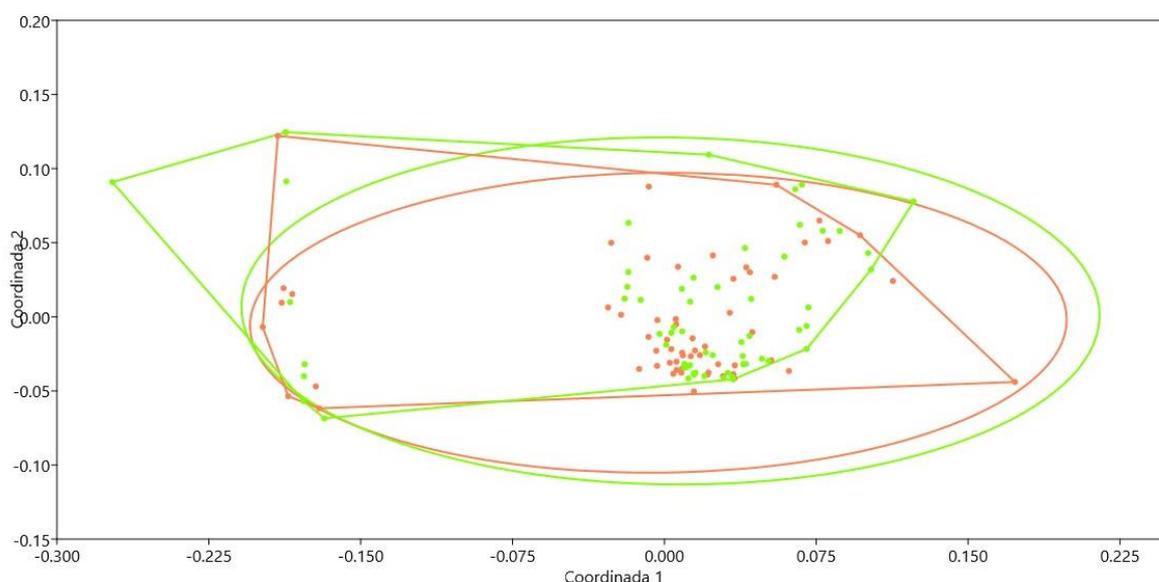


Figura 8. Análisis comunitario de las abundancias de especies de anfibios en bosque primario (Linea roja) y secundario (Linea verde) mediante NMDS. Las elipses representan el grado de confianza al 95%.

V.V. COMPARACIÓN DE LOS FACTORES DEL HÁBITAT ENTRE LOS BOSQUES

Comparando las variables del hábitat registradas para ambos bosques se determinaron diferencias entre las áreas de estudio. Las variables que mostraron valores diferenciados significativos fueron: Cantidad de árboles $DAP \leq 10\text{cm}$ ($p=0.01$), Cantidad de árboles $DAP > 10\text{cm}$ ($p=0.0001$) y Cobertura del dosel ($p=0.01$) (Tabla 3). Los demás factores analizados no mostraron diferencias significativas entre los bosques.

Para el bosque secundario se registró una mayor abundancia de árboles con $DAP \leq 10\text{ cm}$ (20.56) y de cobertura del dosel (78%) (Tabla 4 y 5). Cabe resaltar que los mismos valores fueron encontrados en el análisis robusto para dicha abundancia de arboles (Anexo 23). Por otro lado, en el bosque primario se registró una mayor abundancia de árboles con $DAP > 10\text{ cm}$ (Tabla 4 y 5). Diferencias insignificantes entre ambos se encontraron en las variables de porcentaje de hojarasca, altura de hojarasca y cantidad de hojas.

Tabla 3. Comparación entre las variables del hábitat registradas en bosque primario y secundario.

Variable del hábitat	N	H de Kruskal-Wallis	Probabilidad (p)
Cantidad de árboles $DAP > 10\text{cm}$	120	4.171	0.041*
Cantidad de árboles $DAP \leq 10\text{cm}$	120	9.769	0.002*
Porcentaje de Hojarasca	120	0.899	0.343
Altura Hojarasca	120	0.291	0.589
Cantidad de hojas	120	0.394	0.5367
Cobertura del dosel	104	6.252	0.012*

*Valores significativos ($p < 0.05$)

Tabla 4. Análisis de ANOVA para la comparación entre las variables del hábitat registradas en bosque primario y secundario.

Variable del hábitat	N	Media cuadrática entre grupos	F	Probabilidad (p)
Cantidad de árboles DAP≤10cm	120	85.008	9.212	0.003*
Cobertura del dosel	104	133.885	7.397	0.008*

*Valores significativos ($p < 0.05$)

Tabla 5. Medias de los datos de las variables de hábitat para el bosque primario y secundario.

Bosque	Abundancia Árboles>10	Abundancia Árboles≤10	%Hojarasca	Altura hojarasca	Cantidad de hojas	Cobertura dosel
Primario	2.43	18.88	88.72	3.02	2.90	75.73
Secundario	2.01	20.56	87.80	3.08	2.97	78

V.VI. RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE LA COMUNIDAD DE ANFIBIOS

En la totalidad de transectos recorridos en este estudio se encontraron 150 individuos pertenecientes a 22 especies de anfibios (Figura 9; Tabla 6). No se registró una diferencia significativa de la riqueza de anfibios entre el bosque primario (16 especies) y el bosque secundario (13 especies) (U de Mann-Whitney= 1667,500; $p = 0.325$) (Anexo 24). Del mismo modo, no se determinó una diferencia en la abundancia relativa de anfibios entre las comunidades analizadas (U de Mann-Whitney= 1449,000; $p = 0.055$; Anexo 25).

Adicionalmente, se identificaron nueve especies únicas para el bosque primario (*Osteocephalus quixensis*, *O. helenae*, *Dendropsophus kamagarini*, *D. rhodopeplus*, *Scinax garbei*, *Pristimantis altamazonicus*, *P. ockendeni*, *P. cf. rhabdolaemus*, *Leptodactylus knudseni*) del total de 16 registradas. En contraste, dentro del bosque secundario se encontraron seis especies únicas (*Ameerega trivittata*, *Dendropsophus minutus*, *Osteocephalus buckley*, *O. lepriurii*, *Phyllomedusa camba* y *Scinax ictericus*).

Familia	Género	Especies	Bosque primario	Bosque secundario	N° total de individuos
Bufonidae	<i>Rhinella</i>	<i>R. margaritifera</i>	2	3	5
		<i>R. marina</i>	4	2	6
Dendrobatidae	<i>Ameerega</i>	<i>A. trivittata</i>		1	1
Hylidae	<i>Dendropsophus</i>	<i>D. minutus</i>		1	1
		<i>D. kamagarini</i>	1		1
		<i>D. rhodopeplus</i>	1		1
	<i>Osteocephalus</i>	<i>O. buckley</i>		1	1
		<i>O. castaneicola</i>	1	2	3
		<i>O. helena</i>	1		1
		<i>O. leprieurii</i>		1	1
	<i>Phyllomedusa</i>	<i>P. camba</i>		1	1
	<i>Scinax</i>	<i>S. garbei</i>	1		1
		<i>S. ictericus</i>		1	1
Strabomantidae	<i>Oreobates</i>	<i>O. quixensis</i>	1		1
	<i>Pristimantis</i>	<i>P.</i>	1		1
		<i>altamazonicus</i>			
		<i>P. ockendeni</i>	1		1
		<i>P. reichlei</i>	31	23	54
		<i>P. cf. rhabdolaemus</i>	1		1
	<i>P. spp.</i>	12	4	16	
		<i>P. toftae</i>	28	19	47
Leptodactylidae	<i>Adenomera</i>	<i>A. andreae</i>	2	2	4
	<i>Leptodactylus</i>	<i>L. knudseni</i>	1		1

Tabla 6. Número de individuos y especies registradas para las comunidades de anfibios presentes en el bosque primario y secundario.

Por otro lado, la composición de las comunidades de anfibios por familias fue similar entre los bosques evaluados en el número de especies (Chi cuadrado=2,74; p=0,60), y en el número de individuos (Chi cuadrado=3,47; p=0,48) (Anexo 26 y 27).

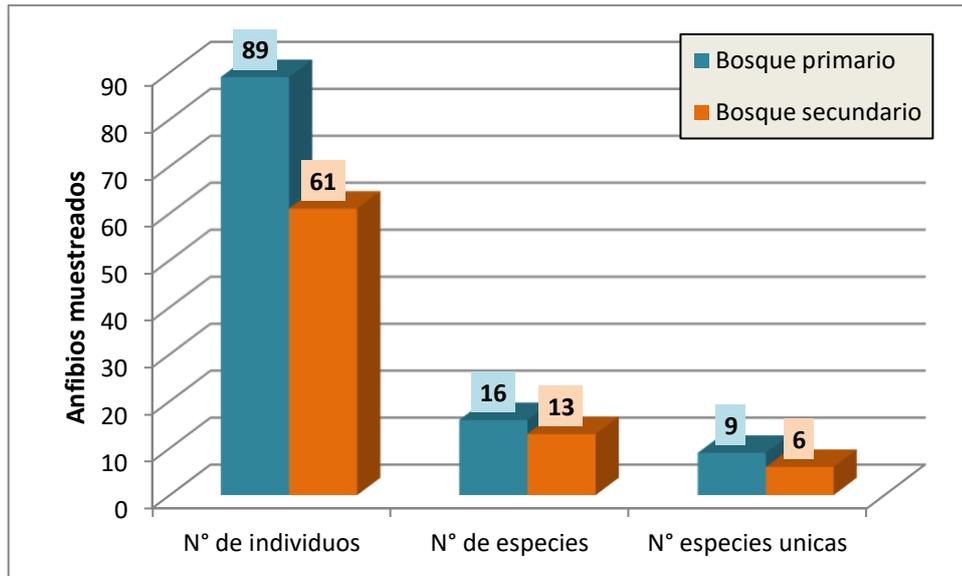


Figura 9. Registros del número de individuos, riqueza de especies y especies únicas para la comunidad de anfibios en el bosque primario y secundario.

V.VII. HORARIO DE ACTIVIDAD

Durante la evaluación por transectos de la comunidad de anfibios en los dos bosques evaluados se registró una mayor cantidad de individuos en el horario nocturno, 127 individuos, comparado con el horario diurno, 23 individuos ($t= 3.94$; $p=0.01$, Anexo 28 y 29). Dentro del horario nocturno, las horas en las cuales se encontraron más individuos fueron entre las 20:30 hrs (28 individuos), 21:00 hrs (32 individuos) y 21:30 hrs (27 individuos) (Figura 10). En contraste, las horas con menor ocurrencia de anfibios fueron los horarios de 8:00 y 8:30 hrs, con registro de solo un individuo en cada uno de estos intervalos horarios. Cabe destacar que el esfuerzo de muestreo por transectos fue el mismo en los dos momentos del día.

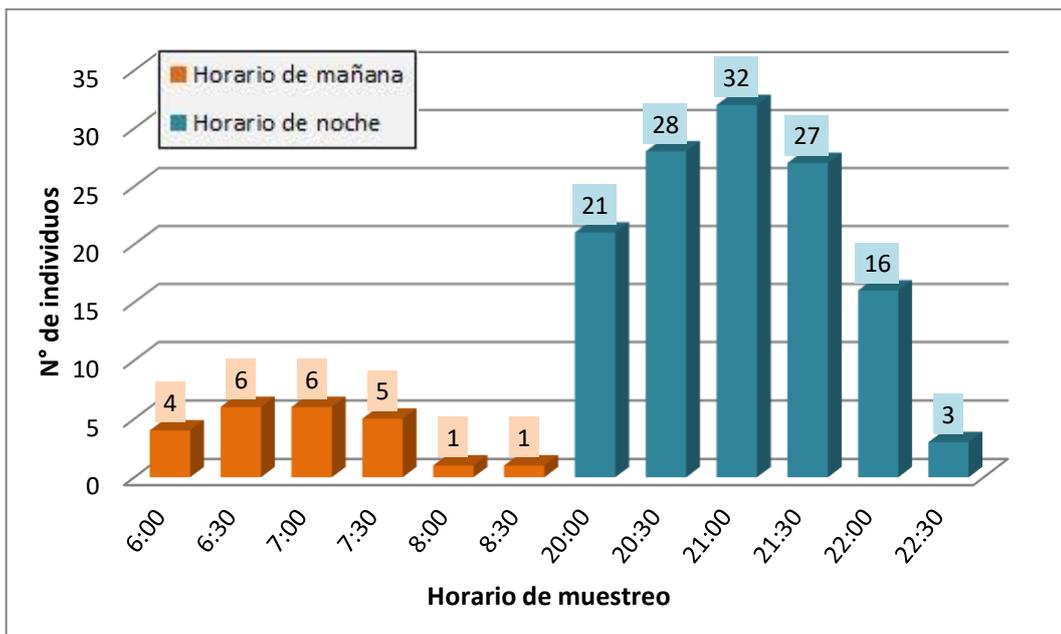


Figura 10. Número de individuos registrados según intervalo horario (cada uno con duración de 30 minutos) y momento del día, mañana o noche, para la totalidad del estudio.

V.VIII. MICROHÁBITATS UTILIZADOS POR LOS ANFIBIOS

No se registraron diferencias significativas entre el uso de los microhábitats empleados por los anfibios identificados en los bosques (Chi cuadrado = 1.57; $p = 0.67$) (Anexo 30 y 31). En ambos bosques el mayor número de anfibios se encontraron en hojas altas, con altura ≥ 1 m (43 individuos en bosque primario y 34 en bosque secundario), mientras que en las ramas de árboles se encontró el menor número de anfibios (0 individuos en bosque primario y 3 en bosque secundario) (Figura 11).

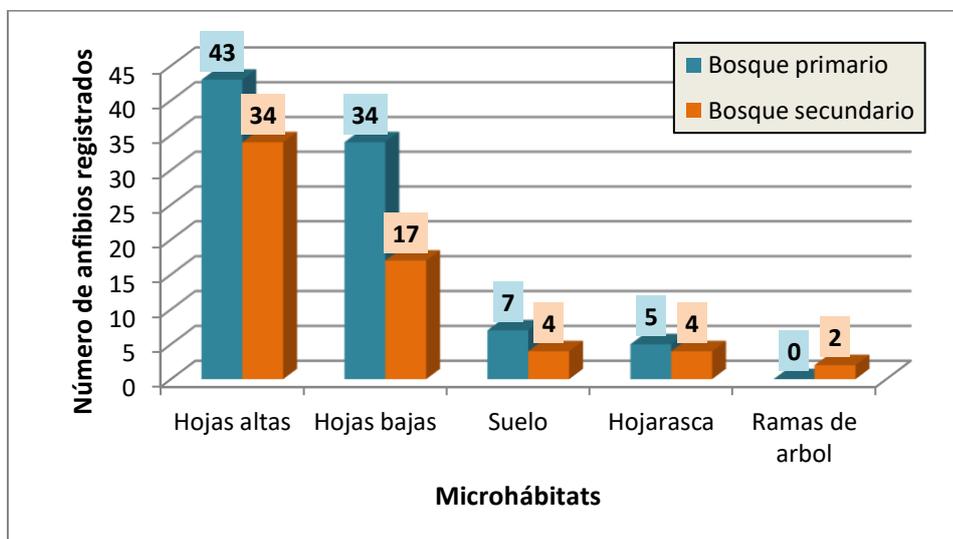


Figura 11. Registro de anfibios por tipo de microhábitats utilizado en bosque primario y secundario.

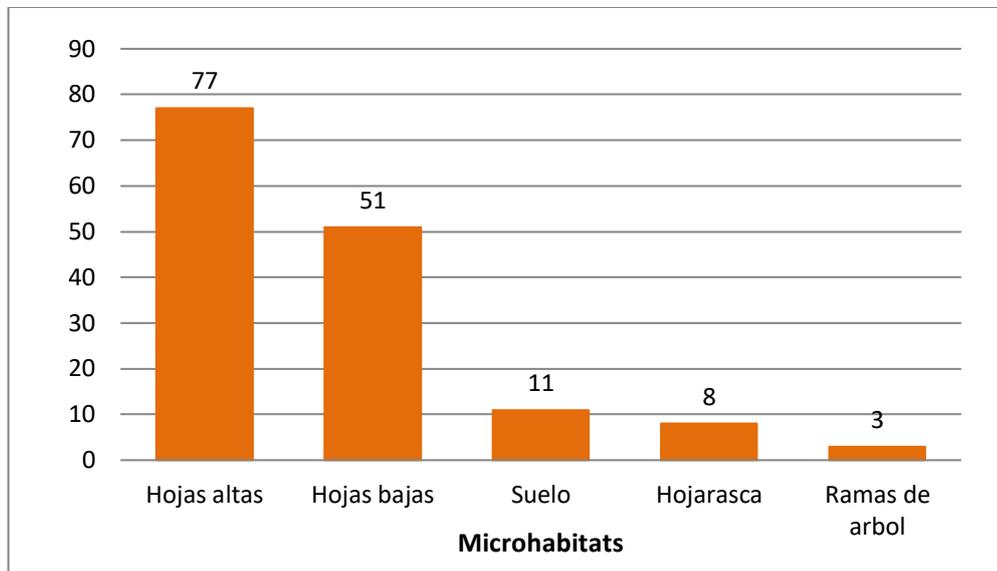


Figura 12. Registro de los microhábitats utilizados por los anfibios en la totalidad del estudio.

V.IX. CURVAS DE ACUMULACIÓN DE ESPECIES

A partir de los estimados del índice de Jacknife 1 para el bosque secundario (13 especies observadas) se registro el 66% de la riqueza total o estimada (17 especies). En el caso del bosque primario (16 especies observadas) se registro el 60% de la riqueza total o estimada (17 especies) (Figura 13 y 14). Por lo tanto, se ha registrado un porcentaje representativo y similar de la riqueza total de anfibios en ambos tipos de bosque.

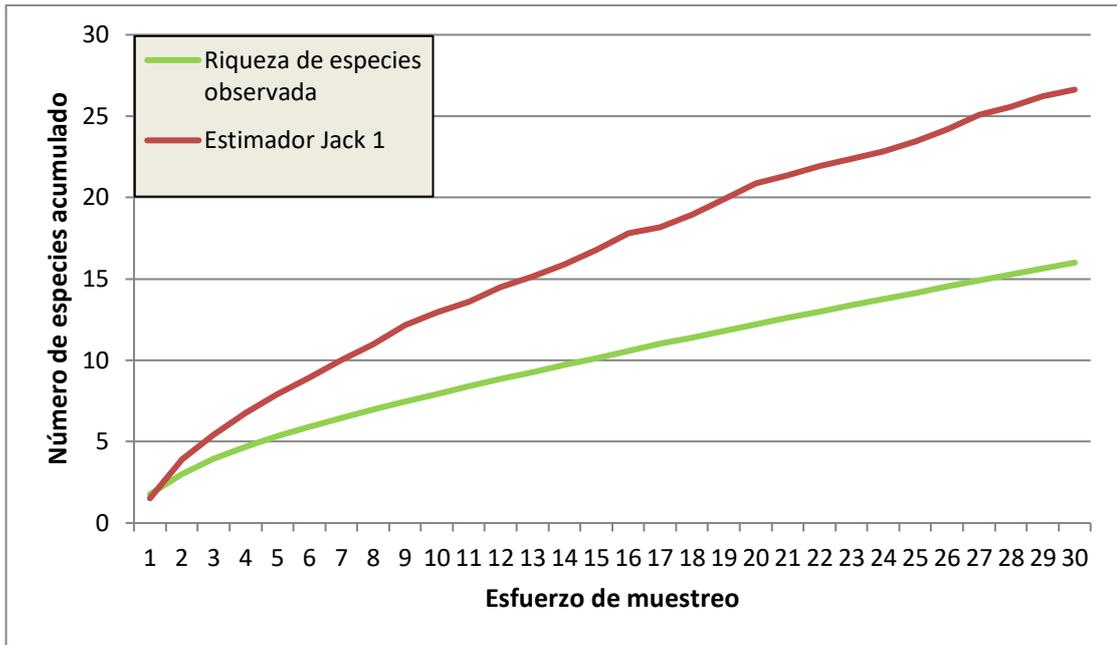


Figura 13. Curva de acumulación de especies para el bosque primario. Indicado la riqueza total o estimada empleando el estimador Jack1 y la riqueza observada de especies (S) en relación al esfuerzo de muestreo (transectos).

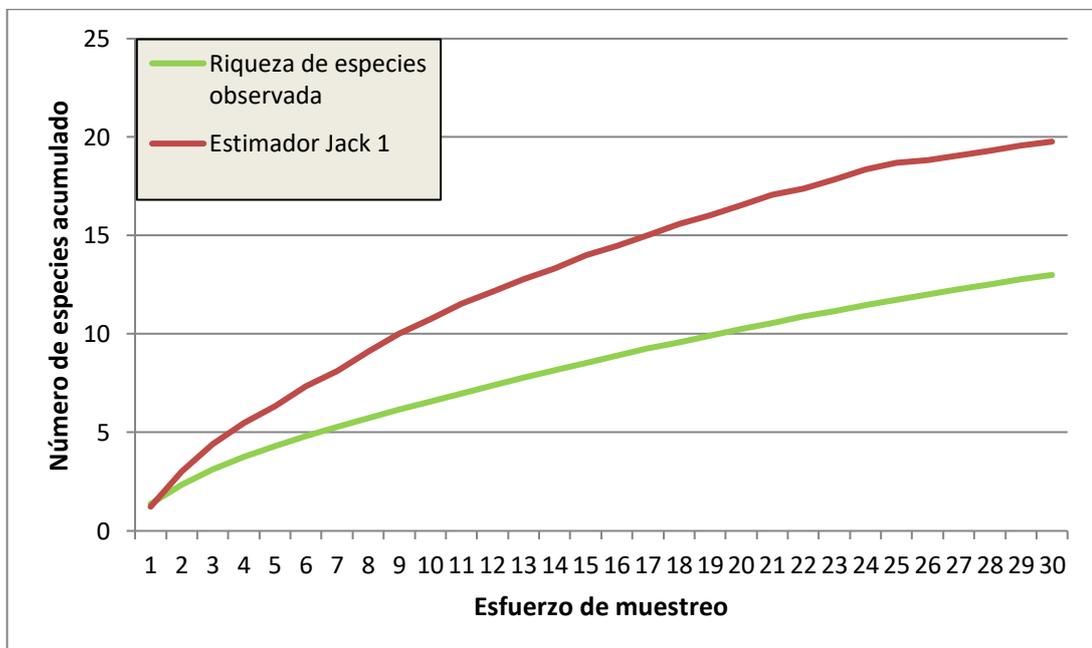


Figura 14. Curva de acumulación de especies para el bosque secundario. Indicado la media del estimador Jack1 y la riqueza observada de especies (S) en relación al esfuerzo de muestreo (transectos).

V.X. ANÁLISIS DE COBERTURA DE LA MUESTRA

Se obtuvo una cobertura de muestreo de 0.89 (89%) para el bosque primario y de 0.90 (90%) para el bosque secundario. Lo cual indica que la probabilidad de que un nuevo recorrido se encontrara una especie nueva era menor a 0.11. Asimismo, se esperaría que un mayor esfuerzo de muestreo, el cual alcanzaría un aproximado de 125 individuos muestreados por bosque, contribuiría a llegar al 100% de cobertura del muestreo (Figura 15).

En cuanto a los datos de riqueza, se consideró que al aumentar el esfuerzo de muestreo se podrían obtener más de 15 especies para el bosque secundario y 20 especies para el bosque primario (Figura 16).

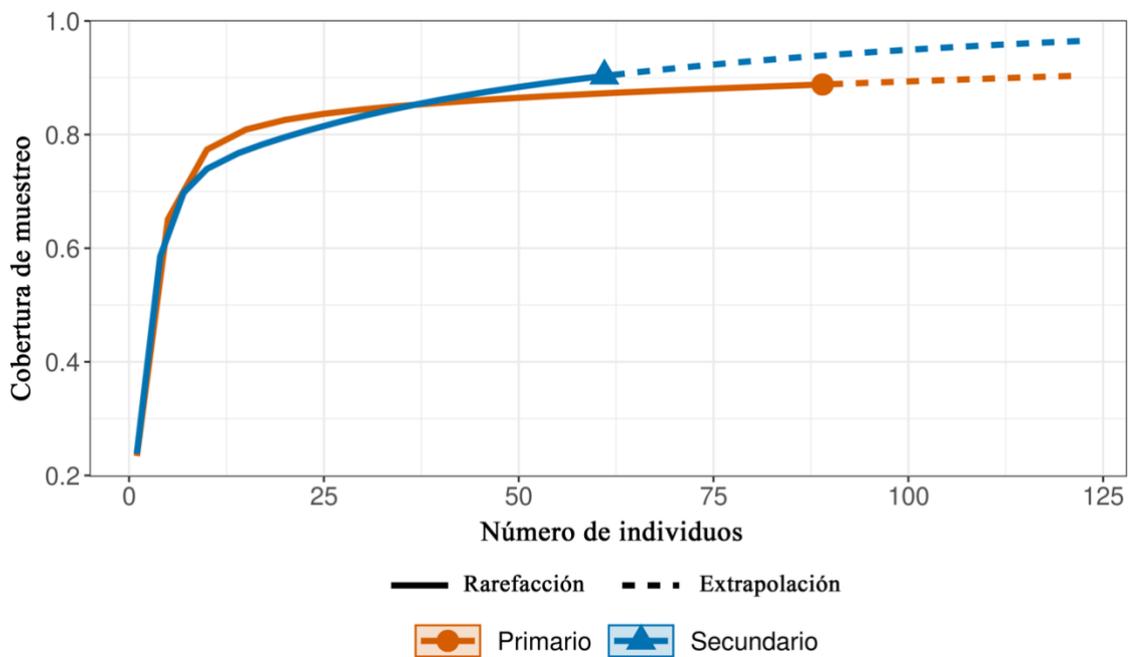


Figura 15. Número de individuos estimados según cobertura de muestreo para el bosque primario y secundario.

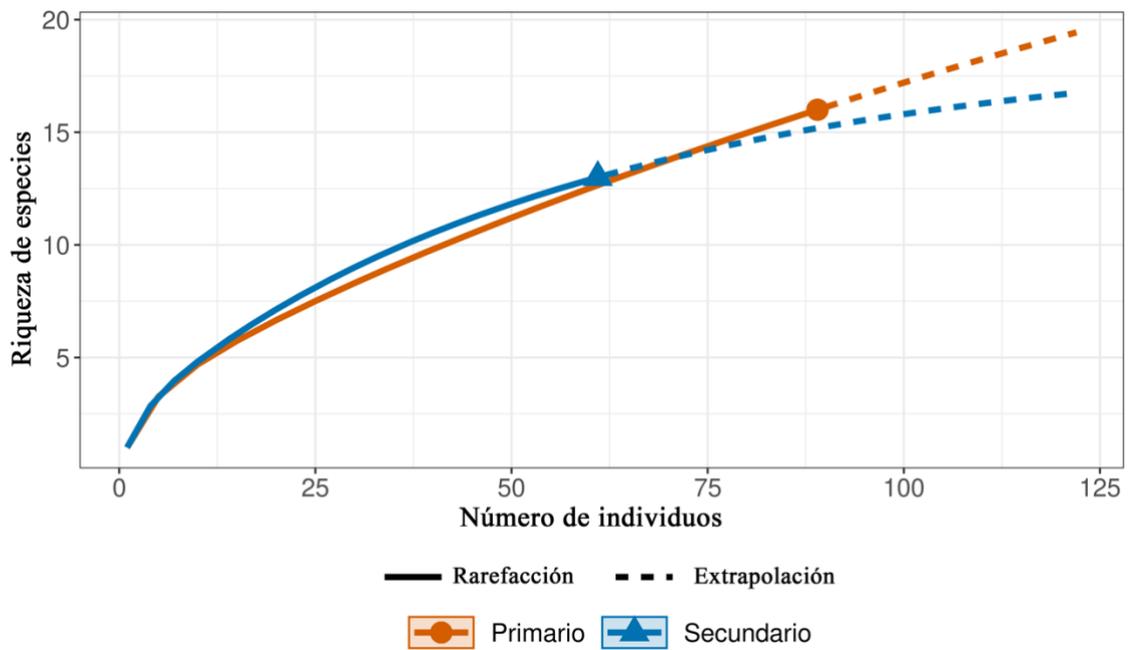


Figura 16. Riqueza de especies estimada según número de individuos y cobertura del muestreo para el bosque primario y secundario.

Para los valores de diversidad según cobertura del muestreo, se observó que hasta con un mismo nivel de cobertura de 0.8, no se puede afirmar que haya diferencias significativas entre las comunidades de anfibios, debido a que las curvas y sus intervalos de confianza se superponen (Figura 17).

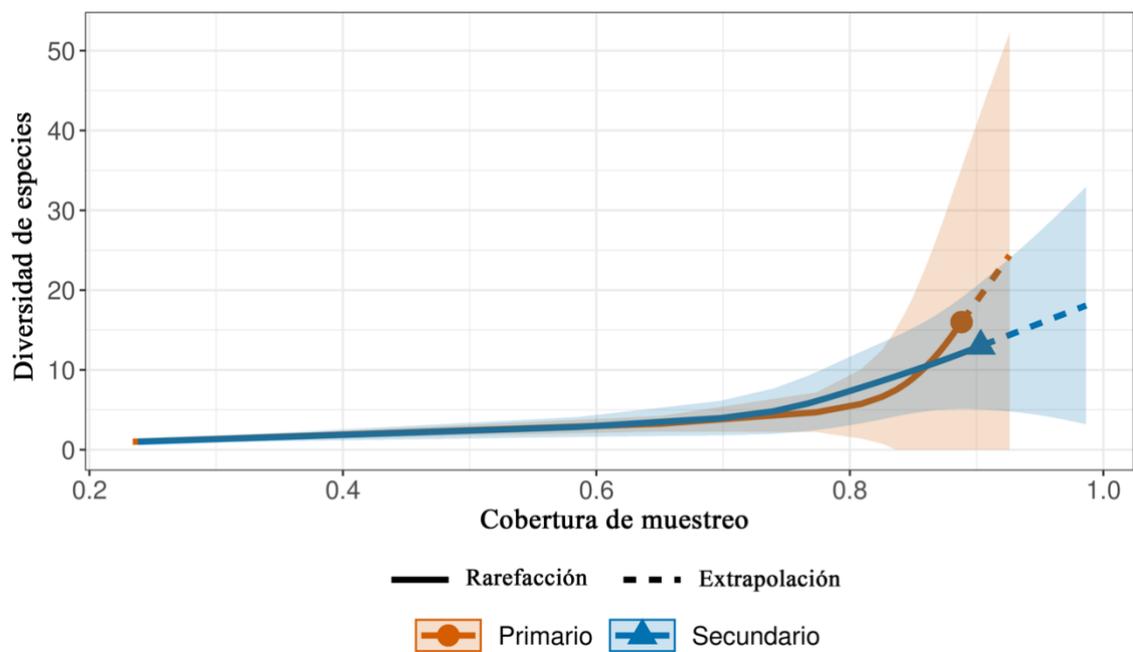


Figura 17. Diversidad de especies estimada según cobertura de muestreo para el bosque primario y secundario. Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza al 95%.

V.XI. ÍNDICES DE DIVERSIDAD Y SIMILITUD

Para analizar la diversidad en cada bosque se determinaron los valores de los índices de alfa de Fisher, Shannon (H), Simpson (1-D) y la serie de Hill (qD). Los bosques mostraron los mismos valores para el índice de Simpson y variaron ligeramente entre si en los índices de Alfa de Fisher y Shannon (Tabla 7). Sin embargo, no se encontró una diferencia significativa entre los bosques para ninguno de los tres índices de diversidad (valores de $p > 0.05$ en todas las comparaciones) (Anexo 32).

Tabla 7. Valores de los índices de diversidad Shannon, Simpson y alfa de Fisher para el bosque primario y secundario.

Sitios	ÍNDICES DE DIVERSIDAD		
	Alfa de Fisher (S)	Shannon (H)	Simpson (1-D)
Bosque primario	5.69	1.82	0.76
Bosque secundario	5.06	1.80	0.76

El análisis de los perfiles de diversidad de anfibios utilizando la serie de números de Hill demostró que hubo una similitud en la diversidad α_1 y α_2 de las áreas evaluadas. Para el bosque primario se determinaron los siguientes índices $\alpha_0 = 16$, $\alpha_1 = 6.14$ y $\alpha_2 = 4.12$. Por otro lado, para el bosque secundario se obtuvieron los siguientes valores: $\alpha_0 = 13$, $\alpha_1 = 6.04$ y $\alpha_2 = 3.99$ (Figura 18). Observando el gráfico con los intervalos de confianza al 95%, ocurrió una considerable superposición de las curvas de ambos bosques, por lo que no se obtuvo una diferencia significativa de los perfiles de diversidad (Figura 19).

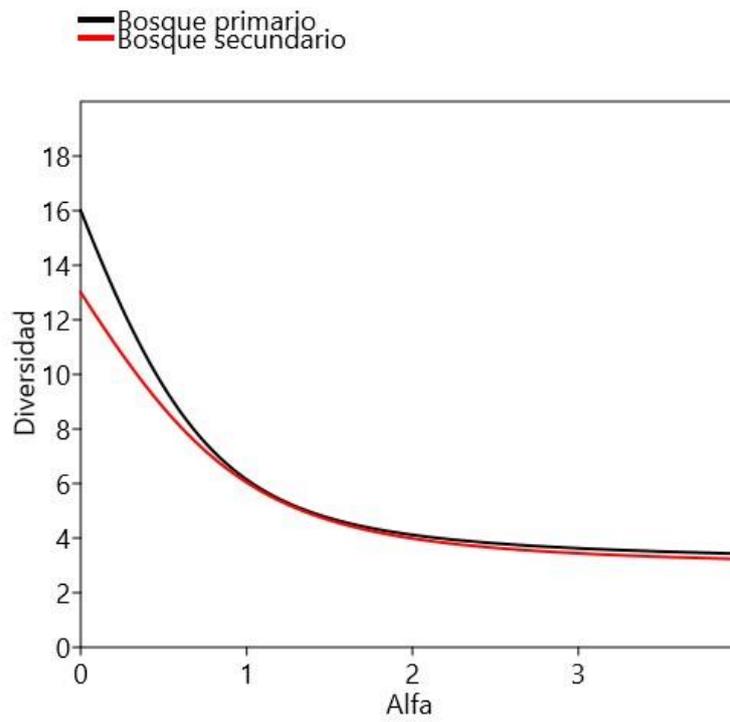


Figura 18. Curva de perfiles de diversidad para el bosque primario y el bosque secundario.

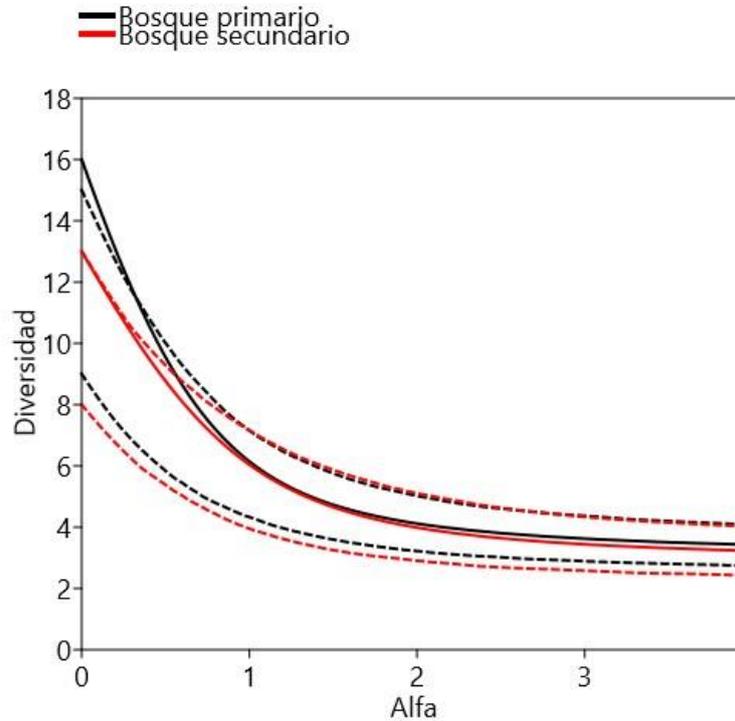


Figura 19. Curva de perfiles de diversidad con los intervalos de confianza al 95% para el bosque primario y secundario.

Se calculó el índice de similitud de Jaccard, registrando un valor bajo de 0.31 (31% de similitud) entre los bosques (Tabla 8). Por otro lado, para el índice de Chao-Jaccard, que considera la similitud en abundancia de individuos, se obtuvo un valor considerablemente alto de 0.82 (82% de similitud) entre las dos áreas muestreadas.

Tabla 8. Índices de similitud de Jaccard y Chao-Jaccard para el análisis comparativo de la comunidad de anfibios entre el bosque primario y secundario.

INDICES	VALORES
Índice de Jaccard	$S_j = 0.31$ (31%)
Índice Chao-Jaccard abundancia	$J_{abd} = 0.82$ (82%) U=0.9 V=0.9

V.XII. ESCALADO MULTIDIMENSIONAL NO MÉTRICO PARA LA COMUNIDAD DE ANFIBIOS EN BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO

Observando la distribución de datos obtenida en el gráfico del análisis de escalado multidimensional no métrico se reconoció una similitud parcial entre la comunidad de anfibios de los bosques primario y secundario (Figura 20). Sin embargo, el estrés de la prueba fue 0.53, utilizando un índice de similitud de Bray-Curtis, lo cual representa un nivel de estrés de la prueba alto por lo que resultó peligroso interpretar lo obtenido en el sentido de similaridad o disimilaridad entre los datos.

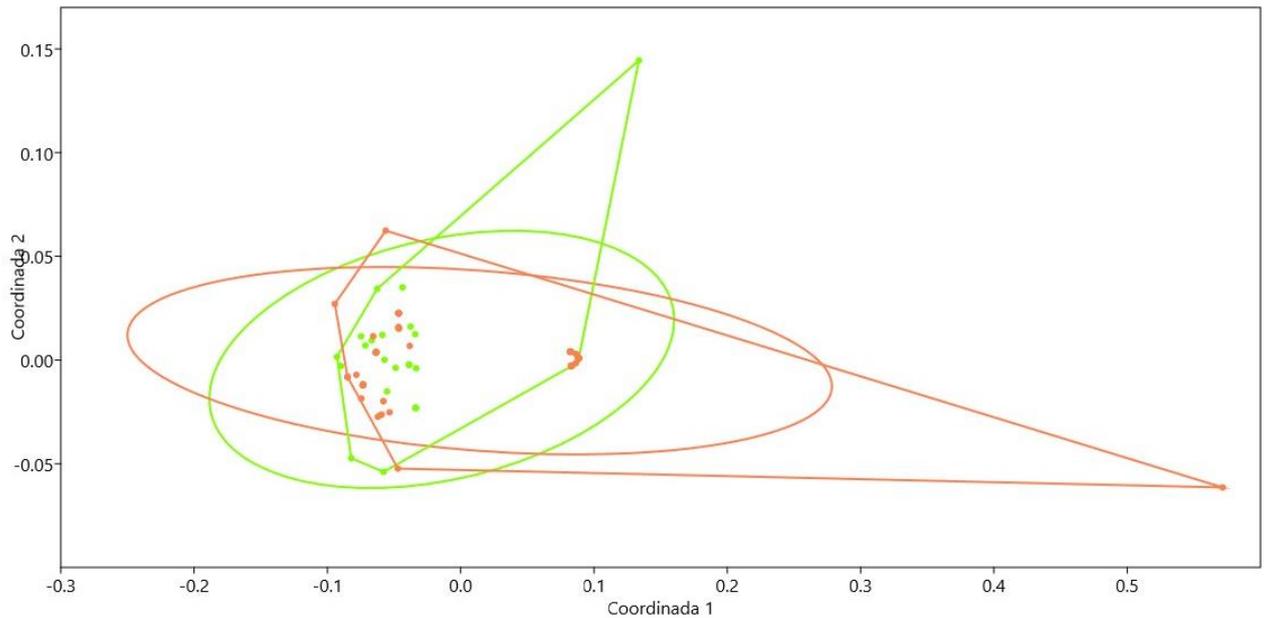


Figura 20. Análisis comunitario de las abundancias de especies de anfibios en bosque primario (Línea roja) y secundario (Línea verde) mediante NMDS. Las elipses representan el grado de confianza al 95%.

V.XIII. ANÁLISIS DE LA CONTRIBUCIÓN DE CADA ESPECIE A LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS COMUNIDADES DE ANFIBIOS

Si bien los resultados previos indicaron una alta similitud entre las comunidades de anfibios, se determinó la contribución de cada especie a las diferencias de la comunidad entre los bosques mediante el análisis de SIMPER. Las especies *P. reichlei* y *P. toftae*, las cuales tuvieron el mayor número de individuos registrados en el muestreo para ambos bosques (Tabla 6), mostraron la mayor contribución a la diferencia en la comunidad (34.79% y 30.03%, respectivamente, y 64.82% acumulada) (Anexo 33). Las especies del género *Pristimantis*, no identificadas y agrupadas como *Pristimantis spp* fueron las siguientes con mayor contribución a las diferencias encontradas (12.9%).

A partir de los resultados del análisis de SIMPER, se realizó una comparación entre las abundancias relativas de las especies con mayor contribución a las diferencias encontradas entre los bosques (*P. reichlei* y *P. toftae*). Sin embargo, no se encontró una diferencia significativa entre las abundancias de estas especies comparando entre los bosques primario y secundario (*P. reichlei* $U= 1671.5$, $p=0.43$; *P. toftae* $U=1557.0$, $p=0.12$) (Anexo 34).

Por otro lado, al realizar la comparación entre los bosques considerando los datos obtenidos para el género *Pristimantis*, se determinó una diferencia significativa entre riqueza de especies ($U=1344.5$; $p=0.01$) y entre el número de individuos registrados ($U=1401.5$; $p=0.03$) (Anexo 35 y 36). En comparación, analizando los datos de la familia de Hylidae, la cual tuvo la mayor representación de especies en todo el estudio, no se encontró una diferencia significativa entre los bosques ($U= 1765.0$, $p=0.72$; Anexo 37).

VI. DISCUSIÓN

En el presente estudio se logró comparar las comunidades de anfibios de un bosque primario y secundario, sin encontrar diferencias significativas en la abundancia relativa, riqueza y diversidad de especies entre los bosques, a pesar de haber identificado diferencias entre las zonas en cuanto a abundancia de árboles, cobertura del dosel, temperatura ambiental y humedad relativa. No obstante, los análisis realizados contribuyeron a identificar variables del hábitat que pudieron influenciar en la similitud de comunidades de anfibios entre los bosques, además de identificar una posible respuesta especie específica de los anfibios del género *Pristimantis* frente a las diferencias en la estructura de los bosques.

En la totalidad del estudio únicamente se encontraron especies pertenecientes al orden Anura. Individuos de los órdenes Caudata y Gymnophiona no fueron registrados bajo la metodología de transectos durante esta investigación. Estos resultados son similares a evaluaciones de anfibios en la Amazonía, donde el orden Anura siempre resultó ser el más abundante (Pearman et al., 1995; Ribeiro et al., 2009). En el Perú se han registrado 602 especies de este orden, la mayoría perteneciente al género *Pristimantis*, 139 especies (MINAM, 2018). Asimismo, es importante considerar que para el Perú los anuros representan el 96.5% del total de anfibios, seguidos por los gimnofiones y los caudatos (0.5% y 3% respectivamente) (SERFOR, 2018).

VI.I. COMPARACIÓN DE LA ESTRUCTURA DEL BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO

A pesar de la cercanía entre las áreas evaluadas, se encontraron variaciones en la estructura de los bosques. Esto sustentaría la adecuada categorización preliminar hecha en este estudio sobre los dos tipos de bosque con grado de perturbación antrópica diferentes. De manera general, lo obtenido por el análisis de NMDS demostró una similitud parcial, de los factores del hábitat entre los bosques, por lo que se interpretó que solo ciertas variables se diferenciaban significativamente entre las áreas evaluadas.

Particularmente para la temperatura ambiental y humedad relativa las diferencias registradas pudieron atribuirse a variaciones en la estructura y distribución vegetal. Generalmente, una mayor apertura del dosel dentro de un bosque incrementa la cantidad

de luz que logra ingresar, la cual eleva la temperatura y humedad relativa cerca al suelo (Brown, 1993; Hardwick, 2015). En contraste, una disminución de la incidencia de luz causada por un dosel cerrado disminuye la temperatura y presión de vapor del hábitat (Brown, 1993).

Basándose en lo estipulado y considerando que los data loggers registraron datos a nivel del suelo, la temperatura y humedad relativa ambiental pudieron estar influenciadas por la cobertura de dosel. Un mayor ingreso de luz en el bosque primario, como resultado de una menor cobertura de dosel, pudo haber elevado la temperatura ambiental y humedad relativa del hábitat a una altura cercana al suelo, llegando a ser significativamente diferentes a lo registrado en el bosque secundario. Para obtener una mayor explicación sobre la incidencia de luz solar en estos tipos de bosques, así como su influencia en la temperatura ambiental y humedad relativa, se podría considerar realizar evaluaciones de la estructura vertical de los bosques y de la distancia entre arboles.

De manera complementaria, se registró una mayor temperatura de suelo en el horario de mañana para el bosque primario a comparación del bosque secundario. Siendo este momento del día donde hubo una mayor radiación solar, a comparación con el horario de noche, se podría apoyar la idea de un mayor ingreso de luz en el bosque primario. Sin embargo, no se encontró una relación significativa al analizar la correlación entre la temperatura de suelo y la cobertura del dosel en este bosque, a pesar de haber una ligera correlación negativa entre las variables.

Se ha observado que en un bosque secundario la alteración de la cobertura de dosel puede generar cambios en la humedad, temperatura y condiciones de luz (Brown, 1993). Esto a su vez puede influenciar en la diversidad de la zona, modificando la fenología del bosque y la composición de la comunidad (Koltunov et al., 2009; Holmes et al., 2002).

En contraste, se han analizado bosques tropicales amazónicos en donde un 50% de la apertura del dosel causada por tala selectiva logró recuperarse dentro del primer año de regeneración (Asner, 2004). Complementariamente, se ha propuesto que el impacto en el dosel depende de la intensidad y el método de tala que haya afectado al bosque (Keller, 2004; Schulze y Zweede, 2006). Se sabe que bosques que han sufrido tala selectiva de madera logran regenerarse luego de 8 años posteriores a la perturbación, llegando a tener condiciones similares a los de una zona no perturbada (Carvalho et al., 2017). Por esta

razón, puede que la tala selectiva realizada en el bosque secundario estudiado no haya causado un impacto crítico en la cobertura del dosel o que el impacto haya sido mitigado por un proceso de regeneración natural del bosque.

Cabe resaltar que incrementando el número de data loggers utilizados para el registro de temperatura ambiental y humedad se podrían obtener datos desde distintos puntos del bosque, lo cual mejoraría la interpretación de las variables en cada zona. Ciertos factores, como un haz de luz posicionado directamente en un data logger pudieron perturbar la medición de temperatura y humedad. Utilizar una mayor cantidad de herramientas de medición puede mejorar la cantidad de datos recolectados, así como evitar posibles sesgos.

Por otro lado, las variaciones en la abundancia de árboles con diferente medición DAP obtenidas en este estudio han sido encontradas por otros investigadores al momento de realizar comparaciones entre bosques intactos e impactados (Laurance et al., 1997, Berenguer et al., 2014). Generalmente, los bosques secundarios sufren una mayor pérdida de árboles grandes y de mayor grosor, así como de biomasa vegetal, los cuales recuperan progresivamente pero no alcanzan los niveles previos a la alteración antropogénica (Laurance et al., 1997). Esto puede depender mucho del tiempo de regeneración transcurrido en el bosque secundario, ya que generalmente los primeros 10 a 30 años están dominados por especies pioneras en desarrollo (Laurance et al., 2011; Peña-Claros, 2003; Hernandez et al., 2015).

Durante el presente estudio, el bosque secundario se encontró aproximadamente dentro de los 10 primeros años de su proceso de recuperación después de haber sufrido eventos de tala selectiva. Debido a la falta de un estudio previo relacionado a los impactos en la zona fue difícil cuantificar la magnitud de los mismos; sin embargo las perturbaciones generadas principalmente por tala selectiva de especies maderables y su extracción fueron corroborados al recorrer el bosque secundario y recoger el testimonio de los propietarios del área. Teniendo esto en consideración, haber encontrado una mayor abundancia de árboles con $DAP < 10$ cm en el bosque impactado podría indicar un dominio de especies pioneras en desarrollo como parte del propio proceso de regeneración.

Teniendo en cuenta el análisis del uso de microhábitats por parte de los anfibios se podría considerar que la variable de vegetación “abundancia de arboles” pudo proporcionar los

microhábitats más importantes para los anfibios. Esto debido a que la mayoría de estos fueron registrados sobre hojas de arboles o arbustos. Efectivamente, se ha encontrado una relación positiva entre la ocurrencia de anfibios y la abundancia de árboles en un bosque (Cortes-Gómez et al., 2013). Esto podría explicar el haber registrado una comunidad de anfibios en el bosque secundario similar a la del bosque primario, ya que se encontró una buena cantidad de microhábitats disponibles para estas especies.

Existe un alto poder de regeneración en bosques Neotropicales, sin embargo esto se encuentra condicionado a diversos factores del hábitat y al uso de la tierra (Guariguata & Ostertag, 2001). Se ha determinado como durante los primeros años de regeneración de bosques secundarios Neotropicales ocurre un proceso de cierre del dosel, aumento de la diversidad de especies, aumento del área basal y biomasa, lo cual genera que, con el paso del tiempo, muchas de sus características se asemejen a las de un bosque maduro (Peña-Claros, 2003).

A pesar de todo, el proceso de regeneración en un bosque no implica que se regresen a condiciones pre perturbación sino que se recupere la funcionalidad del hábitat para albergar una comunidad de especies (Ghazoul y Chazdon, 2017). En hábitats perturbados las especies pioneras y sus interacciones interespecíficas influyen en las primeras etapas de regeneración, mientras que en las etapas futuras es la competencia y tolerancia al medio lo que determina la comunidad de especies (Guariguata y Ostertag, 2001; Lohbeck et al., 2013). De esta manera, es posible que las especies afectadas por las perturbaciones en el bosque secundario hayan sido reemplazadas por especies ecológicamente similares o especies nuevas con una ocurrencia baja en el hábitat, lo cual no generaría una alteración significativa de la comunidad.

VI.II. COMPARACIÓN DE LA COMUNIDAD DE ANFIBIOS EN EL BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO

En el presente estudio no se determinó una diferencia significativa en la abundancia relativa, la riqueza o la diversidad de la comunidad de anfibios entre el bosque primario y secundario. Esto concuerda con estudios previos realizados en selva amazónica en donde no se reportan diferencias de riqueza y diversidad de especies entre estos tipos de bosques (Gardner et al., 2007; Cortes-Gómez et al., 2013). Sin embargo, el impacto de las perturbaciones en un bosque también puede tener repercusiones a nivel de la

composición de la comunidad, debido a que las especies se ven afectadas de forma diferenciada por las alteraciones de su hábitat (Thompson y Donnelly, 2018; Acevedo y Aide, 2019). Lo cual podría indicar que si bien los bosques secundarios, particularmente en la región amazónica, logran tener un rol importante como refugio de ciertas especies de anfibios, su valor en conservación aún es complementario al de bosques primarios frente a los requerimientos de diversas especies.

La similitud de la comunidad de anfibios no fue lo esperado al plantear este proyecto, ya que se esperaba que las diferencias en la composición de los bosques se vieran reflejadas de manera general a nivel de la comunidad de anfibios. Si bien algunos estudios apoyaban dicho planteamiento inicial, considerando bosques secundarios con más de 30 años de regeneración después de la perturbación sufrida (Gardner et al. 2007; Gibson et al., 2011; Jongsma et al, 2014), otros han reportado casos en los cuales la comunidad de anfibios en un bosque secundario resulta similar a la comunidad de un bosque primario (Tocher et al., 1997; Reichert, 2004; Herrera-Montes y Brokaw, 2010; Whitworth et al., 2016). Esto puede ocurrir debido a que al inicio del proceso de regeneración del bosque suele haber un incremento de especies nuevas o colonizadoras, las cuales no modifican inmediatamente los patrones de abundancia en la comunidad, pero sí generan un aumento de la riqueza de especies durante esta etapa de sucesión del bosque (Guariguata y Ostertag, 2001). Considerando esto, es importante el incrementar el conocimiento de los factores que propician un cambio en la comunidad de anfibios en los bosques secundarios, tales como el nivel de perturbación sufrido, el tiempo de regeneración del bosque después de la perturbación y la presencia de especies específicas.

Si bien la mayoría de especies encontradas en el estudio han sido reportadas en evaluaciones o inventarios en otras zonas del distrito de Las Piedras y de la región de Madre de Dios, el encontrarlas lejos del río Las Piedras, donde se han llevado a cabo gran parte de las evaluaciones (Von May et al., 2009; Figueroa y Stucchi, 2010), representa un aporte importante para el conocimiento de la diversidad de anfibios en este distrito, sobre todo por la presión de perturbaciones que sufren los bosques en esta zona.

Para la evaluación de la diversidad de anfibios, si bien los índices de Simpson y Shannon han sido comúnmente utilizados en estudios de diversidad, el utilizar múltiples índices puede contribuir a superar las limitaciones independientes de un único estimador (Morries et al., 2014). Por esta razón, estos fueron complementados por los índices Alfa de Fisher

y la serie de números verdaderos de Hill. No obstante, ninguno de los índices mostró valores significativamente diferentes entre las comunidades de anfibios presentes en los bosques evaluados en esta investigación.

En cuanto a la diversidad de Hill, no se pudo afirmar que hubo diferencias significativas entre el bosque primario y secundario, debido a que, tanto para la curva de acumulación como para la gráfica de cobertura de muestreo, se observó una superposición importante entre las curvas de diversidad. Esto confirmó la similitud entre las comunidades de anfibios presentes en los bosques evaluados.

Por otro lado, las curvas de acumulación de especies obtenidas demostraron que el esfuerzo de muestreo realizado pudo ser mayor para ambos bosques. Sin embargo el porcentaje de especies observadas permitió tener una visión general de la comunidad de anfibios en cada zona. Cabe resaltar que en algunas fuentes bibliográficas se indica que el registrar un 50% de riqueza total la evaluación puede considerarse como representativa de la comunidad estudiada (MINAM, 2015). Complementariamente, mediante la extrapolación del análisis de cobertura de muestreo, tanto el bosque primario como secundario tuvieron un porcentaje de completitud alto para el número de individuos, pero menor para la riqueza de especies.

Un aumento en el esfuerzo de muestreo durante un periodo de tiempo extendido puede contribuir a obtener una mayor cantidad de datos y, generalmente, esto propicia un registro de especies menos frecuentes que podrían aportar más diferencias entre las comunidades. Asimismo, para estudios con anfibios, realizar varias evaluaciones tanto en época seca como en época de lluvias complementará la información obtenida.

Cabe resaltar que al incrementar el esfuerzo de muestreo no esperaríamos observar un cambio significativo en el patrón de las especies encontrado en cada comunidad de anfibios. En ese sentido, esperaríamos un aumento en el número de especies registradas, incrementando el número de especies raras y poco abundantes; sin embargo, paralelamente se incrementaría el número de individuos de las especies con mayor abundancia y estas seguirían teniendo una mayor frecuencia en la comunidad.

Un factor a considerar en relación a la similitud encontrada entre las comunidades de anfibios fue la distancia entre las dos zonas evaluadas. Si bien la dispersión promedio reportada en anuros no es muy amplia (Smith & Green, 2005), las zonas de evaluación se

encontraron separadas por aproximadamente un kilómetro entre cada centro del bosque por lo que el intercambio de especies entre zonas pudo ser posible. A pesar de esto, se reconoce que la movilidad en anfibios es reducida (en ciertos casos menor a 400 metros) y resulta energéticamente costosa, por lo que se esperó que la distancia entre los bosques no significara un sesgo importante, más aún si se consideraba el nivel de perturbación que había sufrido el bosque secundario a comparación del bosque primario.

Como se podría esperar, en bosques amazónicos se ha encontrado que la similitud en la comunidad de especies en diferentes tipos de bosques disminuye al aumentar la distancia geográfica (Von May et al., 2010). Adicionalmente, las fuentes de agua que recorrían ambos bosques en la zona podrían favorecer el intercambio de especies, especialmente para aquellas con un ciclo de vida dependiente al agua. Se sugiere que estudios similares puedan evaluar la influencia de la distancia entre zonas al momento de realizar estudios comparativos entre comunidades de anfibios presentes en diferentes tipos de bosque.

A pesar de lo encontrado, el índice de Jaccard únicamente determinó un 31% de similitud en la riqueza entre las comunidades de anfibios. Este valor podría atribuirse al registro alto de especies únicas para cada bosque, la mayoría de las cuales presentaron una baja frecuencia. Resultados similares se han reportado en comunidades de anfibios en la Amazonía, donde un valor bajo del índice de Jaccard sugiere diferencias entre las especies compartidas bosque primario y secundario (Reichert, 2004).

En contraste, las especies compartidas entre los bosques fueron las más abundantes en las zonas evaluadas. Esto último, podría explicar el alto nivel de similitud (82%) entre los bosques obtenido por el índice de abundancias Chao-Jaccard, ya que esta fórmula es, por diseño, sensible a los cambios en la abundancia relativa de especies compartidas (Chao et al., 2005).

Lo obtenido a partir de los índices nos podría indicar que las especies con una mayor abundancia en las comunidades, las cuales fueron similares para los bosques evaluados (*P. reichlei* y *P. toftae*, en ambos casos), tuvieron una mayor influencia en los patrones encontrados. Por otro lado, si bien se registraron especies únicas para cada bosque, su baja abundancia generó que estas aportaran poco a las diferencias observadas entre las comunidades de anfibios.

Se ha sugerido que el encontrar diferencias en la abundancia relativa en áreas fragmentadas indica un cambio en la contribución de varias especies en relación al estado del hábitat durante la regeneración del bosque (Herrera-Montes y Brokaw, 2010). Lo cual podría sugerir no solo que el analizar abundancias, complementario a la riqueza o diversidad de especies, puede resultar en un mejor entendimiento de la comunidad (Von May et al., 2010), sino que se debe tener en consideración la contribución de ciertas especies con una mejor adaptación a los bosques secundarios (Cortes-Gómez et al., 2013; Thompson et al., 2013).

Efectivamente, la capacidad de las especies de anuros para aprovechar los hábitats disponibles dentro de un bosque fragmentado puede determinar su presencia o ausencia en estas zonas (Tocher, 1996). Asimismo, los factores ambientales post perturbación pueden beneficiar a la reincorporación o adaptación de anuros, sobre todo para las especies generalistas (Palmeirim et al., 2017).

Para los bosques analizados, las especies de mayor contribución a las diferencias encontradas entre las comunidades de anfibios fueron las pertenecientes al género *Pristimantis*. Este género de anuros tiene la diversidad de especies más alta de vertebrados terrestres (Hedges et al., 2008; Frost, 2018), y han demostrado ser especialistas y buenos indicadores del nivel de perturbación en bosques amazónicos (Pearman, 1997). La diversidad de especies y de patrones crípticos de las mismas se relacionan a eventos de radiación evolutiva ocasionados directa o indirectamente por la orogenia andina (Waddell et al., 2018).

Los anuros del género *Pristimantis*, al ser menos exigentes con su asociación a las fuentes de agua para reproducción, generalmente relacionan su ocurrencia a la humedad del ambiente (Lynch, 1979). Estas especies generalmente prefieren los hábitat con mayor humedad, lo cual favorece su actividad reproductiva y les permite evitar deshidratación (Navas, 1996; Akmentins et al., 2014). De esta forma, la diferencia en humedad relativa entre los bosques estudiados pudo favorecer a que se encontrara una mayor abundancia relativa y riqueza de especies en el bosque primario a comparación con el secundario.

Las especies de *Pristimantis* también se ven afectadas por el efecto de borde de bosque, mostrando mayor abundancia y diversidad al aumentar la distancia con el borde (Maynard et al., 2016). Esto se debe a que estos anfibios son altamente sensibles a los cambios de

humedad y a la disminución de microhábitats óptimos disponibles, lo cual usualmente ocurre en los bordes de bosque (Dixo y Martins, 2008; Schlaepfer y Gavin, 2001). De esta forma se consideraría que las especies de este género están mayormente asociadas al interior del bosque y pudieron verse negativamente afectadas ante un mayor efecto de borde como consecuencia de tala en el bosque secundario.

Generalmente, la presencia de anuros del género *Pristimantis* es un indicador de la calidad del hábitat debido a que son especies cuya supervivencia y desarrollo depende de las condiciones óptimas del bosque (Lynch, 1979; Toral et al., 2002; López-Rojas et al., 2015). Asimismo, su presencia constituye un indicio fundamental hacia la reconstrucción de la funcionalidad del bosque, debido a su rol en la disponibilidad de nutrientes (Beard et al., 2002) y su rol en la red trófica (Stewart y Woolbright, 1996). Considerando las diferencias encontradas en el estudio para la abundancia relativa y riqueza de especies del género *Pristimantis*, es posible que, si bien en términos generales las comunidades de anfibios fueron similares, ciertas diferencias entre los bosques pudieron observarse en estas potenciales especies indicadoras, como respuesta al nivel de perturbación ocurrido y a la dinámica inicial de restauración en la que se encontraba el bosque secundario.

Por otro lado, la familia Hylidae mostró la mayor representación de especies en la totalidad del estudio (Tabla 6). Si bien no se determinó una diferencia significativa entre los bosques al analizar los datos de esta familia, ciertos factores del hábitat pudieron influenciar en su presencia, sobre todo en el bosque secundario. Debido a su comportamiento, estos anfibios suelen estar estrechamente relacionados a las fuentes de agua (Rodríguez y Duellman, 1994), son buenos indicadores de las alteraciones en la cobertura del dosel y se ha observado como su ocurrencia puede disminuir con el aumento del área basal de los árboles (Pearman, 1997). Considerando esto, la mayor abundancia de árboles con menor área basal ($DAP < 10\text{cm}$) registrada en el bosque secundario en relación al bosque primario pudo haber favorecido la incidencia de estas especies en dicho hábitat. Un aumento en el esfuerzo de muestreo, tal vez realizando un muestreo adicional en época de lluvias, podría generar más información sobre los comportamientos de las especies pertenecientes a esta familia de anfibios en un bosque secundario.

Haber identificado diferencias entre los bosques para el género *Pristimantis* podría ser indicativo de que ciertas especies pudieron verse alteradas de manera diferenciada por las perturbaciones sufridas en el bosque secundario, a pesar de haber encontrado una

similitud a nivel de la comunidad de anfibios. De esta manera, el considerar la respuesta especie específica de los anfibios en bosques secundarios podría contribuir a entender como ciertas especies reaccionan a las perturbaciones y al cambio de estructura en sus hábitats.

VI.III. RELACIÓN ENTRE LA COMUNIDAD DE ANFIBIOS Y EL ESTADO DE CONSERVACIÓN DEL BOSQUE SECUNDARIO

La habilidad de las especies para adaptarse a un hábitat fragmentado, el cual se encuentra en un proceso de regeneración cambiante, está relacionada a sus caracteres intrínsecos (como movilidad y tiempo de vida), relaciones interespecífica y la disponibilidad de recursos en el hábitat (Del Castillo, 2015). Tal como se ha mencionado, la respuesta de adaptación hacia áreas impactadas puede variar dependiendo del grupo de especies analizado (Chazdon et al., 2009; Barlow et al., 2007). En ciertos taxa animales se ha observado una recomposición en el número de especies conforme la riqueza vegetal se restablece y el bosque madura (Dunn, 2004). De esta manera, la recuperación de la vegetación y de hábitats óptimos puede favorecer la restauración de la fauna en un bosque en proceso de regeneración.

A pesar de las diferencias estructurales y en los niveles de perturbación sufridos en cada bosque, no se identificaron comunidades de anfibios significativamente diferentes. Considerando de manera general el estado de conservación del bosque secundario esto pudo ser atribuido a dos factores. El primero pudo estar relacionado a que el nivel de perturbación por tala selectiva no tuvo un impacto crítico en los hábitats ni en la comunidad de anfibios. Mientras que el segundo, el cual puede tener mayor relación con lo observado en cada bosque, fue que el proceso de regeneración natural del bosque secundario ocurrió adecuadamente y el área pudo recuperar rápidamente su capacidad para albergar especies de anfibios.

En relación al primer factor mencionado, casos similares se han observado anteriormente, en donde no se encontró una diferencia en la comunidad de anfibios al momento de comparar un bosque primario con otro bosque que había sufrido tala selectiva, pero si con zonas altamente perturbadas (pastizales o espacios agrícolas) (Decena et al., 2020). Lo cual podría indicar que la intensidad de la perturbación sufrida por un bosque en

regeneración determina el nivel de cambio en la composición de una comunidad de anfibios en este tipo de bosque.

Se ha sugerido que el factor que limitaría la presencia o ausencia de especies de anuros en un área no es necesariamente el nivel de disturbio en el mismo, sino la presencia de hábitats apropiados para la reproducción (Reichert, 2008; Ficetola et al., 2008). Los espacios óptimos para la reproducción pueden mantener una similitud en la diversidad de anuros incluso cuando hay diferencias estructurales entre un bosque secundario y primario (Tocher et. al., 2001).

En ese sentido, en ciertos casos la tala de árboles se relaciona a la desaparición de especies de anfibios debido a que se ven afectadas las especies de bromelias, las cuales se asocian a ciertos árboles y, a su vez, actúan como nichos importantes para los anfibios (Duellman y Trueb, 1994; Peixoto, 1995). Las bromelias proveen refugio, forrajeo y sitios para el desarrollo debido a que mantienen niveles de temperatura y humedad óptimos (Sabagh et al., 2017). De esta manera, la tala no solo afecta directamente a los anfibios sino también afecta los nichos utilizados por estas especies dentro de un bosque. Este estudio no se enfocó en la relación de los anfibios con especies vegetales específicas, sin embargo sería importante indagar más sobre este factor al momento de evaluar bosques secundarios.

Si bien los anfibios se ven afectados por tala de madera debido a una perturbación directa o efectos indirectos, como el incremento de microhábitats más calientes y secos, el grado de intensidad de la tala es un factor determinante del nivel de alteración de la riqueza de estas especies (Burivalova et al., 2014). En cierto casos, no se han determinado diferencias para la comunidad de anfibios entre bosques perturbados y no perturbados por tala selectiva (Pearman, 1997; Fredericksen & Fredericksen, 2004; Vallan et al., 2004), demostrando que es posible que cierto nivel de tala selectiva no afecte críticamente a la comunidad de anfibios en un bosque.

En relación al proceso de regeneración del bosque secundario estudiado, se pudieron observar factores de la estructura del bosque que pudieron influir en las comunidades analizadas. Para anfibios las diferencias en composición vegetal y estructura de hojarasca resultan ser importantes reguladores de la comunidad al momento de realizar comparaciones entre bosques secundarios y maduros (Herrera Montes y Borkaw, 2010; Whitfield et al., 2014). En el meta análisis realizado por Thompson y Donnelly (2018) se

destacó la importancia de estos factores y de la respuesta especie específica a cambios en una sucesión. De este modo, variables como la densidad de árboles, la cobertura de dosel y la altura de hojarasca, han mostrado ser importantes para la riqueza de especies de anfibios al proporcionar condiciones apropiadas para su desarrollo (Cortes-Gómez et al., 2013).

En el presente estudio, los bosques fueron similares en cuanto a la altura de hojarasca pero se diferenciaron en la cobertura de dosel y la densidad de árboles. Para esta última variable, el bosque primario tuvo la mayor densidad de árboles con $DAP > 10\text{cm}$ mientras que los de $DAP < 10\text{cm}$ fueron más abundantes en el bosque secundario. La diferencia encontrada pudo favorecer la presencia de ciertas especies en cada una de las zonas. Específicamente para un bosque secundario, se han reportado casos en donde la restauración de la abundancia de árboles genera un aumento en la diversidad y abundancia de anfibios (Rios-López y Aide, 2007).

En cuanto a la cobertura del dosel, se ha observado que mantener una cobertura mayor a 76%, combinado con una alta densidad vegetal, proporciona condiciones ambientales apropiadas en un bosque tropical para mantener una comunidad de anfibios (Cortes-Gómez et al., 2013). Haber registrado en este estudio valores de cobertura de dosel superiores a lo indicado podría ser un estimador de que en ambos bosques las condiciones del dosel fueron óptimas para albergar una comunidad de anfibios.

Un factor adicional que pudo favorecer los resultados encontrados fue el manejo de conservación de los bosques estudiados. Particularmente el bosque secundario fue convertido en un área de investigación y conservación de la biodiversidad durante los años posteriores al impacto inicial causado por actividades antropogénicas. Si bien el proceso natural de regeneración del bosque fue importante para su restauración, la labor de la ONG Alliance for a Sustainable Amazon (ASA) durante el tiempo post perturbación pudo evitar nuevos impactos significativos en la zona y facilitar el proceso de regeneración de la biodiversidad en este hábitat.

Ciertamente, en los últimos años se ha incrementado la atención hacia las áreas de conservación privadas protegidas como un recurso para la conservación de los bosques y la biodiversidad en el Perú (Shanee et al., 2020; Devine y Baca, 2020). Estas áreas de conservación privadas (ACPs), a pesar de no tener la misma extensión que las reservas

naturales reconocidas por el estado peruano, logran conservar un valor alto de biodiversidad (Hora et al., 2018). Debido a esto, el valor de conservación de los bosques tropicales regenerados en Perú es alto y tiene el potencial para albergar una diversidad de especies comparable con las encontradas en bosques primarios (Whitworth et al., 2016).

En el caso de que los hábitats óptimos para la reproducción y forrajeo de anuros en el bosque secundario no hayan sido críticamente afectados por las perturbaciones de tala selectiva o si la mayoría de estos hábitats se encontraban restaurados en el momento del estudio, debido a un adecuado proceso de regeneración natural del bosque, se podría justificar no haber encontrado grandes diferencias entre las comunidades de anfibios.

Debido a que no todas las especies responden de la misma manera a una sucesión de bosque las respuestas especies-específicas resultan relevantes e incluso pueden otorgar nuevas perspectivas el análisis comparativo entre zonas con diferente nivel de perturbación (Thompson et al., 2016, Thompson y Donnelly, 2018). De esta forma, el adicionar un enfoque en el comportamiento y respuesta específica a nivel de especies podría enriquecer la comparación entre diferentes tipos de bosques.

A pesar de que algunas especies logren adaptarse mejor que otras a los bosques secundarios esto no reduce el valor que estas áreas pueden representar para la conservación. Estas zonas pueden actuar como refugio en una región de bosques, logrando albergar progresivamente una considerable proporción de especies, provenientes tanto de áreas impactadas como de bosques maduros, a medida que los microclimas disponibles y la comunidad de especies aumenta (Rios-López y Aide, 2007). Particularmente en herpetofauna, se ha observado como un bosque secundario puede refugiar a un subgrupo de anfibios provenientes de un bosque maduro, siendo esta contribución importante para la conservación de las especies y el propio ecosistema de bosques (Vargas y Bolaños, 1999; Gardner, 2007; Cortes-Gómez et al., 2013). Para lograr este tipo de beneficios es importante permitir un correcto proceso de regeneración además de comprender el proceso de adaptación de algunas especies a estos ambientes fragmentados (Herrera-Montes y Brokaw, 2010).

A pesar de las limitaciones de este estudio, se logró obtener una perspectiva de la importancia de los bosques secundarios para la conservación de especies de anfibios. Ante la complejidad y el vacío de información en relación a este tema, se espera que

futuros estudios, que se realicen tanto en el Perú como en otros países de la región Amazónica, puedan contribuir a determinar factores específicos que se relacionen a la presencia o ausencia de las especies de anfibios en bosques secundarios. Esto contribuirá a desarrollar planes efectivos para la conservación de anfibios en bosques secundarios, sobre todo en zonas donde los bosques se encuentren bajo una alta presión debido a perturbaciones antrópicas.

VII. CONCLUSIONES

- Las comunidades de anfibios entre un bosque primario y secundario amazónico pueden ser similares, en cuanto a abundancia relativa, riqueza y diversidad, a pesar de presentar ciertas diferencias en la estructura del hábitat.
- Las diferencias en la estructura del hábitat entre el bosque primario y secundario pueden generar respuestas específicas entre las especies de las comunidades de anfibios, particularmente para especies indicadoras como las pertenecientes al género *Pristimantis*.
- Una mayor humedad relativa en el bosque primario pudo favorecer la presencia de una mayor abundancia relativa y riqueza de especies del género *Pristimantis*, lo cual indicaría que, si bien el bosque secundario se encontró en proceso de regeneración, algunas variables del hábitat aun no eran lo suficientemente óptimas para ciertas especies de anfibios.
- Es importante considerar la protección de los bosques secundarios como un método de conservación de la biodiversidad, complementaria a la protección de los bosques primarios.

VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Acevedo-Charry, O. & Aide, T.M. Recovery of amphibian, reptile, bird and mammal diversity during secondary forest succession in the tropics. *Oikos*. 2019, 128: 1065-1078.
- Adler, G. H. Rainforest Ecosystems, Animal Diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*. 2013, 304–312.
- Aide, T. M. & H. R. Grau. Globalization, migration, and Latin American ecosystems. *Science*. 2004, 305:1915–1916.
- Akmentins, M.S., Pereyra, L.C., Sanabria, E., Vaira, M. Patterns of daily and seasonal calling activity of a direct-developing frog of the subtropical Andean forests of Argentina. *Bioacoustics*. 2014, 24: 89-99.
- Alarcón, Gabriel; Díaz, Jorge; Vela, Mauro; García, Mishari & Gutiérrez, José. Deforestación en el sureste de la amazonia del Perú entre los años 1999 - 2013; caso Regional de Madre de Dios (Puerto Maldonado – Inambari). *Revista Investigaciones Altoandinas*. 2016, ISSN 2306-8582, Vol. 18, N°. 3.
- Aragão, L.E.O.C., Poulter, B., Barlow, J.B., Anderson, L.O., Malhi, Y., Saatchi, S., Phillips, O.L. & Gloor, E. Environmental change and the carbon balance of Amazonian forests. *Biol Rev*. 2014, 89: 913-931. doi:10.1111/brv.12088.
- Asner, G. P., Keller, M., Pereira, R., Zweede, J. C., & Silva, J. N. Canopy damage and recovery after selective logging in Amazonia: Field and satellite studies. *Ecological Applications*. 2004, 14(4), S280–S298.
- Assunção J., et al. Deforestation slowdown in the Brazilian Amazon: Prices or policies? *J Environ Dev Econ*. 2012, 20(6):697–722.
- Barlow J., Gardner T.A, Araujo, Avila-Pires T.C, Bonaldo A.B, et al. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *PNAS*. 2007, 104(47):18555–18560.
- Barrantes, Roxana & Glave, Manuel. Amazonía peruana y desarrollo economico. *GRADE; IEP, 2014 (Estudios sobre Desigualdad, 8)*. Pag 161-175.
- Barrientos, Zaidett. Dynamics of leaf litter humidity, depth and quantity: two restoration strategies failed to mimic ground microhabitat conditions of a low montane and premontane forest in Costa Rica. *Rev. biol. Trop*. 2012, vol.60 n.3 San José.

- Beard K. H., Vogt K. A., Kulmatiski A. Top-down effects of a terrestrial frog on forest nutrient dynamics. *Oecologia*. 2002, 133:583–593.
- Beard K.H; Vogt K.A. & Kulmatiski A. Top-down effects of a terrestrial frog on forest nutrient dynamics . *Oecologia*. 2002, 133 : 583–593.
- Becker, C. Guilherme & Fonseca, Carlos & Haddad, Celio & Batista, Rômulo & Prado, Paulo. Habitat Split and the Global Decline of Amphibians. *Science* (New York, N.Y.). 2007, 318. 1775-7. 10.1126/science.1149374.
- Beckschäfer, Philip. Hemispherical_2.0 – Batch processing hemispherical and canopy photographs with ImageJ – User Manual. 2015, 10.13140/RG.2.1.3059.4088.
- Berenguer, E., Ferreira J., Gardner T. A., Aragão L. E. O. C., De Carmargo O. C., Cerri C. E., M. Durigan, De Oliveira Junior R. C., Vieira I. C. G., & J. Barlow. A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. *Global Change Biology*. 2014, 20:3713–3726.
- Bernardi J.A.R. Composição e diversidade de espécies da anurofauna da estação científica Ferreira penna, floresta nacional de Caxuianá, Pará, Brasil. M.S. Thesis. Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém Pará. 1999.
- Boers, N., N. Marwan, H. M. J. Barbosa, & J. Kurths. A deforestation-induced tipping point for the South American monsoon system, *Sci. Rep.* 2017, 7, 41489, doi:10.1038/srep41489.
- Bonan, Gordon B. Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Forests in Flux - Science Magazine*. 2008, Vol 320.
- Bonilla Bedoya, Santiago; López Ulloa, Magdalena; Vanwalleghem, Tom & Herrera Machuca, Miguel Ángel. Effects of Land Use Change on Soil Quality Indicators in Forest Landscapes of the Western Amazon. *Soil Science*: April 2017 - Volume 182 - Issue 4 - p128-136.
- Borges, S.H. Bird assemblages in secondary forests developing after slash-and-burn agriculture in the Brazilian Amazon. *J. Trop. Ecol.* 2007, 23, 469–477.
- Bowen, M. E., C. A. McAlpine, A. P. N. House, & G. C. Smith. Regrowth forests on abandoned agricultural land: a review of their habitat values for recovering forest fauna. *Biological Conservation*. 2007, 140:273–296.
- Branco, Miguel; Figueiras, Francisco G. & Cermeño, Pedro. Assessing the efficiency of non-parametric estimators of species richness for marine

- microplankton. *Journal of Plankton Research*. 2018, volume 40, Issue 3, Pages 230–243.
- Brown, N. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 1993, 9:153–168.
 - Burivalova, Z., Şekercioğlu, Ç. H., & Koh, L. P. Thresholds of Logging Intensity to Maintain Tropical Forest Biodiversity. *Current Biology*. 2014, 24(16), 1893–1898.
 - Burnham, K. P. & Overton, W. S. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika*. 1978, 65, 625–633.
 - Caballero Espejo, J., Messinger, M., Román-Dañobeytia, F., Ascorra, C., Fernandez, L.E., Silman, M. Deforestation and Forest Degradation Due to Gold Mining in the Peruvian Amazon: A 34-Year Perspective. *Remote Sens*. 2018, 10, 1903.
 - Carvalho, Anelena & d'Oliveira, Marcus & Putz, F.E. & Oliveira, Luis. Natural regeneration of trees in selectively logged forest in western Amazonia. *Forest Ecology and Management*. 2017, 392. 36-44. 10.1016/j.foreco.2017.02.049.
 - Catenazzi A., Lehr E. & Von May R. The amphibians and Reptiles of Manu National Park and its buffer zone, Amazon basin and Eastern slopes of the Andes, Peru. *Biota Neotropica*. 2013, 13 (4): 269-283.
 - Catenazzi, Alessandro & Von May, Rudolf. Estado de conservación de los anfibios en el Perú. *Libro Rojo del Perú*. SERFOR. 2018.
 - Chanson, J., et al. The State of the World's Amphibians. In: Stuart et al. (Eds.) *Threatened Amphibians of the World*, pp. 33-52. Barcelona/Gland/Arlington: Lynx Edicions/IUCN/Conservation International. 2008.
 - Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K., & Shen, T. J. Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. *Biometrics*. 2006, 62(2), 361–371.
 - Chao, Anne; Chazdon, Robin; Colwell, Robert & Shen, Tsung-Jen. A new statistical approach for assessing compositional similarity based on incidence and abundance data. *Ecology Letters*. 2005, 8. 148-159.
 - Chao, A., y Jost, L. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*. 2012, 93(12), 2533– 2547.

- Chazdon, Robin L.; Peres, Carlos A.; Dent, Daisy; Sheil, Douglas; Lugo, Ariel E; Lamb, David; Stork, Nigel E. & Miller, Scott E. The Potential for Species Conservation in Tropical Secondary Forests. *Conservation Biology*. 2009, 23(6), 1406–1417. doi:10.1111/j.1523-1739.2009.01338.x
- Chokkalingam, Unna & de Jong, Wil. Secondary forest: A working definition and typology. *International Forestry Review*. 2001, 3. 19-26.
- Clarke, K. R. & Ainsworth, M. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*. 1993, 92, 205–219.
- Clarke, K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology*. 1993, 18(1), 117–143.
- Cortés Gomez A. M., Ruiz Agudelo C. A., Valencia Aguilar A. & Ladle R. J. Ecological functions of neotropical amphibians and reptiles: a review. *Univ. Sci.* 2015, Vol. 20 (2): 229-245 doi:10.11144/Javeriana.SC20-2.efna.
- Cortés-Gómez, A. M., Castro-Herrera, F. & Urbina- Cardona, J. N. Small changes in vegetation structure create great changes in amphibian ensembles in the Colombian Pacific rainforest. *Tropical Conservation Science*. 2013, vol.6 (6):749-769. Available online: www.tropicalconservationscience.org.
- Cushman, S. A. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological Conservation* 2006, 128(2), 231–240. doi:10.1016/j.biocon.2005.09.031.
- da Cruz, D.C., Benayas, J.M.R., Ferreira, G.C., et al. An overview of forest loss and restoration in the Brazilian Amazon. *New Forests*. 2021, 52, 1–16. <https://doi.org/10.1007/s11056-020-09777-3>.
- Davidson, E. A., et al. The Amazon basin in transition, *Nature*. 2012, 481, 321–328.
- De Jong, W., Freitas, L., Baluarte, J., van de Kop, P., Salazar, A., Inga, E., ... Germaná, C. Secondary forest dynamics in the Amazon floodplain in Peru. *Forest Ecology and Management*. 2001, 150(1-2), 135–146.
- Decena, S. C. P., Avorque, C. A., Decena, I. C. P. et al. Impact of habitat alteration on amphibian diversity and species composition in a lowland tropical rainforest in Northeastern Leyte, Philippines. *Scientific Reports*. 2020, 10, 10547.

- Del Castillo, R. F. A conceptual framework to describe the ecology of fragmented landscapes and implications for conservation and management. *Ecol. Appl.* 2015, 25, 1447–1455.
- Devine, J.A. & Baca, J.A. The political forest in the era of green neoliberalism. *Antipode.* 2020, 52(4):911-927.
- Dixo M, Martins M. Are leaf-litter frogs and lizards affected by edge effects due to forest fragmentation in Brazilian Atlantic forest? *Journal of Tropical Ecology.* Cambridge University Press; 2008; 24(5):551–4.
- Duellman, W. E., & L. Trueb. *Biology of Amphibians.* Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, USA. 1986.
- Duellman, W.E. & Trueb, L. *Biology of Amphibians.* Baltimore, Maryland, USA, The Johns Hopkins University Press. 1994.
- Duellman, W.E. *Patterns of distribution of amphibians: A global perspective.* Baltimore: John Hopkins University Press. 1999.
- Duellman, William Edward. *Cusco Amazónico: The Lives of Amphibians and Reptiles in an Amazonian Rainforest.* Cornell University Press. 2005, 0801439973.
- Dunn R. R. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conserv Biol.* 2004, 18:302–309.
- Emily H. Waddell, Marco Crotti, Stephen C. Loughheed, David C. Cannatella & Kathryn R. Elmer. Hierarchies of evolutionary radiation in the world’s most species rich vertebrate group, the Neotropical *Pristimantis* leaf litter frogs. *Systematics and Biodiversity.* 2018, 16:8, 807-819
- Espinoza, J. C., Guyot, J. L., Ronchail, J., Cochonneau, G., Filizola, N., and Fraizy, P et al. Contrasting regional discharge evolutions in the Amazon basin (1974–2004). *J. Hydrol.* 2009, 375, 297–311. doi: 10.1016/j.jhydrol.2009.03.004
- FAO (Food and Agriculture Organization). *Global Forest Resources Assessment 2020: Main report.* Rome. 2020, pg 34-38.
- Ficetola, Gentile Francesco & Furlani, Dario & Colombo, Giorgio & De Bernardi, Fiorenza. Assessing the value of secondary forest for amphibians: *Eleutherodactylus* frogs in a gradient of forest alteration. *Biodiversity and Conservation.* 2008, 17. 2185-2195. 10.1007/s10531-007-9280-5.

- Figueroa, J. & Stucchi, M. (editores). Biodiversidad de los alrededores de Puerto Maldonado. Línea base ambiental del EIA del lote 111, Madre de Dios, Perú. IPyD ingenieros y AICB. Lima, Perú. 2010, 224 pp.
- Figueroa, Judith & Stucchi, Marcelo. Biodiversidad de los alrededores de Puerto Maldonado. Línea base ambiental del EIA del lote 111, Madre de Dios, Perú. 2010.
- Fisher, R. A., Corbet, A. S., Williams, C. B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 1943, 12, 42-58.
- Fleck, Leonardo, Maria del Carmen Vera-Díaz, Elena Borasino Manuel Clave Jon Hak, Carmen Josse. Estrategia de conservación a lo largo de la carretera Interoceánica en Madre De Dios, Perú. Un análisis economico-espacial. Serie técnica 20. Lima: Conservation Strategy Fund. 2010.
- Fredericksen, N.J. & Fredericksen, T.S. Impacts of selective logging on amphibians in a Bolivian tropical humid forest. *Forest Ecology and Management.* 2004, 191, 275–282.
- Frost, D. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0. Nueva York, EEUU: Museo Americano de Historia Natural. 2015.
- Gallant, A. L., et al. Global rates of habitat loss and implication for amphibian conservation. *Copeia.* 2007: 965-977.
- Gardner, T. A., Ribeiro-Júnior, M. A., Barlow, J., Ávila-Pires, T. C. S., Hoogmoed, M. S., & Peres, C. A. The Value of Primary, Secondary, and Plantation Forests for a Neotropical Herpetofauna. *Conservation Biology.* 2007, 21(3), 775–787. doi:10.1111/j.1523-1739.2007.00659.x
- Gerlanc, N. M., & G. A. Kaufman. Habitat origin and changes in water chemistry influence development of Western Chorus Frogs. *Journal of Herpetology.* 2005, 39:254-265.
- Ghazoul, J., & Chazdon, R. Degradation and Recovery in Changing Forest Landscapes: A Multiscale Conceptual Framework. *Annual Review of Environment and Resources.* 2017, 42(1), 161–188.
- Gibson, L., T. M. Lee, L. P. Koh, B. W. Brook, T. A. Gardner, J. Barlow, C. A. Peres, C. J. A. Bradshaw, W. F. Laurance, T. E. Lovejoy, and N. S. Sodhi. Primary

- forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*. 2011, 478:378–383.
- Global Witness. Annual Report 2018: Delivering Global Change. 2018.
 - Grant, E., Miller, D., Schmidt, B. et al. Quantitative evidence for the effects of multiple drivers on continental-scale amphibian declines. *Sci Rep*. 2016, 6, 25625. <https://doi.org/10.1038/srep25625>.
 - Guariguata, M. R., & Ostertag, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*. 2001, 148(1-3), 185–206. doi:10.1016/s0378-1127(00)00535-1.
 - Hansen, M. C., et al. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*. 2013, 342, 850–853.
 - Hardwick, Stephen Robert. Interactions between vegetation and microclimate in a heterogeneous tropical landscape. Imperial College London. 2015.
 - Hedges, S.B., Duellman, W.E. & Heinicke, M.P. New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa*. 2008, 1737, 1–182.
 - Hernandez, Omar & Urbina-Cardona, Nicolas & Martinez-Ramos, Miguel. Recovery of Amphibian and Reptile Assemblages During Old-Field Succession of Tropical Rain Forests. *Biotropica*. 2015, 46, 377-388. 10.1111/btp.12207.
 - Herrera-Montes, A., & N. Brokaw. Conservation value of tropical secondary forest: a herpetofaunal perspective. *Biological Conservation*. 2010, 143:1414–1422.
 - Heyer, W. R., Donnelly, M. A., McDiamid, R. W., Hayek, L. A. C. & M. S. Foster. Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians. Washington Smithsonian Institution Press. Chap. Transect sampling by Robert G. Jaeger. 1994, pg 103-107.
 - Hill M. O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*. 1973, 54(2): 427–432.
 - Holmes, T.P., Blate, G.M., Zweede, J.C., Pereira, R.J., Barreto, P., Boltz, F., Bauch, R. Financial and ecological indicators of reduced impact logging performance in the eastern Amazon. *Forest Ecol. Manage.* 2002, 163, 93– 110.
 - Holt, E. A. & Miller, S. W. Bioindicators: Using Organisms to Measure Environmental Impacts. *Nature Education Knowledge*. 2010, 3(10):8.

- Hopkins, W. A. Amphibians as Models for Studying Environmental Change. *ILAR Journal*. 2007, 48(3), 270–277. doi:10.1093/ilar.48.3.270.
- Hora, B., Marchant, C. & Borsdorf, A. Private Protected Areas in Latin America: Between conservation, sustainability goals and economic interests. A review. *Journal on Protected Mountain Areas Research and Management*. 2018, 10:87-94.
- IPBES. Global Assessment on Biodiversity and Ecosystem Services. Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. 2019.
- Jaccard, P. Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat.* 1908, 44:223-270.
- Jarvis L, Angulo A., Catenazzi A., Von May R, Brown J. L., Lehr E, Lewis J. A re-assessment of priority amphibian species of Peru. *Tropical Conservation Science*. 2015, 8: 623-645.
- Jensen, K., Naik, N., O’Neal, C., Salmón-Mulanovich, G., Riley-Powell, A., Lee, G., Paz-Soldan, V.; et al. Small scale migration along the interoceanic highway in Madre de Dios, Peru: an exploration of community perceptions and dynamics due to migration. *BMC International Health and Human Rights*. 2018, 18(1).
- Jongsma, Gregory & Hedley, Richard & Durães, Renata & Karubian, Jordan. Amphibian Diversity and Species Composition in Relation to Habitat Type and Alteration in the Mache–Chindul Reserve, Northwest Ecuador. *Herpetologica*. 2014, 70. 34-46. 10.1655/HERPETOLOGICA-D-12-00068.
- Jost, L. Entropy and diversity. *Oikos*. 2006, 113(2), 363–375. doi:10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x.
- Kalliola, Risto & Flores, Pedro. Brazil nut harvesting in Peruvian Amazonia from the perspective of ecosystem services. *Fennia*. 2011, 189: 2, pp. 1–13. ISSN 0015-0010.
- Keller, M., Asner, G.P., Silva, N., Palace, M. Sustainability of selective logging in upland forests of the Brazilian Amazon: carbon budgets and remote-sensing as tools for the evaluation of logging effects. In: Zarin, D., et al. (Eds.), *Working Forests in the Tropics: Conservation through Sustainable Management?* Columbia University Press, New York, NY. 2004.

- Khanna, J., Medvigy, D., Fueglistaler, S. et al. Regional dry-season climate changes due to three decades of Amazonian deforestation. *Nature Clim.* 2017, change 7, 200–204. <https://doi.org/10.1038/nclimate3226>
- Kirkby C. A., Giudice-Granados R., Day B., Turner K., Velarde- Andrade L.M., et al. The market triumph of ecotourism: an economic investigation of the private and social benefits of competing land uses in the Peruvian Amazon. *PLoS ONE* 5: e13015. 2010.
- Koltunov, A., Ustin, S. L., Asner, G. P., & Fung, I. Selective logging changes forest phenology in the Brazilian Amazon: Evidence from MODIS image time series. 2009.
- Kormos, C. F., Mackey, B., DellaSala, D. A., Kumpe, N., Jaeger, T., Mittermeier, R. A., & Filardi, C. Primary Forests: Definition, Status and Future Prospects for Global Conservation. *Encyclopedia of the Anthropocene*. Elsevier Inc. 2018.
- Krebs, C. J. *Ecological Methodology*. 2014, 5th ed. Chapter 12. Pg: 487-492.
- Lambin, E. F., Meyfroidt, P. Global land use change, economic globalization, and the looming land scarcity. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2011, 108(9):3465–3472.
- Larsen, T. Upslope Range Shifts of Andean Dung Beetles in Response to Deforestation: Compounding and Confounding Effects of Microclimatic Change. *Biotropica*. 2012, 44 (1): 82–89.
- Laurance, W. F. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: implications for conservation. *Stability of Tropical Rainforest Margins*. 2006, 9–35.
- Laurance, W. F. Emerging Threats to Tropical Forests. *Treetops at Risk*, 71–79. *ANN. MISSOURI BOT. GARD.* 2013, 100: 159–169. Published on 16 March 2015.
- Laurance, W. F., et al. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biological Conservation*. 2011, 144:56–67.
- Laurance, W. F., Laurance S. G., Ferreira L. V., Rankin-de Merona J. M., Gascon C., & Lovejoy T. E. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science*. 1997, 278:1117–1118.
- Laurance, W. F., Vasconcelos, H. L., & Lovejoy, T. E. Forest loss and fragmentation in the Amazon: implications for wildlife conservation. *Oryx*. 2000, 34(1), 39–45. doi:10.1046/j.1365-3008.2000.00094.x.

- Leite Pitman, R., Beck, H. & Velazco, P. Mamíferos terrestres y arbóreos de la selva baja de la Amazonía peruana: entre los ríos Manu y Alto Purús. Pp: 109-122. En: Leite Pitman, R., Pitman, N. y Alvarez, P. (editores). Alto Purús, biodiversidad, conservación y manejo. Center for Tropical Conservation. Nicholas School of the Environment, Duke University. 2003.
- Lenton, T. M. et al. Tipping elements in the Earth's climate system. Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2008, 105, 1786–1793.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez-Ramos, M., Rodríguez-Velázquez, J., van Breugel, M. & Bongers, F. Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. Functional Ecology. 2013, 28: 1052-1058.
- López-Gonzalez, Emelina & Hidalgo Sánchez, Ramón. (2010). Escalamiento Multidimensional No Métrico. Un ejemplo con R empleando el algoritmo SMACOF. Estudios sobre educación. 2010, vol 18. 9-35.
- López-Rojas, Jhon; Souza, Moisés & Morato, Elder. Influence of habitat structure on *Pristimantis* species (Anura: Craugastoridae) in a bamboo-dominated forest fragment in southwestern Amazonia. Phyllomedusa. 2015, 14. 19-31. 10.11606/issn.2316-9079.v14i1p19-31.
- Lynch J. D. The amphibians of the lowland tropical forests. Pages 189-215 in W. E Duellman, editor. The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal. Monographs of the University of Kansas Museum of Natural History. 1979, 7.
- Mackey, B., Kormos, C.F., Keith, H. et al. Understanding the importance of primary tropical forest protection as a mitigation strategy. Mitig Adapt Strateg Glob Change. 2020, 25, 763–787.
- Magurran, A. E. Biological diversity and woodland management. Unpublished D.Phil. thesis, New University of Ulster. 1981.
- Magurran, A. E. Ecological Diversity and Its Measurement. Princeton, NJ: Princeton University Press. 1998.
- Magurran, A. E. Measuring Biological Diversity. Oxford, UK: Blackwell Science. 2004.
- Marengo, J. A., Souza, C. M., Thonicke, K., Burton, C., Halladay, K., Betts, R. A., ... Soares, W. R. Changes in Climate and Land Use Over the Amazon Region:

- Current and Future Variability and Trends. *Frontiers in Earth Science*. 2018, 6. doi:10.3389/feart.2018.00228.
- Martínez Pastur, Guillermo & Perera, Ajith & Peterson, Urmas & Iverson, Louis. Ecosystem Services from Forest Landscapes: An Overview. 2018, 10.1007/978-3-319-74515-2_1.
 - Maynard RJ, Aall NC, Saenz D, Hamilton PS, Kwiatkowski MA. Road-Edge Effects on Herpetofauna in a Lowland Amazonian Rainforest. *Tropical Conservation Science*. March 2016:264-290.
 - Ministerio del Ambiente - MINAM. Guía de inventario de la fauna silvestre - Ministerio del Ambiente, Dirección General de Evaluación, Valoración y Financiamiento del Patrimonio Natural. – Lima, Perú. 2015.
 - Ministerio del Ambiente - MINAM. Proyecto Mapa Nacional de Ecosistemas. Dirección General de Ordenamiento Territorial Ambiental (DGOTA). 2019.
 - Ministerio del Ambiente - MINAM. Situación actual de las especies de anfibios y reptiles del Perú. 2018.
 - Mitchell, B. A., Stolton, S., Bezaury-Creel, J., Bingham, H. C., Cumming, T. L., Dudley, N., Fitzsimons, J. A., et al. Guidelines for privately protected areas. Best Practice Protected Area Guidelines Series No. 29. Gland, Switzerland: IUCN. 2018
 - Montibeller, B., Kmoch, A., Virro, H. et al. Increasing fragmentation of forest cover in Brazil's Legal Amazon from 2001 to 2017. *Sci Rep*. 2020, 10, 5803. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62591-x>.
 - Morris, E. K., Caruso, T., Buscot, F., Fischer, M., Hancock, C., Maier, T. S., ... Rillig, M. C. Choosing and using diversity indices: insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. *Ecology and Evolution*. 2014, 4(18), 3514–3524.
 - Naughton-Treves, L. Deforestation and Carbon Emissions at Tropical Frontiers: A Case Study from the Peruvian Amazon. *World Development*. 2004, 32(1), 173–190. doi:10.1016/j.worlddev.2003.06.014
 - Navarrete A. A, Tsai S. M., Mendes L. W., et al. Soil microbiome responses to the short-term effects of Amazonian deforestation. *Mol Ecol*. 2015, 24:2433–48.

- Navas, C.A. Implications of microhabitat selection and patterns of activity on the thermal ecology of high elevation Neotropical anurans. *Oecologia*. 1996, 108: 617-626.
- Neill, C., Elsenbeer, H., Krusche, A.V., Lehmann, J., Markewitz, D. & Figueiredo, R.O. Hydrological and biogeochemical processes in a changing Amazon: results from small watershed studies and the large-scale biosphere-atmosphere experiment. *Hydrological Processes*. 2006, 20, 2467-2476.
- Nobre, C. A., Sampaio, G., Borma, L. S., Castilla-Rubio, J. C., Silva, J. S., Cardoso, M., et al. Land-use and climate change risks and the need of a novel sustainable development paradigm. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2016, 113, 10759–10768. doi: 10.1073/pnas.1605516113
- Oliveira S. N. D. Efeitos da alteração do habitat na dinâmica reprodutiva de *Phyllomedusa tarsius* (Amphibia-Anura) na Amazônia Central. Unpublished PhD. Thesis., Universidade Federal do Amazônia. 2002.
- Oliveira, P. J. C., Asner, G. P., Knapp, D. E., Almeyda, A., Galvan-Gildemeister, R., Keene, S., ... Smith, R. C. Land-Use Allocation Protects the Peruvian Amazon. *Science*. 2007, 317(5842), 1233–1236. doi:10.1126/science.1146324
- Ometto, Jean; Aguiar, Ana & Martinelli, Luiz. (2014). Amazon deforestation in Brazil: Effects, drivers and challenges. *Carbon Management*. 2014, 2. 575-585. 10.4155/cmt.11.48.
- Palmeirim, Ana & Vieira, Marcus & Peres, Carlos. Herpetofaunal responses to anthropogenic forest habitat modification across the neotropics: insights from partitioning β -diversity. *Biodiversity and Conservation*. 2017, 26. 10.1007/s10531-017-1394-9.
- Pearman, P., Ana Maria Velasco, & López, A. Tropical Amphibian Monitoring: A Comparison of Methods for Detecting Inter-Site Variation in Species' Composition. *Herpetologica*. 1995, 51(3), 325-337.
- Pearman, Peter. (1997). Correlates of Amphibian Diversity in an Altered Landscape of Amazonian Ecuador. *Conservation Biology*. 1997, 11. 1211 - 1225.
- Pedrinho, A., Mendes, L. W., Merloti, L. F., da Fonseca, M. de C., Cannavan, F. de S., & Tsai, S. M. Forest-to-pasture conversion and recovery based on assessment of microbial communities in Eastern Amazon Rainforest. *FEMS Microbiology Ecology*. 2018. doi:10.1093/femsec/fiy236.

- Peixoto, O.L. Associação de anuros e bromeliáceas na mata Atlântica. *Revista Universidade Rural, Série Ciências da Vida*. 1995, 17 (2): 75–83.
- Peña-Claros, Marielos. Changes in Forest Structure and Species Composition during Secondary Forest Succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica*. 2003, 35(4): 450-461.
- Pimm S. L., et al. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*. 2014, 344, 1246752. DOI: 10.1126/science.1246752
- Portela, R. de C. Q., & Santos, F. A. M. dos. Produção e espessura da serapilheira na borda e interior de fragmentos florestais de Mata Atlântica de diferentes tamanhos. *Revista Brasileira de Botânica*. 2007, 30(2), 271–280.
- Potter, Christopher; Klooster, Steven; de Carvalho, Claudio Reis, ..., Coughlan, Joseph. Modeling seasonal and interannual variability in ecosystem carbon cycling for the Brazilian Amazon. *Journal of Geophysical Research*. 2001, vol 106, NO. D10, PAGES 10,423-10,446.
- Pough, F.H. et al. *Herpetology*. 3rd edn. New Jersey: Prentice Hall, Upper Saddle River. 2004.
- Promis, Alvaro & Cruz, Gustavo. Fotografías Hemisféricas: un método para estimar estructuras del dosel arbóreo e iluminación en el interior del bosque. *Revista Bosque Nativo*. 2009, 44. 12-15.
- Rahman, Mohammed & Tsukamoto, & Tokumoto, Yuji & RS, Ashikur. The Role of Quantitative Traits of Leaf Litter on Decomposition and Nutrient Cycling of the Forest Ecosystems. *Journal of Forest Science*. 2013, 29. 38-48. 10.7747/JFS.2013.29.1.38.
- Ramos da Silva, R., Werth, D. & Avissar, R. Regional impacts of future land-cover changes on the Amazon Basin wet-season climate. *J. Clim.* 2008, 21, 1153-1170.
- Rasband W. S. *ImageJ*. Bethesda, Maryland, US: U. S. National Institutes of Health. 2014. <http://imagej.nih.gov/ij/>.
- Reichert, Michael. A Comparison of Anuran Species Richness Between Primary and Secondary Forest in São Francisco do Pará. Independent Study Project (ISP) Collection. 2004, 524.

- Ribeiro Junior, Marco Antonio & Gardner, Toby & Ávila-Pires, Teresa. Evaluating the Effectiveness of Herpetofaunal Sampling Techniques across a Gradient of Habitat Change in a Tropical Forest Landscape. *Journal of Herpetology*. 2009, 42. 733-749. 10.1670/07-097R3.1.
- Rios-López, N. & Aide, T. M. Herpetofauna dynamics during secondary succession. *Herpetologica*. 2007, 63: 35-50.
- Rodrigues, J. L. M., Pellizari, V. H., Mueller, R., Baek, K., Jesus, E. d. C., Paula, F. S., ... Nusslein, K. Conversion of the Amazon rainforest to agriculture results in biotic homogenization of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012, 110(3), 988–993.
- Rodriguez, Lily O. & Duellman, William E. Guide to the frogs of the Iquitos Region, Amazonian Peru. Asociacion de Ecología y Conservación. Amazon Center for Environmental Education and Research. Lawrence, Kansas. 1994.
- Saatchi, S. S, Harris, N. L., Brown, S., Lefsky, M., Mitchard, E. T., Salas, W., et al. Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2011, 108, 9899–9904. doi: 10.1073/pnas.1019576108
- Sabagh, Leandro & Ferreira, Rodrigo & Rocha, Carlos. Host bromeliads and their associated frog species: Further considerations on the importance of species interactions for conservation. *Symbiosis*. 2017, 73. 1-11. 10.1007/s13199-017-0500-9.
- Sampaio, G., C. Nobre, M. H. Costa, P. Satyamurty, B. S. Soares-Filho, & M. Cardoso. Regional climate change over eastern Amazonia caused by pasture and soybean cropland expansion, *Geophys. Res. Lett.* 2007, 34, L17709, doi:10.1029/2007GL030612.
- Schlaepfer, Martin & Gavin, Thomas. Edge Effects on Lizards and Frogs in Tropical Forest Fragments. *Conservation Biology*. 2001, 15. 1079 - 1090. 10.1046/j.1523-1739.2001.0150041079.x.
- Schulze, M. H., & Zweede, J. Canopy dynamics in unlogged and logged forest stands in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management*. 2006, 236, 56-64.
- Scott, D.M., Brown, D., Mahood, S., Denton, B., Silburn, A. The impacts of forest clearance on lizard, small mammal and bird communities in the arid

- spiny forest, southern Madagascar. *Biological Conservation*. 2006, 127 : 72-87.
- Scullion J J, Vogt K A, Sienkiewicz A, Gmur S J & Trujillo C. Assessing the influence of land-cover change and conflicting land-use authorizations on ecosystem conversion on the forest frontier of Madre de Dios, Peru *Biol. Conservation*. 2014, 171 247–58
 - Scullion, J. J., Vogt, K. A., Sienkiewicz, A., Gmur, S. J., & Trujillo, C. Assessing the influence of land-cover change and conflicting land-use authorizations on ecosystem conversion on the forest frontier of Madre de Dios, Peru. *Biological Conservation*. 2014, 171, 247–258. doi:10.1016/j.biocon.2014.01.036
 - SERFOR. Libro Rojo de la Fauna Silvestre Amenazada del Perú. Primera edición. Serfor (Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre), Lima, Perú. 2018, pp 1-548.
 - Shanee, S., Shanee, N., Lock, W. et al. The Development and Growth of Non-Governmental Conservation in Peru: Privately and Communally Protected Areas. *Hum Ecol*. 2020, 48, 681–693. <https://doi.org/10.1007/s10745-020-00188-8>
 - Smith, M.A. & Green, D.M. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography*. 2005, 28, 110–128.
 - Soares-Filho, Britaldo & Rajão, Raoni & Macedo, Marcia & Carneiro, Arnaldo & Costa, William & Coe, Michael & Rodrigues, Hermann & Alencar, Ane. Cracking Brazil's Forest Code. *Science (New York, N.Y.)*. 2014, 344. 363-4. 10.1126/science.1246663.
 - Soberón, J. & J. Llorente. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conserv. Biol*. 1993, 7: 480-488.
 - Sokal, R. & Rohlf, F. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research* / Robert R. Sokal and F. James Rohlf. SERBIULA (sistema Librum 2.0). 1995, cap 6. Pag 93-118.
 - Southworth, J., Marsik, M., Qiu, Y., Perz, S., Cumming, G., Stevens, F., et al. Roads as drivers of change: trajectories across the tri-National Frontier in MAP, the southwestern Amazon. *Remote Sensing*, 2011/3, 1047 – 66.
 - Stewart MM, Woolbright L.L. Amphibians. In: Reagan DP, Waide RB (eds) *The food web of a tropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago. 1996.

- Stork, Nigel. Re-assessing current extinction rates. *Biodiversity and Conservation*. 2010, 19. 357-371. 10.1007/s10531-009-9761-9.
- Stuart S.N; Chanson J S; Cox N. A; Young B. E; Rodrigues A. S. L; et al. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*. 2004, 306:1783–86.
- Thompson ID, Guariguata MR, Okabe K, Bahamondez C, Nasi R, Heymell V, Sabogal C. An operational framework for defining and monitoring forest degradation. *Ecol Soc*. 2013, 18:20. <http://www.ecologyandsociety.org/vol18/iss2/art20/>.
- Thompson, I., Mackey, B., McNulty, S. & Mosseler A. Forest resilience, biodiversity, and climate change. A synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal. 2009. Technical Series no. 43, 67.
- Thompson, M. E., A. J. Nowakowski, & M. A. Donnelly. The importance of defining focal assemblages when evaluating amphibian and reptile response to land use. *Conservation Biology*. 2016, 30:249–258.
- Thompson, Michelle & Donnelly, Maureen. Effects of Secondary Forest Succession on Amphibians and Reptiles: A Review and Meta-Analysis. *Copeia*. 2018, 106. 10.1643/CH-17-654.
- Tocher M. D., Gascon C. & Meyer J. Community composition and breeding success of Amazonian frogs in continuous forest and matrix habitat aquatic sites. In: R.O. Bierregaard, C. Gascon, T.E. Lovejoy, R. Mesquita (eds.), *Lessons from Amazonia: The Ecology and Conservation of a Fragmented Forest*. Yale University Press, New Haven CT. 2001, p. 235-247.
- Tocher, M. D., Gascon, C. & Zimmermann, B. Fragmentation effects on a central Amazonian frog community: A ten-year study. In *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. 1997, 124-137. Laurence, W. F. and Bierregaard, R. O. (Eds.). Chicago & London: University of Chicago Press.
- Tocher, Mandy Darlene. The effects of deforestation and forest fragmentation on a central Amazonian frog community. University of Canterbury. *Biological Sciences. Science: Theses and Dissertations*. 1996 [3662].

- Toral, Eduardo & Feinsinger, Peter & Crump, Martha. Frogs and a Cloud-Forest Edge in Ecuador. *Conservation Biology*. 2002, 16. 735 - 744. 10.1046/j.1523-1739.2002.00250.x.
- Trochet, Audrey & Dechartre, J. & Le Chevalier, Hugo & Baillat, B. & Calvez, Olivier & Blanchet, Simon & Riberon, Alexandre. Effects of habitat and fragmented-landscape parameters on amphibian distribution at a large spatial scale. 2016, 26. 73-84.
- Vallan, D., Andreone, F., Raherisoa, V.H., Dolch, R. Does selective wood exploitation affect amphibian diversity? The case of An'Ala, a tropical rainforest in eastern Madagascar. *Oryx*. 2004, 38, 410–417
- Van Sluys, Monique & VRCIBRADIC, D. & Alves, Maria Alice & Bergallo, Helena de & Rocha, Carlos. Ecological parameters of the leaf-litter frog community of an Atlantic Rainforest area at Ilha Grande, Rio de Janeiro state, Brazil. *Austral Ecology*. 2007, 32. 254 - 260. 10.1111/j.1442-9993.2007.01682.x.
- Vargas-S, F. & Bolaños-L, M. E. Anfibios y Reptiles presentes en hábitats perturbados de selva lluviosa tropical en el Bajo Anchicayá, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*. 1999, 23 (Special issue): 499-511.
- Veiga M. M., Maxson P. A, Hylander L. D. (2006). Origin and Consumption of Mercury in Small-Scale Gold Mining. *J Cleaner*. 2006, prod 14: 436–447.
- Verweij, P.A. & Schouten, Marieke & Van Beukering, P. J. H. & Triana, Jorge & Leeuw, Kim & Hess, Sebastiaan. Keeping the Amazon forests standing: a matter of values. 2009.
- Villacampa, J., Serrano-Rojas, S. & Whitworth, A. Amphibians of the Manu Learning Centre and other areas of the Manu region. The Crees Foundation. Cusco, Peru. 2017, 282 pp.
- Von May, Rudolf & Siu-Ting, Karen & Jacobs, Jennifer & Medina-Muller, Margarita & Gagliardi-Urrutia, Giuseppe & Rodriguez, Lily & Donnelly, Maureen. Species diversity and conservation status of amphibians in Madre de Dios, southern Peru. *Herpetological Conservation and Biology*. 2009, 4. 14.
- Von May, Rudolf; Jacobs, Jennifer M; Santa-Cruz, Roy; Valdivia, Jorge; Huamán, Jusmell; Donnelly, Maureen. Amphibian community structure as a

- function of forest type in Amazonian Peru. *Journal of Tropical Ecology*. 2010, 26, 509 - 519. 10.1017/S0266467410000301.
- Vos, C. C. & Chardon, J. P. Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis*. *Journal of Applied Ecology*. 1998, 35, 44–56.
 - Vuohelainen, A. J., Coad, L., Marthews, T. R., Malhi, Y., & Killeen, T. J. The Effectiveness of Contrasting Protected Areas in Preventing Deforestation in Madre de Dios, Peru. *Environmental Management*. 2012, 50(4), 645–663. doi:10.1007/s00267-012-9901-y.
 - Waddle, James H. Use of Amphibians as Indicators of Ecosystem Restoration Success. Dissertation - University of Florida. 2006.
 - Wang, Y., Ziv, G., Adami, M. et al. Upturn in secondary forest clearing buffers primary forest loss in the Brazilian Amazon. *Nat. Sustain.* 2020. <https://doi.org/10.1038/s41893-019-0470-4>.
 - Wells, K.D. The ecology and behavior of amphibians. University Of Chicago Press, Chicago. 2007.
 - Werth, D., & R. Avissar. The local and global effects of Amazon deforestation. *J. Geophys. Res.* 2002, 107, 8087, doi:10.1029/2001JD000717.
 - West, Josh. Importance of Amphibians: A Synthesis of Their Environmental Functions, Benefits to Humans, and Need for Conservation. In BSU Honors Program Theses and Projects. 2018, item 261.
 - Whiles, M. R., K. R. Lips, C. M. Pringle, S. S. Kilham, R. J. Bixby, R. Brenes, S. Connelly, J. C. Colón-Gaud, M. Hunte-Brown, A. D. Huryn, et al. The effects of amphibian population decline on the structure and function of Neotropical stream ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2006, 4:27-34.
 - Whitfield, S. M., K. Reider, S. Greenspan, & M. A. Donnelly. Litter dynamics regulate population densities in a declining terrestrial herpetofauna. *Copeia*. 2014, 454–461.
 - Whitworth, A., Downie, R., von May, R., Villacampa, J., & MacLeod, R. How Much Potential Biodiversity and Conservation Value Can a Regenerating Rainforest Provide? A “Best-Case Scenario” Approach from the Peruvian Amazon. *Tropical Conservation Science*. 2016, 9(1), 224–245.

- Wiens, J.J. et al. Phylogenetic origins of local scale diversity patterns and the causes of Amazonian megadiversity. *Ecology Letters*. 2011, 12, 643-652.
- Williams, Vivienne; Witkowski, E. & Balkwill, Kevin. Application of Diversity Indices to Appraise Plant Availability in the Traditional Medicinal Markets of Johannesburg, South Africa. *Biodiversity and Conservation*. 2005, 14. 2971-3001. 10.1007/s10531-004-0256-4.
- World Health Organization. *Environmental Health Criteria 86: Mercury Environmental Aspects*. Geneva: International Program on Chemical Safety. 1989.
- Wright, S. J. & Muller-Landau, H. C. The future of tropical forest species. *Biotropica*. 2006, 38: 207–301.

IX. ANEXOS

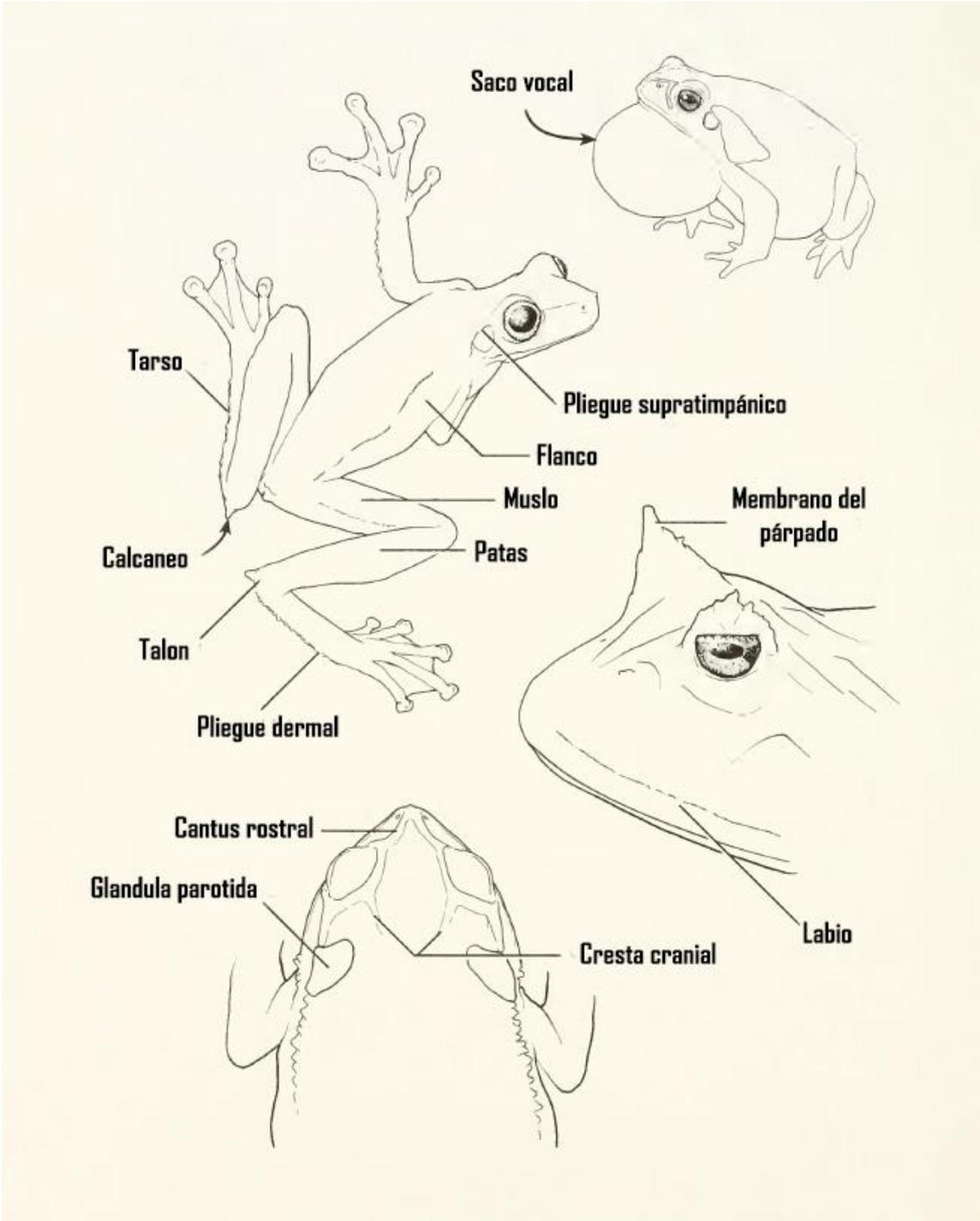
Anexo 1. Tabla para registro de datos en evaluación de transectos

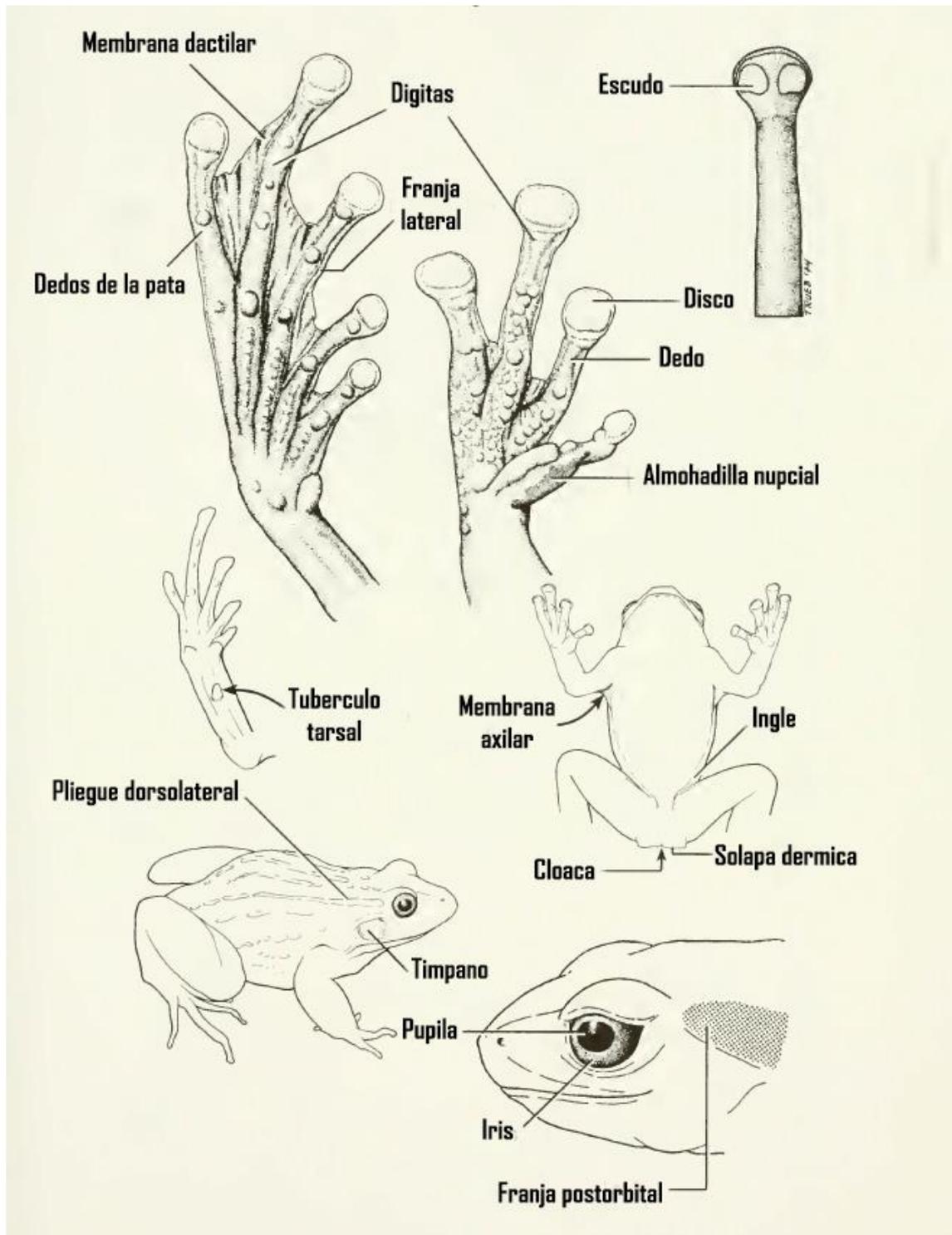
Fecha:			Bosque evaluado:				
Código	Hora	Número de transecto	Microhábitat	Altura	Género	Especie	Código de fotografías
Fecha:			Bosque evaluado:				
Código	Hora	Número de transecto	Microhábitat	Altura	Género	Especie	Código de fotografías

Anexo 2. Tabla de registro para las variables de hábitat

Tipo de bosque:							
Código de transecto	Muestreo	N° Arboles DAP > 10cm	N° Arboles DAP ≤ 10cm	Porcentaje de hojarasca	Altura hojarasca	Cantidad de hojas	Código de fotografía dosel
	1ero						
	2do						
	3ero						
	1ero						
	2do						
	3ero						
	1ero						
	2do						
	3ero						
	1ero						
	2do						
	3ero						
	1ero						
	2do						
	3ero						

Anexo 3. Esquema de rasgos considerados para la identificación de anfibios. Adaptado de Rodriguez y Duellman (1994) “Guide of the frogs of Iquitos Region, Amazonian Peru”.





Anexo 4. Diagnósis de las especies de anfibios registradas en el estudio

<p>Familia: Bufonidae</p>
<p>Especie: <i>Rhinella margaritifera</i></p> <p>Diagnósis: Caracterizada por una cresta craneal detrás de los ojos, al igual que una cabeza triangular y un hocico puntiagudo. El vientre es de color blanco grisaseo o marrón claro con marrones. Ciertos individuos presentan una banda dorsal media longitudinal de color claro.</p> <div data-bbox="363 712 831 1099"></div> <div data-bbox="887 712 1307 1099"></div>
<p>Especie: <i>Rhinella marina</i></p> <p>Diagnósis: Se identificó por su gran tamaño, dorso y caras verrugosas. Las glándulas parótidas son de gran tamaño y llamativas.</p> <div data-bbox="539 1352 1131 1720"></div>
<p>Familia: Dendrobatidae</p>
<p>Especie: <i>Ameerega trivittata</i></p> <p>Diagnósis: Se identificó por su patrón de bandas verdes característico dorsolaterales, en el hocico y extremidades.</p>



Familia: Hylidae

Especie: *Dendropsophus minutus*

Diagnosis: Se identificó el género debido a la forma del hocico. La especie fue identificada por una mancha oscura triangular en la parte posterior de la cabeza además de su color canela en dorso e iris.



Especie: *Dendropsophus kamagarini*

Diagnosis: Se identificó por la presencia de múltiples tubérculos cónicos sobre el parpado. Tiene un color bronce o café oscuro además de un vientre blanco moteado y manchas naranjas en los muslos de las patas



Especie: *Dendropsophus rhodopeplus*

Diagnosis: Se identificó debido a su color amarillo rojizo y blanco en el vientre. Posee una banda lateral de color oscuro que recorre todo su cuerpo, al igual que puntos rojos dorsales característicos.



Especie: *Osteocephalus buckley*

Diagnosis: Se identificó debido a su color verde oliva oscuro en el dorsol y manchas irregulares, además de su patrón de coloración en la mandíbula. Su hocico es truncado, su tímpano grande y de color bronce. Iris amarillo dorado con una división horizontal negra.



Especie: *Osteocephalus castaneicola*

Diagnosis: Se identificó debido a su coloración de iris bicolor, dorado encima, bronce abajo y debido por una banda oscura. Su tamaño y color marron oscuro, además de sus flancos blancos, fueron otros indicadores. Las bandas marrones en las extremidades también fueron consideradas.



Especie: *Osteocephalus helenae*

Diagnosis: Se identificó debido a su tamaño pequeño, su color verde oliva, además de su patrón de coloración en la mandíbula. Su timpano es prominente y de color bronce. Iris amarillo dorado con una división horizontal de color negro.



Especie: *Osteocephalus leprieurii*

Diagnosis: Se identificó debido a su dorso color canela y manchas transversales en el dorso y extremidades. Su iris bicolor, dorado en la parte superior y marrón oscuro en la inferior. Asimismo, tiene un vientre tuberculado y de color crema.



Especie: *Phyllomedusa camba*

Diagnosis: Se identificó por su gran tamaño, su iris color negro/marrón oscuro y su color verde brillante. Adicionalmente, su dorso lateral también presentaba tuberculos de color crema.



Especie: *Scinax garbei*

Diagnosis: Se identificó la forma corporal aplanada y su hocico en punta. Presenta también patrones de bandas negras/marrón oscuro en las patas, además de membranas interdigitales.



Especie: *Scinax ictericus*

Diagnosis: Se identificó por su dorso amarillo verdoso moteado además de un iris de bronce pálido casi anaranjado, con una banda horizontal roja que lo cruza.



Familia: Strabomantidae

Especie: *Oreobates quixensis*

Diagnosis: Se identificó por su dorso altamente tuberculado y el moteado blanco abundante en el vientre gris. Su patrón de iris también es característico de esta especie.



Especie: *Pristimantis altamazonicus*

Diagnosis: Se identificó por su coloración naranja y negra en la ingle. También se consideró su dorso canela con flancos oscuros y turberculos.



Especie: *Pristimantis ockendeni*

Diagnosis: Se identificó por su patron de iris, color marrón verdoso dividido por una franja irregular oscura. Ninguna otra característica se observó en el vientre o en el dorso, lo cual en sí mismo puede considerarse un indicativo de esta especie.



Especie: *Pristimantis reichlei*

Diagnosis: Se identificó por sus motas anaranjadas en la parte trasera del muslo y la ingle. Su dorso presenta un color naranja o canela con una marca oscura en forma de V invertida. El iris es de color bronce con una franja horizontal roja oscura. En la mayoría, se encontró en el rostro una franja negra cantales y postorbitales.



Especie: *Pristimantis cf. rhabdolaemus*

Diagnosis: Se reconoció la posible especie por el hocico puntiaguado, la franja negra en la región postorbital. Hubo una ausencia de coloración amarillenta o naranja en la ingle o muslos.



Especie: *Pristimantis toftae*

Diagnosis: Se identificó por sus manchas amarillas en la parte trasera del muslo y la ingle. Su dorso presenta variedades de color marrón claro a oscuro. En la mayoría, se encontró en el rostro una franja negra cantales y postorbitales.



Familia: Leptodactylidae

Especie: *Adenomera andreae*

Diagnosis: Se identificó por su color dorsal marrón con bandas dorsolaterales negras/marrón oscuro. Presenta un hocico redondeado y tubérculos en el dorso.



Especie: *Leptodactylus knudseni*

Diagnosis: Se identificó por su dorso color marrón anaranjado con bandas transversales negras/marrón oscuras. También presentó pliegues dorso laterales negros extendidos hasta el nivel de los ojos.



Anexo 5. Ilustración de la categorización para la variable de cantidad de hojas. Se muestra el valor mínimo (1) y valor máximo (5) asignado para dicha variable.



Anexo 6. Pruebas de Kolmogoroc Smirnov y Shapiro Wilk para determinar la distribución de los datos registrados para las variables del hábitat.

Pruebas de normalidad

	Tipo de bosque	Kolmogorov-Smirnov ^a			Shapiro-Wilk		
		Estadístico	gl	Sig.	Estadístico	gl	Sig.
Abundancia de arboles DAP>10cm	Bosque primario	,374	60	,000	,755	60	,000
	Bosque secundario	,274	60	,000	,848	60	,000
Abundancia de arboles DAP<10cm	Bosque primario	,089	60	,200*	,975	60	,255
	Bosque secundario	,116	60	,044	,970	60	,146
Porcentaje de hojarasca	Bosque primario	,138	60	,006	,777	60	,000
	Bosque secundario	,114	60	,050	,941	60	,006
Altura de hojarasca	Bosque primario	,276	60	,000	,830	60	,000
	Bosque secundario	,316	60	,000	,809	60	,000
Cantidad de hojas	Bosque primario	,333	60	,000	,763	60	,000
	Bosque secundario	,340	60	,000	,749	60	,000

*. Esto es un límite inferior de la significación verdadera.

a. Corrección de significación de Lilliefors

Anexo 7. Pruebas de Kolmogoroc Smirnov y Shapiro Wilk para determinar la distribución de los datos registrados para la cobertura del dosel.

Pruebas de normalidad

	Tipo de bosque	Kolmogorov-Smirnov ^a			Shapiro-Wilk		
		Estadístico	gl	Sig.	Estadístico	gl	Sig.
Cobertura del dosel	Bosque primario	,121	52	,055	,970	52	,218
	Bosque secundario	,094	52	,200 [*]	,977	52	,420

*. Esto es un límite inferior de la significación verdadera.

a. Corrección de significación de Lilliefors

Anexo 8. Pruebas de Kolmogoroc Smirnov y Shapiro Wilk para determinar la distribución de los datos registrados para las temperaturas del suelo (mañana y noche).

Pruebas de normalidad

	Tipo de bosque	Kolmogorov-Smirnov ^a			Shapiro-Wilk		
		Estadístico	gl	Sig.	Estadístico	gl	Sig.
Temperatura suelo mañana	Bosque secundario	,110	60	,070	,964	60	,071
	Bosque primario	,216	60	,000	,874	60	,000
Temperatura suelo noche	Bosque secundario	,100	60	,200 [*]	,953	60	,023
	Bosque primario	,117	60	,039	,908	60	,000

*. Esto es un límite inferior de la significación verdadera.

a. Corrección de significación de Lilliefors

Anexo 9. Pruebas de Kolmogoroc Smirnov y Shapiro Wilk para determinar la distribución de los datos registrados para las temperaturas ambientales.

Pruebas de normalidad

	Tipo de Bosque	Kolmogorov-Smirnov ^a			Shapiro-Wilk		
		Estadístico	gl	Sig.	Estadístico	gl	Sig.
Temperatura ambiental	Bosque primario	,109	590	,000	,955	590	,000
	Bosque secundario	,102	590	,000	,954	590	,000

a. Corrección de significación de Lilliefors

Anexo 10. Pruebas de Kolmogoroc Smirnov y Shapiro Wilk para determinar la distribución de los datos registrados para la humedad relativa (%).

Pruebas de normalidad

Tipo de Bosque	Kolmogorov-Smirnov ^a			Shapiro-Wilk		
	Estadístico	gl	Sig.	Estadístico	gl	Sig.
Humedad relativa						
Bosque primario	,233	590	,000	,782	590	,000
Bosque secundario	,205	590	,000	,856	590	,000

a. Corrección de significación de Lilliefors

Anexo 11. Pruebas de Kolmogoroc Smirnov y Shapiro Wilk para determinar la distribución de los datos registrados de temperatura ambiental y humedad relativa promediados según horas del día.

Pruebas de normalidad

Tipo de Bosque	Kolmogorov-Smirnov ^a			Shapiro-Wilk		
	Estadístico	gl	Sig.	Estadístico	gl	Sig.
Temperatura ambiental						
Bosque primario	,104	24	,200*	,930	24	,097
Bosque secundario	,106	24	,200*	,934	24	,120
Humedad relativa						
Bosque primario	,195	24	,018	,923	24	,067
Bosque secundario	,129	24	,200*	,919	24	,057

*. Esto es un límite inferior de la significación verdadera.

a. Corrección de significación de Lilliefors

Anexo 12. Pruebas de Kolmogoroc Smirnov y Shapiro Wilk para determinar la distribución de los datos de la comunidad de anfibios para el bosque primario y secundario.

Pruebas de normalidad

Variables dependientes	Tipo de Bosque	Prueba					
		Kolmogorov-Smirnov ^a			Shapiro-Wilk		
		Estadístico	gl	Sig.	Estadístico	gl	Sig.
R. margaritifera	Bosque primario	,535	60	,000	,110	60	,000
	Bosque secundario	,536	60	,000	,171	60	,000
R. marina	Bosque primario	,535	60	,000	,224	60	,000
	Bosque secundario	,540	60	,000	,175	60	,000
O. quixensis	Bosque primario	,535	60	,000	,110	60	,000
	Bosque secundario	.	60	.	.	60	.
P. altamazonicus	Bosque primario	,535	60	,000	,110	60	,000
	Bosque secundario	.	60	.	.	60	.
P. toftae	Bosque primario	,372	60	,000	,684	60	,000
	Bosque secundario	,461	60	,000	,552	60	,000
P. ockendeni	Bosque primario	,535	60	,000	,110	60	,000
	Bosque secundario	.	60	.	.	60	.
P. reichlei	Bosque primario	,349	60	,000	,659	60	,000
	Bosque secundario	,411	60	,000	,649	60	,000
Pristimantis spp.	Bosque primario	,491	60	,000	,491	60	,000
	Bosque secundario	,538	60	,000	,271	60	,000
P. cf. rhabdolaemus	Bosque primario	,535	60	,000	,110	60	,000
	Bosque secundario	.	60	.	.	60	.
A. trivittata	Bosque primario	.	60	.	.	60	.
	Bosque secundario	,535	60	,000	,110	60	,000
D. minutus	Bosque primario	.	60	.	.	60	.
	Bosque secundario	,535	60	,000	,110	60	,000
D. rhodopeplus	Bosque primario	,535	60	,000	,110	60	,000
	Bosque secundario	.	60	.	.	60	.
O. leprieurri	Bosque primario	.	60	.	.	60	.
	Bosque secundario	,535	60	,000	,110	60	,000
O. buckley	Bosque primario	.	60	.	.	60	.
	Bosque secundario	,535	60	,000	,110	60	,000
D. kamagarini	Bosque primario	,535	60	,000	,110	60	,000
	Bosque secundario	.	60	.	.	60	.
O. castaneicola	Bosque primario	,535	60	,000	,110	60	,000
	Bosque secundario	,540	60	,000	,175	60	,000
O. helenae	Bosque primario	,535	60	,000	,110	60	,000
	Bosque secundario	.	60	.	.	60	.
P. camba	Bosque primario	.	60	.	.	60	.
	Bosque secundario	,535	60	,000	,110	60	,000
S. garbei	Bosque primario	,535	60	,000	,110	60	,000
	Bosque secundario	.	60	.	.	60	.
S. ictericus	Bosque primario	.	60	.	.	60	.
	Bosque secundario	,535	60	,000	,110	60	,000
L. andreae	Bosque primario	,540	60	,000	,175	60	,000
	Bosque secundario	,540	60	,000	,175	60	,000
L. knudseni	Bosque primario	,535	60	,000	,110	60	,000
	Bosque secundario	.	60	.	.	60	.

a. Corrección de significación de Lilliefors

Anexo 13. Pruebas de Levene para el análisis de la homogeneidad de varianzas de las variables del hábitat entre bosque primario y secundario.

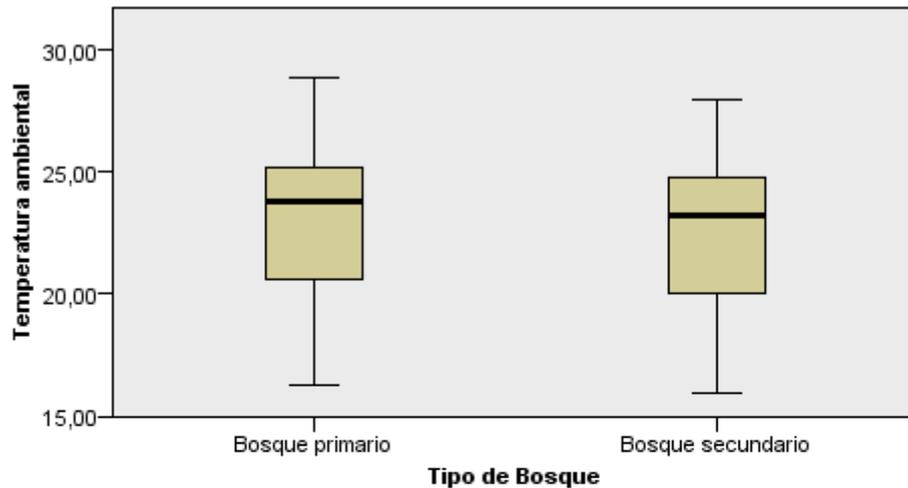
Variable	Estadístico de Levene	Sig
Abundancia de árboles DAP>10cm	1.120	0.292
Abundancia de árboles DAP<10cm	4.162	0.044
Porcentaje de hojarasca	0.005	0.945
Altura de hojarasca	0.113	0.737
Cantidad de hojas	0.655	0.420
Cobertura de dosel	0.081	0.777
Temperatura de suelo mañana	0.393	0.532
Temperatura de suelo noche	2.008	0.159
Temperatura ambiental	0.300	0.584
Humedad relativa	47.798	0.0001
Temperatura ambiental promediada por horas del día	0.283	0.597
Humedad relativa promediada por horas del día	13.037	0.001

Anexo 14. Prueba de Levene para el análisis de la homogeneidad de varianzas de los datos de la comunidad de anfibios entre bosque primario y secundario. Se resaltan las especies que fueron identificadas en ambos bosques.

Variable	Estadístico de Levene	Sig
<i>R. margaritifera</i>	0.430	0.513
<i>R. marina</i>	2.123	0.148
<i>O. quixensis</i>	4.139	0.044
<i>P. altamazonicus</i>	4.139	0.044
<i>P. toftae</i>	1.804	0.182
<i>P. ockendeni</i>	4.139	0.044
<i>P. reichlei</i>	2.555	0.113
<i>Pristimantis spp.</i>	18.092	0.0001
<i>P. cf. rhabdolaemus</i>	4.139	0.044
<i>A. trivittata</i>	4.139	0.044
<i>D. minutus</i>	4.139	0.044
<i>D. rhodopeplus</i>	4.139	0.044
<i>O. leprieurri</i>	4.139	0.044
<i>O. buckley</i>	4.139	0.044
<i>D. kamagarini</i>	4.139	0.044
<i>O. castaneicola</i>	1.364	0.245
<i>O. helenae</i>	4.139	0.044
<i>P. camba</i>	4.139	0.044
<i>S. garbei</i>	4.139	0.044
<i>S. ictericus</i>	4.139	0.044
<i>A. andreae</i>	0.0001	1.000
<i>L. knudseni</i>	4.139	0.044

Anexo 15. Análisis de Kruskal Wallis para la temperatura ambiental en los bosques primario y secundario. Se indica el valor significativo de la prueba (Sig. $P < 0.05$).

Prueba de Kruskal-Wallis para muestras independientes



N total	1.180
Estadístico de contraste	12,778
Grados de libertad	1
Sig. asintótica (prueba bilateral)	,000

1. Las estadísticas de prueba se ajustan para empates.
2. No se realizan múltiples comparaciones porque hay menos de tres campos de prueba.

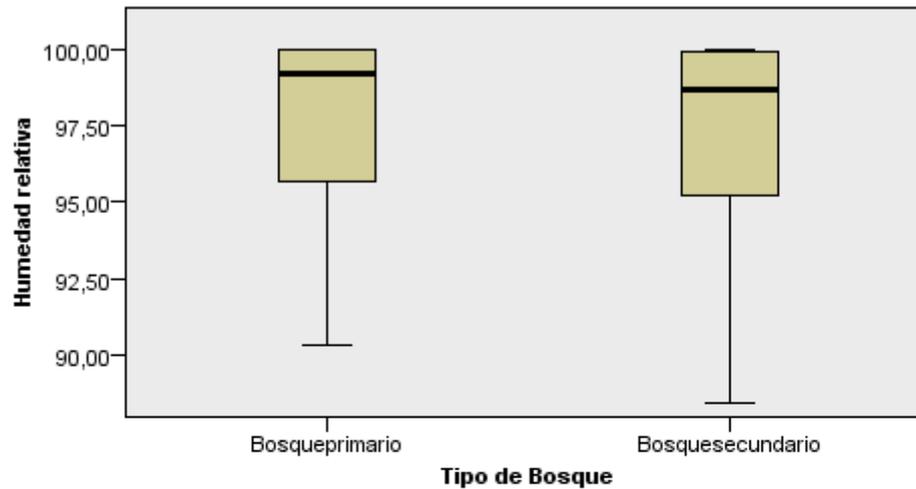
Resumen de prueba de hipótesis

	Hipótesis nula	Prueba	Sig.	Decisión
1	La distribución de Temperatura ambiental es la misma entre las categorías de Tipo de Bosque.	Prueba de Kruskal-Wallis para muestras independientes	,000	Rechazar la hipótesis nula.

Se muestran significaciones asintóticas. El nivel de significación es de ,05.

Anexo 16. Análisis de Kruskal Wallis para la humedad relativa en los bosques primario y secundario. Se indica el valor significativo de la prueba (Sig. $P > 0.05$).

Prueba de Kruskal-Wallis para muestras independientes



N total	1.180
Estadístico de contraste	29,275
Grados de libertad	1
Sig. asintótica (prueba bilateral)	,000

1. Las estadísticas de prueba se ajustan para empates.
2. No se realizan múltiples comparaciones porque hay menos de tres campos de prueba.

Resumen de prueba de hipótesis

	Hipótesis nula	Prueba	Sig.	Decisión
1	La distribución de Humedad relativa es la misma entre las categorías de Tipo de Bosque.	Prueba de Kruskal-Wallis para muestras independientes	,000	Rechazar la hipótesis nula.

Se muestran significaciones asintóticas. El nivel de significación es de ,05.

Anexo 17. Análisis de la varianza (ANOVA) de la temperatura ambiental promediados por horas del día entre los bosques primario y secundario. Se indica el valor significativo de la prueba (Sig. $P > 0.05$).

ANOVA

Temp.amb

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Entre grupos	4,008	1	4,008	2,570	,116
Dentro de grupos	71,724	46	1,559		
Total	75,732	47			

Anexo 18. Análisis de la varianza (ANOVA) de la humedad relativa promediada por horas del día entre los bosques primario y secundario. Se indica el valor significativo de la prueba (Sig. $P > 0.05$).

ANOVA

Humedad.relativa

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Entre grupos	7,473	1	7,473	15,504	,000
Dentro de grupos	22,173	46	,482		
Total	29,646	47			

Anexo 19. Pruebas robustas de igualdad de medias, Welch ANOVA, para las variables de temperatura ambiental y humedad relativa promediados por horas del día entre bosque primario y secundario.

Pruebas robustas de igualdad de medias

		Estadístico ^a	gl1	gl2	Sig.
Temperatura ambiental	Welch	2,570	1	45,725	,116
Humedad relativa	Welch	15,504	1	33,646	,000

a. F distribuida de forma asintótica

Anexo 20. Análisis de Kruskal Wallis para comparar la temperatura de suelo en horarios de mañana y noche en los bosques evaluados.

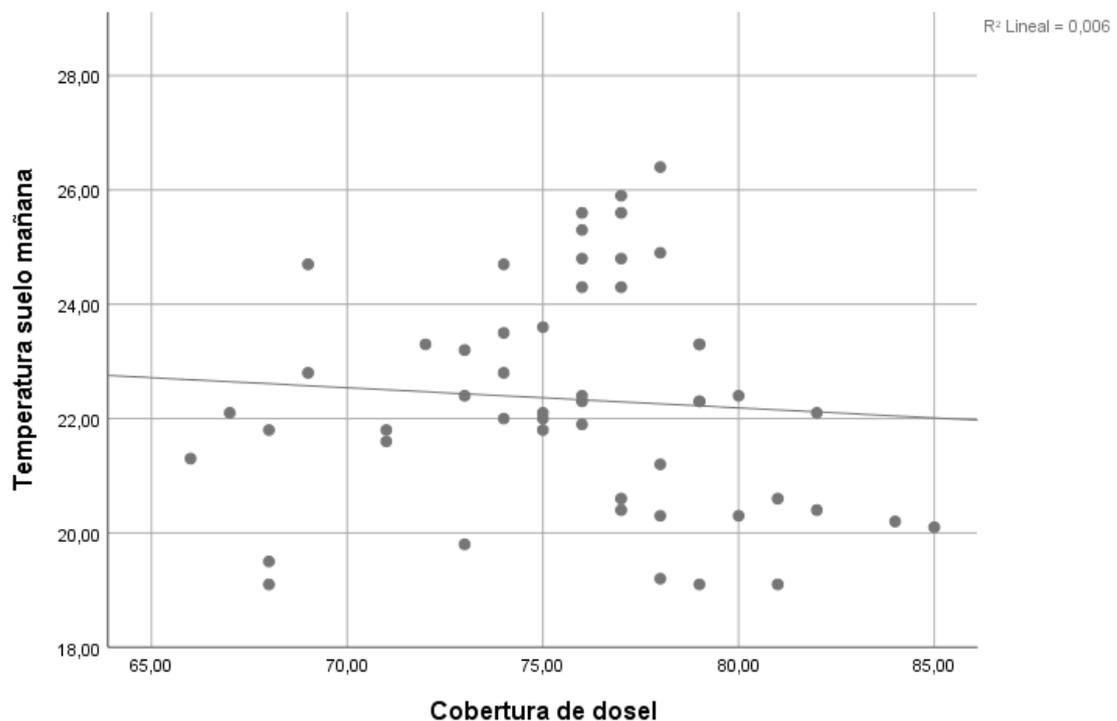
Estadísticos de prueba^{a,b}

	Temperatura suelo mañana	Temperatura suelo noche
H de Kruskal-Wallis	4,403	2,094
gl	1	1
Sig. asintótica	,036	,148

a. Prueba de Kruskal Wallis

b. Variable de agrupación: Tipo de bosque

Anexo 21. Distribución de puntos entre la temperatura de suelo horario mañana y la cobertura de dosel para el bosque primario.



Anexo 22. Correlación de Spearman para la temperatura de suelo en horario de mañana y la cobertura de dosel en el bosque primario.

Correlaciones

			Temperatura suelo mañana	Cobertura de dosel
Rho de Spearman	Temperatura suelo mañana	Coefficiente de correlación	1,000	-,116
		Sig. (bilateral)	.	,411
		N	60	52
	Cobertura de dosel	Coefficiente de correlación	-,116	1,000
		Sig. (bilateral)	,411	.
		N	52	52

Anexo 23. Prueba robusta de igualdad de medias, Welch ANOVA, para la variable de Abundancia de arboles $DAP \leq 10\text{cm}$ en bosque primario y secundario.

Pruebas robustas de igualdad de medias

Abundancia de arboles $DAP < 10\text{cm}$

	Estadístico ^a	gl1	gl2	Sig.
Welch	9,212	1	107,323	,003

a. F distribuida de forma asintótica

Anexo 24. Análisis de U de Mann-Whitney para la comparación entre la riqueza de especies de anfibios en bosque primario y secundario.

Rangos

		Tipo de bosque	N	Rango promedio	Suma de rangos
Riqueza de especies	Bosque primario		60	62,71	3762,50
	Bosque secundario		60	58,29	3497,50
	Total		120		

Estadísticos de prueba^a

	Riqueza de especies
U de Mann-Whitney	1667,500
W de Wilcoxon	3497,500
Z	-,985
Sig. asintótica(bilateral)	,325

a. Variable de agrupación: Tipo de bosque

Anexo 25. Análisis de U de Mann-Whitney para la comparación entre la abundancia de anfibios en bosque primario y secundario.

Rangos

	Tipo de bosque	N	Rango promedio	Suma de rangos
Abundancia	Bosque primario	60	66,35	3981,00
	Bosque secundario	60	54,65	3279,00
	Total	120		

Estadísticos de prueba^a

	Abundancia de especies
U de Mann-Whitney	1449,000
W de Wilcoxon	3279,000
Z	-1,918
Sig. asintótica(bilateral)	,055

a. Variable de agrupación: Tipo de bosque

Anexo 26. Análisis de Chi cuadrado para la comparación del número de especies por familias que componen la comunidad de anfibios

Chi squared			
Rows, columns:	2, 5	Degrees freedom:	4
Chi ² :	2.7433	<i>p</i> (no assoc.):	0.60167
Monte Carlo <i>p</i> :	0.6503		

Anexo 27. Análisis de Chi cuadrado para la comparación del número de individuos por familias que componen la comunidad de anfibios

Chi squared			
Rows, columns:	2, 5	Degrees freedom:	4
Chi²:	3.4689	p (no assoc.):	0.48263
Monte Carlo p:	0.4993		

Anexo 28. Resumen de datos para la incidencia de anfibios en la totalidad del estudio

Estadísticas de grupo					
	Horario	N	Media	Desv. Desviación	Desv. Error promedio
Anfibiosxhora	Noche	6	21,1667	10,53407	4,30052
	Mañana	6	3,8333	2,31661	,94575

Anexo 29. Comparación de varianzas de la abundancia de anfibios por horario de muestreo utilizando una prueba de t.

Prueba de muestras independientes										
		Prueba de Levene de igualdad de varianzas		prueba t para la igualdad de medias					95% de intervalo de confianza de la diferencia	
		F	Sig.	t	gl	Sig. (bilateral)	Diferencia de medias	Diferencia de error estándar	Inferior	Superior
Anfibiosxhora	Se asumen varianzas iguales	5,519	,041	3,936	10	,003	17,33333	4,40328	7,52221	27,14446
	No se asumen varianzas iguales			3,936	5,483	,009	17,33333	4,40328	6,30750	28,35917

Anexo 30. Análisis de Chi cuadrado para la comparación del uso de microhábitats empleado por los anfibios para la totalidad del estudio.

Chi squared			
Rows, columns:	2, 4	Degrees freedom:	3
Chi²:	1.5692	p (no assoc.):	0.6664
Monte Carlo p:	0.6742		

Anexo 31. Uso de microhábitats por especies registradas en bosque primario y bosque secundario.

Uso de sustrato		Hojas altas	Hojas bajas	Suelo	Hojarasca	Ramas de arbol
<i>R. margaritifera</i>	Bosque primario	1	1	-	-	-
	Bosque secundario	-	1	2	-	-
<i>R. marina</i>	Bosque primario	-	-	4	-	-
	Bosque secundario	-	-	2	-	-
<i>A. trivittata</i>	Bosque primario	-	-	-	-	-
	Bosque secundario	-	1	-	-	-
<i>D. minutus</i>	Bosque primario	-	-	-	-	-
	Bosque secundario	1	-	-	-	-
<i>D. kamagarini</i>	Bosque primario	1	-	-	-	-
	Bosque secundario	-	-	-	-	-
<i>D. rhodopeplus</i>	Bosque primario	1	-	-	-	-
	Bosque secundario	-	-	-	-	-
<i>O. buckley</i>	Bosque primario	-	-	-	-	-
	Bosque secundario	1	-	-	-	-
<i>O. castaneicola</i>	Bosque primario	-	1	-	-	-
	Bosque secundario	2	-	-	-	-
<i>O. helenae</i>	Bosque primario	1	-	-	-	-
	Bosque secundario	-	-	-	-	-
<i>O. leprieurri</i>	Bosque primario	-	-	-	-	-
	Bosque secundario	-	-	-	-	1
<i>P. camba</i>	Bosque primario	-	-	-	-	-
	Bosque secundario	1	-	-	-	-
<i>S. garbei</i>	Bosque primario	-	1	-	-	-
	Bosque secundario	-	-	-	-	-
<i>S. ictericus</i>	Bosque primario	-	-	-	-	-
	Bosque secundario	-	-	-	-	1
<i>O. quixensis</i>	Bosque primario	-	-	1	-	-
	Bosque secundario	-	-	-	-	-
<i>P. altamazonicus</i>	Bosque primario	1	-	-	-	-
	Bosque secundario	-	-	-	-	-

<i>P. toftae</i>	Bosque primario	13	15	-	-	-
	Bosque secundario	8	10	-	1	-
<i>P. ockendeni</i>	Bosque primario	1	-	-	-	-
	Bosque secundario	-	-	-	-	-
<i>P. reichlei</i>	Bosque primario	23	7	-	1	-
	Bosque secundario	21	2	-	-	-
<i>Pristimantis spp.</i>	Bosque primario	1	9	-	2	-
	Bosque secundario	-	1	-	3	-
<i>P. cf. rhabdolaemus</i>	Bosque primario	-	1	-	-	-
	Bosque secundario	-	-	-	-	-
<i>A. andreae</i>	Bosque primario	-	1	-	1	-
	Bosque secundario	-	-	1	1	-
<i>L. knudseni</i>	Bosque primario	-	-	1	-	-
	Bosque secundario	-	-	-	-	-

Anexo 32. Comparación de los índices de diversidad Shannon, Simpson y Alfa de Fisher para los bosques primario y secundario utilizando una prueba de t.

	Bosque primario	Bosque secundar	Perm p(eq)
Taxa S	16	13	0.6491
Individuals	89	61	0
Dominance	0.2428	0.2507	0.8639
Shannon H	1.816	1.798	0.9416
Evenness e^H/S	0.3841	0.4646	0.4414
Simpson indx	0.7572	0.7493	0.8639
Menhinick	1.696	1.664	1
Margalef	3.342	2.919	0.7556
Equitability J	0.6549	0.7011	0.4614
Fisher alpha	5.69	5.06	0.8108
Berger-Parker	0.3483	0.377	0.6415

Anexo 33. Análisis de SIMPER para determinar la contribución de cada especie en la comunidad de anfibios para la totalidad del estudio.

Taxon	Av. dissim	Contrib. %	Cumulative %	Mean 1	Mean 2
<i>P. reichlei</i>	25.99	34.79	34.79	0.517	0.383
<i>P. toftae</i>	22.43	30.03	64.82	0.467	0.317
<i>Pristimantis</i> spp.	9.639	12.9	77.72	0.2	0.0667
<i>R. marina</i>	3.555	4.759	82.48	0.0667	0.0333
<i>R. margaritifera</i>	2.068	2.769	85.25	0.0333	0.05
<i>L. andreae</i>	1.789	2.395	87.64	0.0333	0.0333
<i>O. castaneicola</i>	1.651	2.21	89.85	0.0167	0.0333
<i>L. knudseni</i>	1.094	1.464	91.32	0.0167	0
<i>O. helenae</i>	0.6218	0.8324	92.15	0.0167	0
<i>D. kamagarini</i>	0.6218	0.8324	92.98	0.0167	0
<i>O. bucleyi</i>	0.5493	0.7354	93.72	0	0.0167
<i>P. camba</i>	0.5493	0.7354	94.45	0	0.0167
<i>A. trivittata</i>	0.5493	0.7354	95.19	0	0.0167
<i>S. garbei</i>	0.4433	0.5935	95.78	0.0167	0
<i>P. ockendeni</i>	0.4433	0.5935	96.38	0.0167	0
<i>O. quixensis</i>	0.4433	0.5935	96.97	0.0167	0
<i>P. altamazonicus</i>	0.4433	0.5935	97.56	0.0167	0
<i>S. ictericus</i>	0.4031	0.5397	98.1	0	0.0167
<i>O. ieprieurii</i>	0.4031	0.5397	98.64	0	0.0167
<i>D. rhodopeplus</i>	0.3467	0.4641	99.11	0.0167	0
<i>P. rhabdolaemus</i>	0.3467	0.4641	99.57	0.0167	0
<i>D. minutus</i>	0.3207	0.4294	100	0	0.0167

Anexo 34. Comparación de las abundancias de las especies *P. toftae* y *P. reichlei* utilizando una prueba U de Mann-Whitney.

Estadísticas de grupo

	Bosque	N	Media	Desv. Desviación	Desv. Error promedio
<i>P. toftae</i>	Bosque primario	60	,4667	,67565	,08723
	Bosque secundario	60	,3167	,62414	,08058
<i>P. reichlei</i>	Bosque primario	60	,5167	,77002	,09941
	Bosque secundario	60	,3833	,58488	,07551

Estadísticos de prueba^a

	P. reichlei	P. toftae
U de Mann-Whitney	1671,500	1557,000
W de Wilcoxon	3501,500	3387,000
Z	-,797	-1,575
Sig. asintótica(bilateral)	,426	,115

a. Variable de agrupación: Tipo de bosque

Anexo 35. Comparación entre bosques de la riqueza de especies pertenecientes al género *Pristimantis* utilizando una prueba U de Mann-Whitney.

Tests for equal medians			
<i>Primario</i>		<i>Secundario</i>	
N:	60	N:	60
Mean rank:	34,046	Mean rank:	26,454
Mann-Whitn U:	1344,5		
z:	-2,5553	p (same med.):	0,01061
Monte Carlo permutation:		p (same med.):	0,0114

Anexo 36. Comparación entre bosques de la abundancia de anfibios pertenecientes al género *Pristimantis* utilizando una prueba U de Mann-Whitney.

Tests for equal medians			
<i>N B. primario</i>		<i>N B. secundario</i>	
N:	60	N:	60
Mean rank:	33,571	Mean rank:	26,929
Mann-Whitn U:	1401,5		
z:	-2,2104	p (same med.):	0,027079
Monte Carlo permutation:		p (same med.):	0,0288

Anexo 37. Comparación entre bosques de la riqueza y abundancia de especies pertenecientes a la familia Hylidae utilizando una prueba U de Mann-Whitney.

Tests for equal medians			
<i>B. primario</i>		<i>B. secundario</i>	
N:	60	N:	60
Mean rank:	29.958	Mean rank:	30.542
Mann-Whitn U: 1765			
z:	-0.36205	p (same med.):	0.71732
Monte Carlo permutation:		p (same med.):	0.6486