



Respuesta genética y funcional de anfibios a perturbaciones causadas por actividades antrópicas

Gerardo J. Soria-Ortíz^{1,3,*}, Leticia M. Ochoa-Ochoa², Ella Vázquez-Domínguez¹

(1) Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México 04510, México.

(2) Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México 04510, México.

(3) Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Edificio D, 1er Piso, Unidad de Posgrado, Ciudad de México, 04510, México.

* Autor de correspondencia: Gerardo J. Soria-Ortíz [gsoria@ecologia.unam.mx]

> Recibido el 28 de septiembre de 2022 - Aceptado el 20 de febrero de 2023

Como citar: Soria-Ortíz, G., Ochoa-Ochoa, L.M., Vázquez-Domínguez, E. 2023. Respuesta genética y funcional de anfibios a perturbaciones causadas por actividades antrópicas. *Ecosistemas* 32(1): 2462. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2462>

Respuesta genética y funcional de anfibios a perturbaciones causadas por actividades antrópicas

Resumen: La perturbación ambiental de origen antrópico ha tenido, en la mayoría de los casos, efectos negativos en las comunidades bióticas. Sin embargo, también hay algunas respuestas positivas. Entender los mecanismos bajo los cuales estas perturbaciones influyen en los patrones de diversidad y estructura genética, así como posibles adaptaciones locales, es fundamental para generar planes de conservación que aseguren la persistencia de las especies en el largo plazo. Los rasgos funcionales nos permiten entender la interacción entre el ambiente y las especies. Los anfibios son un excelente modelo para analizar estas interacciones, por ser ectotermos y presentar múltiples rasgos funcionales relacionados con sus historias de vida. Aquí realizamos una revisión de literatura científica acerca de las múltiples respuestas de anfibios a las perturbaciones antrópicas desde una perspectiva funcional, y encontramos que las perturbaciones tienen efectos negativos, neutrales o positivos, dependiendo de las especies, relacionados con rasgos peculiares de los anfibios y la naturaleza y magnitud de la perturbación. De manera que es incorrecto generalizar sobre los efectos de las perturbaciones antrópicas en los anfibios, interacción que debe analizarse con cautela y considerando los rasgos funcionales. Encontramos, asimismo, que varias de las especies resilientes en zonas perturbadas presentan cierta tolerancia a los cambios ambientales, la cual puede estar asociada con adaptaciones locales. Con base en los patrones que identificamos, brindamos una perspectiva sobre las ventajas y limitantes de analizar a las comunidades de anuros desde una perspectiva funcional y sugerimos algunas directrices para futuras investigaciones.

Palabras clave: anfibios; ecología; genética; perturbación antrópica; rasgos funcionales

Functional and genetic responses of amphibians to disturbances caused by human activities

Abstract: Environmental disturbances of anthropic origin have most commonly had negative effects on biotic communities. However, there are also some positive responses. Understanding the mechanisms by which these disturbances influence the patterns of diversity and genetic structure, as well as potential local adaptations, is essential to establish conservation plans that ensure the persistence of species on the long term. Functional traits allow us to understand the interaction between the environment and the species. Amphibians are an excellent model to study these interactions, given that they are ectotherms and present multiple traits related to their life histories. Here we review scientific literature regarding multiple amphibian responses to human disturbance from a functional perspective. We found that disturbances have negative, neutral, or positive effects depending on the species, related to peculiar amphibian traits and the nature and magnitude of the disturbance. Thus, it is incorrect to generalize the effects of anthropogenic disturbances on amphibians, and this interaction should be analyzed more cautiously considering functional traits. We also observed that several of the resilient species in disturbed areas show some tolerance to environmental changes, which may be associated with local adaptations. Based on the patterns we identified, we provide insights of the advantages and limitations of analyzing anuran communities from a functional perspective and suggest several directions for future research.

Keywords: amphibians; anthropic disturbance; ecology; functional traits; genetics

Introducción

La perturbación de paisajes naturales por acciones antrópicas, como la deforestación y la urbanización, los altera sustancialmente y, consecuentemente, afecta a las comunidades de flora y fauna que en ellos viven. En la actualidad hay gran interés por conocer los efectos de las perturbaciones en las comunidades de seres vivos, para así, hacer un manejo óptimo de zonas perturbadas para la conservación de especies. Aquí realizamos una revisión deta-

llada de estudios sobre las amenazas que enfrentan los anfibios por la perturbación antrópica, así como los efectos en las comunidades y la respuesta genética específica de poblaciones bajo dichos escenarios. En los últimos años ha habido un incremento en el interés de estudiar a las comunidades desde una perspectiva funcional (rasgos funcionales) y no solamente desde una perspectiva taxonómica. Esta visión funcional nos permite analizar los caracteres funcionales de las comunidades y sus interacciones con el ambiente (Córdova-Tapia y Zambrano 2015). En sitios perturba-

dos, algunas especies de anfibios responden de manera oportunista a alteraciones ambientales, lo que se refleja tanto en la diversidad de la comunidad como en la variación y estructuración genética de las poblaciones (Hamer y McDonnell 2008). De tal forma que los rasgos funcionales, los niveles de variabilidad genética y las tolerancias ecológicas a condiciones estresantes de dichas especies, son clave para su sobrevivencia y potencial adaptación local en los sitios perturbados.

Aunque se considera a los anfibios un grupo bioindicador de la 'salud' de los ecosistemas (*sensu* Saber et al. 2017), algunas especies son resilientes y sobreviven en sitios perturbados (Kerby et al. 2010). Por ello, es clave plantearse preguntas como: ¿Qué características de los ambientes perturbados facilitan la presencia de estas especies resilientes? ¿Han desarrollado dichas especies algún mecanismo conductual, fisiológico o adaptativo que les permita mitigar los efectos de la perturbación? ¿Cómo afecta la perturbación de los ambientes a los patrones genéticos de los anfibios? ¿Hay respuestas adaptativas asociadas con cambios abruptos estructurales y climáticos en los sitios perturbados? Así, con base en una extensa revisión de literatura, presentamos un compendio sobre los efectos de las perturbaciones antrópicas en la estructura poblacional de anfibios desde una perspectiva funcional, dando particular énfasis a aquellos con datos genéticos, cuya evidencia permita entender los factores que facilitan la presencia de los anfibios en dichos ambientes perturbados.

Generalidades de anfibios, historia de vida y grupos funcionales

Los anfibios presentan características fisiológicas, morfológicas, conductuales y ecológicas muy particulares entre los vertebrados. En general, el ciclo de vida de los anfibios tiene una fase acuática y una fase terrestre (aunque también presentan reproducción de desarrollo directo), lo cual conlleva un proceso de metamorfosis que implica cambios morfológicos, fisiológicos, ecológicos y conductuales radicales (Semlitsch y Skelly 2007; Vitt y Caldwell 2013). Es el grupo de vertebrados terrestres con mayor número de modos de reproducción, que varían desde el sustrato donde ponen sus huevos, las características de los huevos y nidadas, la duración del desarrollo embrionario y larvario, e incluso el cuidado parental (Gomez-Maestre et al. 2017). Son ectotermos que tienen huevos y piel permeables, lo que los hace dependientes de cuerpos de agua o zonas con alta humedad, y tienen diferentes tipos de respiración, que pueden variar a lo largo de la etapa de vida (Semlitsch y Skelly 2007; Vitt y Caldwell 2013). Asimismo, presentan una variedad morfológica amplia que les permite tener hábitos terrestres, arbóreos, acuáticos, fásoriales o saxícolas.

Las historias o rasgos de vida engloban todos los aspectos medibles del ciclo de vida de las especies, ya que éstos interactúan con el ambiente e influyen en su adecuación (Morrison y Hero 2003). La ecología funcional trata de entender cómo los organismos maximizan su adecuación a través de la asignación óptima de energía entre las demandas de crecimiento, sobrevivencia y reproducción (Furness et al. 2022). Los rasgos de vida de los anuros se centran en aspectos como la etapa de vida, madurez sexual, número y duración de eventos reproductivos, inversión energética en la reproducción —número de puestas y huevos—, longevidad y sobrevivencia (Lourenço-de-Moraes et al. 2020). Estos rasgos de vida pueden variar tanto por variables abióticas (temperatura, humedad, disponibilidad de alimento) y bióticas (competencia, depredación), como por factores genéticos, con repercusiones en la ecología y morfología de los anfibios (Morrison y Hero 2003).

Por lo anterior, los anuros son un excelente modelo para estudiar las respuestas funcionales de las especies en diferentes ambientes, bajo la premisa de que especies con caracteres similares tendrán efectos y funciones similares en los ecosistemas (Tilman 2001). Mediante el análisis de dichos rasgos se puede distinguir entre grupos funcionales y entender dónde, cómo y cuándo las especies hacen uso de los recursos para su crecimiento, sobreviven-

cia y reproducción (Tilman 2001; Laureto et al. 2015; Riemann et al. 2017). La diversidad funcional es complementaria a la taxonómica y filogenética, siendo clave para entender los efectos de los filtros ambientales en las comunidades (Córdova-Tapia y Zambrano 2015; Zabala-Forero y Urbina-Cardona 2021). Por ello, se ha utilizado para medir los efectos de la modificación del hábitat en la diversidad, composición y abundancia de grupos funcionales en anfibios, principalmente de anuros (ranas y sapos) (Trimble y van Aarde 2014; Laureto et al. 2015; Pereyra et al. 2021; Zabala-Forero y Urbina-Cardona 2021).

Perturbaciones antrópicas

Las perturbaciones antrópicas, y en particular la urbanización, son algunas de las causas más importantes de la pérdida de diversidad y de alteraciones de las comunidades bióticas (McDonnell y Hahs 2013; Pereyra et al. 2021). La urbanización se define como un proceso donde ocurre una alteración rápida del ambiente debido al crecimiento poblacional humano y su infraestructura. Dicho proceso varía geográfica, espacial y temporalmente, por lo que existen gradientes de urbanización, por ejemplo, desde semi-rural, rural, semi-urbano, hasta urbano (Hamer y McDonnell 2008; Seto et al. 2013). La urbanización causa modificación del ambiente físico, cambio en la configuración y tamaño de diferentes coberturas vegetales, incremento de la heterogeneidad espacial y ambiental, alteración del clima, contaminación de suelos y cuerpos de agua (Hamer y McDonnell 2008; Johnson y Munshi-South 2017; Pereyra et al. 2021). Estos cambios tienen diversos efectos sobre las comunidades bióticas (y de anfibios en particular), alterando aspectos morfológicos, fisiológicos, conductuales y genéticos (Allentoft y O'Brien 2010), que pueden llegar a ocasionar extinciones locales (Chapin et al. 2000; Gardner 2001; Rubbo y Kiesecker 2005; Hamer y Parris 2011; Hussain y Pandit 2012).

Entre los factores más importantes de las perturbaciones que afectan la diversidad taxonómica y funcional, tanto a nivel local como regional, están la pérdida de su hábitat natural, variaciones en temperatura y humedad, cambios hidrológicos, mayor exposición a rayos UV, contaminación lumínica, acústica, de suelos y cuerpos de agua (Blaustein y Belden 2003; Hamer y McDonnell 2008; Grenat et al. 2018; Pereyra et al. 2021). Como resultado, los anfibios tienen mayor vulnerabilidad a depredadores, incremento de carga parasitaria (Koprivnikar y Redfern 2012) y enfermedades emergentes (Rubbo y Kiesecker 2005; Gallager et al. 2014). Los rasgos funcionales de los organismos definen su éxito bajo ciertas condiciones ambientales (Córdova-Tapia y Zambrano 2015); estos rasgos son los que determinan la susceptibilidad de los anfibios a dichas perturbaciones, así como su capacidad de respuesta a esos cambios (Hamer y McDonnell 2008). Es por ello que hay especies resilientes que sobreviven en sitios perturbados e incluso pueden llegar a incrementar su abundancia (Hamer y McDonnell 2008; Trimble y van Aarde 2014; Hecht y Allcock 2020), lo cual puede estar asociado con diversos procesos de adaptación local (Johnson y Munshi-South 2017).

Respuestas de los anfibios a la perturbación antrópica

Grupos funcionales y perturbación

Un ambiente homogéneo, en general, mantiene anfibios con caracteres similares, mientras que uno heterogéneo provee múltiples características ambientales donde especies con diferentes rasgos funcionales pueden coexistir (MacGregor-Fors et al. 2013; Riemann et al. 2017; Lourenço-de-Moraes et al. 2020). En ambientes con perturbación de magnitud baja a media (por ejemplo, rurales, semi-rurales), la modificación del paisaje puede generar características novedosas a nivel de microhábitats, con parches de vegetación de diferente composición y variaciones climáticas locales (Cushman 2006; Trimble y van Aarde 2014; Hecht y Allcock 2020), los cuales influyen en la distribución espacial y temporal de grupos funcionales de anuros (Lourenço-de-Moraes et al. 2020;

Pereyra et al. 2021), permitiendo que se mantenga e incluso que en algunos casos aumente la diversidad (Meza-Parra y Pineda 2015). Asimismo, algunas especies presentan dinámicas metapoblacionales (Smith y Green 2005), lo que facilita su persistencia en ambientes perturbados ya que la presencia de mosaicos de vegetación con diferente configuración y grado de conectividad, y múltiples sitios de reproducción, permite la ocurrencia de eventos de recolonización-extinción (Carlson y Edenharn 2000; Smith y Green 2005).

Con base en lo anterior es posible hacer predicciones generales respecto a la respuesta de ciertos grupos funcionales a la perturbación antrópica. Es decir, grupos de anuros terrestres, con tamaños corporales medianos a grandes, alta capacidad de dispersión, adaptados a altas temperaturas y baja humedad, podrán sobrevivir en zonas abiertas (MacGregor-Fors et al. 2013; Lourenço-de-Moraes et al. 2020; Huamán-Trucios et al. 2021; Pereyra et al. 2021), mientras que grupos funcionales arbóreos, de tamaño corporal pequeño, adaptados a alta humedad y bajas temperaturas, sobrevivirán mejor en zonas con abundante cobertura vegetal (Villa et al. 2019; Lourenço-de-Moraes et al. 2020). Pero también hay respuestas más particulares, por ejemplo, especies que requieren de vegetación boscosa como la salamandra *Limnodynastes dumerilii* (Hamer y Parris 2011), las ranas *Lithobates sylvaticus* (Patrick et al. 2008) e *Hyalinobatrachium fleischmanni*, que persisten en lugares transformados siempre que la matriz esté compuesta de parches con distintas características, es decir, en un paisaje heterogéneo. El estudio de Trimble y van Aarde (2014) demuestra que anuros pequeños dependientes de vegetación densa y con ovoposición en hojas —como ranas del género *Afraxalus*— no están presentes en zonas de cultivo, pero sí en zonas boscosas a lo largo de un gradiente de perturbación; mientras que especies terrestres, que ponen sus huevos sobre el suelo —ranas del género *Phrynobatrachus*— son muy abundantes en las zonas de cultivos. De manera interesante, los autores encontraron también a todos los grupos funcionales analizados en un bosque degradado, pero heterogéneo.

De manera que, la presencia y abundancia de las especies de anfibios responde, positiva o negativamente, dependiendo de la existencia de condiciones adecuadas para completar su ciclo de vida en los paisajes perturbados. Pero ello no significa, desde el punto de vista funcional, que sólo las especies generalistas sean las que sobreviven en sitios perturbados. En realidad, hay picos y valles en la abundancia de los grupos funcionales, derivados de las características del paisaje que les son adecuadas y que están relacionadas con el espacio ecológico disponible. Por ejemplo, Lourenço-de-Moraes y colaboradores (2020) reportan un incremento en el área de distribución de la rana *Leptodactylus fuscus* posterior a la desaparición de la cubierta arbórea. Esta especie se caracteriza por tener hábitos terrestres y uso de zonas inundables con poca vegetación. Sin embargo, también se ha documentado que *L. fuscus* es incapaz de persistir en ambientes extremadamente urbanos (Pereyra et al. 2021). Por lo tanto, ante la perturbación del ambiente los grupos funcionales responden de manera oportunista a los elementos y características generados por las modificaciones, para los cuales están más especializados.

Cuerpos de agua y características de historia de vida

La mayoría de los anuros requiere de cuerpos de agua para su reproducción y desarrollo larvario (MacGregor-Fors et al. 2013; Vuorio et al. 2016). El tipo de reproducción en anfibios es una de las características de historia de vida más diversas, y clave para entender sus patrones ecológicos. Existen especies que desovan en hojas, en vegetación acuática, en ríos o agua corriente, en cuerpos de agua permanentes grandes y profundos, o pequeños y temporales, incluso sobre el suelo (Nunes-de-Almeida et al. 2021). La perturbación de los paisajes naturales altera la hidrología de los cuerpos de agua, y estos pueden desaparecer, cambiar de estructura (tamaño, profundidad) o se pueden formar nuevos, lo que se traduce en cambios en el número y disposición espacial en el paisaje, y tiene un

efecto en las comunidades (Hamer y Parris 2011; Vuorio et al. 2016). Por ejemplo, en zonas donde se realizó restauración de cuerpos de agua se ha documentado un incremento de especies que los utilizan para su reproducción —por ejemplo, la rana *L. sylvaticus* y la salamandra *Ambystoma maculata* (Petranka et al. 2003). Incluso grupos funcionales que incluyen especies que desovan en cuerpos de agua temporales pueden incrementar su abundancia en zonas inhóspitas, como áreas de cultivo, si existen cuerpos de agua donde se reproduzcan (Trimble y van Aarde 2014).

Presentar un desarrollo larvario rápido es vital para especies resilientes en zonas perturbadas con presencia de cuerpos de agua temporales (Pereyra et al. 2021). Estos cuerpos de agua comúnmente presentan temperaturas altas e hidroperiodos cortos, por lo que, para los anfibios, tener rasgos funcionales como puesta de huevos en nidos de espuma y desarrollo larvario rápido, como la rana *Pleurodema borellii* o el sapo *Anaxyrus americanus* —que tiene un desarrollo larvario de 42 días promedio— (Gallagher et al. 2014), aseguran su sobrevivencia (Pereyra et al. 2021). Por ejemplo, recientemente en Australia se documentó que especies con nidadas grandes, huevos pequeños y desarrollo rápido se reproducen explosivamente en cuerpos de agua temporales (Gould et al. 2022). En contraste, grupos funcionales que requieren cuerpos de agua grandes, profundos y con hidroperiodos largos para su desarrollo, difícilmente completarán su metamorfosis en cuerpos de agua temporales, como especies de los géneros *Ambystoma* (Rubbo y Kiesecker 2005) y *Scinax* (Pereyra et al. 2021). De lograrlo, es frecuente que presenten morfologías que condicionen su supervivencia, como una mala condición corporal o tamaño reducido, como observaron Eakin y colaboradores (2019) en la rana *L. sylvaticus* en un paisaje suburbano.

Los cuerpos de agua temporales también son clave para la conectividad al interior de paisajes perturbados, y pueden servir como 'escalones' para la dispersión entre parches de vegetación conservada o nativa (Compton et al. 2007). Esta conectividad dependerá de los rasgos funcionales de las especies, como la etapa de vida y la capacidad de dispersión, así como de la configuración espacial de los cuerpos de agua. Por ejemplo, especies terrestres con alta capacidad de dispersión pueden utilizar cuerpos de agua temporales en zonas perturbadas (con base en rutas efectivas de movimiento, sensu Compton et al. 2007). Especies no necesariamente terrestres, pero cuya dispersión es alta, como las arborícolas, pueden utilizar los cuerpos de agua temporales inmersos en una matriz de suelo desnudo, siempre y cuando estén rodeados por parches de vegetación riparia (Compton et al. 2007; Hamer y McDonnell 2008; Hamer y Parris 2011). Se aprecia así que la dispersión y persistencia de anuros en paisajes perturbados involucra tanto características propias de historia de vida y rasgos funcionales, como factores físicos, ambientales, temporales y estructurales de los paisajes.

Perturbación antrópica y patrones genéticos de los anfibios

Diversidad y estructura genética

La perturbación del ambiente también tiene efectos sobre los patrones de diversidad y estructura genética de la biota en general (Allendorf et al. 2017; Miles et al. 2019) y en los anfibios (Allentoft y O'Brien 2010; Munshi-South et al. 2013). La fragmentación generada por la perturbación promueve la reducción y el aislamiento de las poblaciones, lo cual se exagera cuando se pierden los sitios de reproducción (Wells 2007). El aislamiento reduce el movimiento de individuos y el flujo génico, lo que promueve aún más la estructura (diferenciación) genética entre las poblaciones, incrementando los efectos de la deriva génica y la endogamia (Bijlsma y Loeschcke 2012; Allendorf et al. 2017; Miles et al. 2019). En el peor escenario, una drástica reducción poblacional puede disminuir la adecuación debido a la endogamia (Allendorf et al. 2017; Schlaepfer et al. 2018), incrementando el potencial de extinciones locales (Allentoft y O'Brien 2010; Bijlsma y Loeschcke 2012).

La pérdida de diversidad genética debida a la fragmentación en los anfibios no es un patrón consistente, pero en general, responde a los rasgos funcionales de las especies. Algunos estudios reportan disminución de diversidad genética en ambientes perturbados, como el de [Munshi-South y colaboradores \(2013\)](#) en poblaciones de la salamandra *Desmognathus fuscus* que habitan en la ciudad de Nueva York, comparada con aquellas que habitan fuera de la ciudad, asociada con la distribución en cuerpos de agua en zonas boscosas húmedas. Mientras que [Okamiya y Kusano \(2018\)](#), en su trabajo con la salamandra *Hynobius tokyoensis* y la rana *Rana ornativentris*, especies con rasgos funcionales diferentes, encontraron en poblaciones inmersas en ciudades una pérdida de diversidad genética de ambas especies relacionada con variables de infraestructuras y altas temperaturas. Por otra parte, hay estudios que reportan lo contrario, como por ejemplo el trabajo de [McKee y colaboradores \(2017\)](#) que estudiaron dos especies de anfibios simpátricos con reproducción en humedales, una salamandra pequeña, de movimiento limitado y con requisitos de microhábitat muy específicos, *Eurycea quadridigitata*, y la rana *Lithobates sphenocephalus* —terrestre, de talla grande y alta movilidad. Encontraron que la salamandra presentó diversidad genética alta en zonas urbanas y mayor en humedales grandes, mientras que la diversidad genética de la rana no se relacionó con ninguna variable asociada a las perturbaciones antrópicas. La alta diversidad genética de *E. quadridigitata* puede estar relacionada positivamente con la conectividad entre poblaciones, como lo reportado por [Fusco y colaboradores \(2020\)](#), quienes encuentran que la diversidad genética de poblaciones de la salamandra *Eurycea bislineata* en la ciudad de Nueva York se mantiene estable gracias a la conectividad a lo largo de arroyos cubiertos por vegetación riparia.

La diferenciación genética posterior a las perturbaciones es un patrón significativamente marcado en los anfibios, principalmente en ciudades; por ejemplo, aunque la salamandra *E. bislineata* mantiene una diversidad genética estable en poblaciones dentro y fuera de Nueva York, las poblaciones del primer caso presentan una marcada estructura genética ([Fusco et al. 2020](#)). Hay que resaltar que rasgos funcionales como la capacidad de dispersión de los anfibios, son clave para entender la estructura genética de las poblaciones en paisajes perturbados, pues cuando existen características físicas y ambientales propicias para que los individuos puedan desplazarse, es posible mitigar la diferenciación genética. Por ejemplo, dos especies de ranas distribuidas en una matriz de zonas de cultivo, *Ascaphus montanus* que requiere de hábitat boscoso y se reproduce en arroyos, y *A. truei* que prefiere temperaturas bajas y alta humedad, mantienen flujo génico alto entre sus poblaciones, ya que utilizan corredores riparios y zonas de bosque cerrado con baja radiación solar, respectivamente ([Spear y Storfer 2008, 2010](#)). La estructuración genética de las poblaciones depende también de la capacidad de dispersión y el sustrato de desplazamiento; lo vemos por ejemplo en el sapo de hábitos terrestres *Alytes obstetricans* y la salamandra riparia *Lissotriton helveticus* en la península Ibérica, donde la primera presentó marcada estructura genética debido a las carreteras, mientras que la segunda no ya que se mantuvo la conectividad entre los arroyos ([García-González et al. 2012](#)). Lo mismo sucede con la rana *L. sphenocephalus* que tiene menor estructura genética que la salamandra *Eurycea quadridigitata*, distribuidas en el mismo paisaje perturbado por zonas de cultivo y urbanización en Georgia, EUA, pero que difieren en su capacidad de dispersión ([McKee et al. 2017](#)).

Por otra parte, perturbaciones de gran magnitud que transforman drásticamente el ambiente natural hacia superficies impermeables, como las ciudades, pueden representar un punto de inflexión en los impactos negativos sobre la estructura genética de los anfibios, sin importar los rasgos funcionales. Por ejemplo, [Homola y colaboradores \(2019a\)](#) encontraron estructura genética significativa asociada a carreteras interestatales en la ciudad de Maine (EUA) en especies tanto de baja movilidad (*A. maculatum*) como con alta movilidad (*L. sylvaticus*). La escala temporal sin duda también induce cambios de diversa magnitud, y es notable que modificaciones re-

cientos pueden impactar el flujo génico entre poblaciones; [Grummer y Leache \(2016\)](#) detectaron que una represa en el Parque Nacional North Cascades en Washington, EUA anuló el flujo entre poblaciones de la rana *A. truei* a ambos lados de ésta, a pesar de su reciente construcción. Así, podemos resumir que el flujo génico es de vital importancia para mantener niveles de diversidad genética adecuados en poblaciones que habitan ambientes perturbados, a su vez también es clave para potenciales respuestas adaptativas ([Allentoft y O'Brien 2010; Allendorf et al. 2017](#)). Los ejemplos descritos muestran que los patrones de estructura y flujo génico en anfibios en paisajes perturbados responden a la interacción entre los rasgos funcionales de las especies, las escalas de estudio (local o regional), la magnitud de la perturbación (severidad y temporalidad), así como la disponibilidad y distribución de elementos estructurales y ambientales del paisaje.

Tamaño efectivo poblacional y demografía

Las perturbaciones antrópicas también impactan el tamaño efectivo (N_e) de las poblaciones, ya que, al disminuir el tamaño poblacional, éstas pueden experimentar cuellos de botella ([Allentoft y O'Brien 2010; Allendorf et al. 2017; Johnson y Munshi-South 2017; Miles et al. 2019](#)). Por ejemplo, [Spear y Storfer \(2008\)](#) encontraron señales de cuello de botella genético en poblaciones de la rana *A. truei* que viven en zonas de cultivo y no en aquellas que habitan en zonas boscosas; o como la salamandra *Ambystoma californiense* que presenta tamaños efectivos menores a 100 individuos en poblaciones en zonas de cultivo en Washington, EUA; en un ejemplo extremo, la salamandra *E. bislineata* en la ciudad de Nueva York presenta un tamaño efectivo sumamente bajo ($N_e = 50$) comparado con las de la zona rural ($N_e = 1000$) ([Fusco et al. 2020](#)). Sin embargo, estos estudios no explican si la reducción se debe únicamente a la perturbación o depende también de otros factores como la historia demográfica. En el estudio de [Wei y colaboradores \(2021\)](#) con la rana *Pelophylax plancyi*, que habita en la ciudad de Shanghai, históricamente una región agrícola, y que en años recientes ha tenido una rápida y extensa urbanización, se encuentra que la historia demográfica de esta especie indica una marcada disminución del tamaño efectivo poblacional posterior a la perturbación. Es por tanto indispensable evaluar la historia demográfica para discernir con mayor precisión los efectos de las perturbaciones antrópicas sobre los patrones genéticos y de tamaño efectivo ([Mueller et al. 2018](#)). Integrar los escenarios demográficos históricos y recientes nos permitirá entender mejor la relación entre el tamaño efectivo poblacional y las perturbaciones antrópicas.

Existe también una relación entre diversidad genética, tamaño efectivo y rasgos de historia de vida. Por ejemplo, especies muy longevas y con tamaños de descendencia grandes presentan baja diversidad genética y bajo tamaño efectivo poblacional ([Romiguier et al. 2014; Chen et al. 2017](#)). El tamaño de los huevos/renacuajos es una medida del tamaño del propágulo en anfibios, los cuales pueden presentar nidadas grandes con muchísimos huevos (estrategia r), o nidadas pequeñas con pocos huevos (estrategia K) ([Gould et al. 2022](#)). [Chen y colaboradores \(2017\)](#) hipotetizan que las poblaciones con estrategias r y con periodos de vida cortos, que han pasado por algún tipo de perturbación, pueden recuperar el tamaño efectivo más rápidamente. Por ejemplo, especies de los géneros *Litoria* y *Cyclorana* que tienen nidadas grandes de huevos pequeños y que se reproducen explosivamente en cuerpos de agua temporales, aumentan su reclutamiento anual ([Gould et al. 2022](#)). De manera que estos rasgos podrían ayudar a mantener tamaños efectivos poblacionales grandes y alta diversidad genética en zonas perturbadas, mientras que especies con nidadas pequeñas de huevos grandes estarían en desventaja.

Cabe resaltar los resultados de un meta-análisis que incluyó 19 especies de anuros y salamandras de Estados Unidos; los autores [Schmidt y Garroway \(2021\)](#) no encontraron pérdida de diversidad genética ni efectos negativos sobre el tamaño efectivo poblacional, en relación con variables antrópicas como densidad humana, porcentaje de superficies impermeables o índice de huella humana.

Sin embargo, estas evaluaciones deben considerar ciertos factores clave, particularmente los rasgos de historia de vida, como la capacidad de dispersión, el ámbito hogareño, características reproductivas, e incluso la historia evolutiva. Los mismos autores mencionan que no incluyeron este tipo de factores en su trabajo, lo cual los limita para hacer conclusiones generales. En particular para las especies resilientes, las historias de vida son de gran relevancia para determinar la relación entre los efectos de la perturbación, el tamaño efectivo poblacional y la diversidad genética. Asimismo, es importante considerar otros rasgos funcionales, que no se consideran comúnmente, como el cuidado parental, el tiempo generacional, o el número de eventos reproductivos por año.

Respuestas adaptativas a sitios perturbados

La disminución de la diversidad genética afecta la capacidad de las poblaciones de adaptarse a cambios ambientales y, sobre todo, el potencial de adaptación local que depende significativamente de la variación genética (Cheptou et al. 2017). La perturbación ambiental genera múltiples condiciones estresantes que pueden impulsar cambios microevolutivos en escalas de tiempo breves (Johnson y Munshi-South 2017; Miles et al. 2021). Por ello, poblaciones presentes y persistentes en entornos estresantes son modelos adecuados para evaluar adaptación local (Aguirre-Liguori et al. 2016). La respuesta adaptativa resultado de las presiones asociadas con la perturbación depende, entre otros, de que no haya erosión genética (por cuellos de botella, deriva génica; Bijlsma y Loeschcke 2012; Johnson y Munshi-South 2017) y del tamaño efectivo poblacional (Chen et al. 2017). Asimismo, rasgos funcionales como la capacidad de dispersión, conducta, morfología, preferencias ecológicas y tolerancias ambientales, entre otros, influyen en el potencial de adaptación a ambientes novedosos. Por ejemplo, la rápida colonización del sapo *Rhinella marina*, introducido a Australia, se asocia con que los individuos de las poblaciones adaptadas localmente presentan patas más largas que en las poblaciones introducidas originalmente (Phillips et al. 2006).

Los anfibios presentan diferentes rasgos funcionales que pueden ayudarles a lidiar con condiciones estresantes (Cushman 2006; Hamer y Parris 2011). Por ejemplo, hay reportes de renacuajos que toleran altas temperaturas y exposición a la radiación (Cortés-Suárez 2017); tolerancia a metales pesados como el cromo (Gallagher et al. 2014) y a concentraciones altas de salinidad (Brady 2011; De León y Castillo 2015); en adultos hay estrategias como cambio de coloración y nidadas espumosas para amortiguar la radiación solar (Blaustein y Belden 2003), por mencionar algunos. Aunque se han documentado asociaciones genético-adaptativas con variables como las mencionadas, no se han evaluado específicamente éstas en términos de adaptación local asociada con procesos de perturbación. Esto es, en diversas especies de anfibios se han identificado loci sujetos a selección con potencial adaptativo respecto a variables ambientales como temperatura en gradientes altitudinales (Richter-Boix et al. 2011; Medina et al. 2021), radiación UV (Wang et al. 2018), salinidad en cuerpos de agua (Percino-Daniel et al. 2016), así como relacionados con circulación sanguínea, hipoxia (Wang et al. 2018), procesos metabólicos (Guo et al. 2016) y de metamorfosis (Richter-Boix et al. 2011).

Sólo encontramos un estudio que evalúa adaptación local asociada con perturbación antrópica en anfibios. Homola y colaboradores (2019b) utilizando datos genómicos demostraron evidencia de evolución paralela asociada con factores de selección en ambientes rurales y urbanos en Maine, EUA en la rana *Lithobates sylvaticus*. Identificaron 12 loci bajo selección cuya frecuencia y señal variaba entre las poblaciones urbanas y las rurales. Específicamente, tres loci se asociaron con hormonas tiroideas y células fotorreceptoras, que según los autores pueden relacionarse con resistencia a la salinidad y a la contaminación lumínica derivadas de la pérdida de cobertura vegetal e iluminación urbana. Sus resultados además apoyan la premisa de que la variación genética presente en la población contribuye más a los procesos de adaptación rápida comparado con la introducción de alelos nuevos vía muta-

ción o flujo génico (Barret y Schluter 2008). Es importante resaltar que los autores no incluyeron ninguna variable ambiental en los análisis. Sin embargo, es importante enfatizar que, para poder determinar la relación entre las variables de la perturbación y las posibles respuestas genético-adaptativas, es indispensable caracterizar el ambiente.

Es complicado evaluar explícitamente respuestas adaptativas, y más aún asociarlas a perturbación antrópica. Sin embargo, como Homola y colaboradores (2019b) hicieron, lo más eficaz sería hacer diseños experimentales adecuados para discernir entre un proceso adaptativo derivado de perturbaciones antrópicas y procesos aleatorios. Por ejemplo, diseños experimentales que comparen dos ambientes contrastantes (temperaturas altas y bajas, agua salada y agua dulce, sitios conservados y sitios perturbados) son clave para identificar adaptaciones locales a factores como la perturbación (Pelletier y Coltman 2018). Otra excelente aproximación es utilizar réplicas independientes para identificar adaptaciones derivadas de convergencias evolutivas por presiones de selección similares. Un ejemplo entre los reptiles es el enanismo que presentan las boas en islas (*Boa constrictor*) por convergencia evolutiva de colonizaciones independientes en respuesta a hábitats isleños y características tróficas (Card et al. 2019). Por último, incluir muestras de poblaciones ancestrales o de museo puede ser útil para identificar respuestas actuales; por ejemplo, un estudio en mamíferos donde se identificó genéticamente la resistencia a pesticidas en la rata *Rattus norvegicus* que habita zonas urbanas en Nueva York; la variación genética asociada a la resistencia no estaba presente en las poblaciones ancestrales (Harpak et al. 2021).

Propuestas para el avance de este campo de estudio

Encontramos que los anfibios en zonas perturbadas responden de manera diversa a variables del paisaje estructurales y ambientales y a la presencia de cuerpos de agua, dado sus rasgos funcionales particulares que incluyen aspectos fisiológicos, morfológicos y preferencias ecológicas. A su vez, éstas tienen un impacto en la ecología y composición de las comunidades, así como en los patrones de diversidad y estructura genética. También vimos que las comunidades en ambientes perturbados son muy dinámicas, y este dinamismo depende de los rasgos funcionales de las especies que las componen, además de la temporalidad, grado y escala de la perturbación. Sin embargo, hay ciertos factores que no encontramos a lo largo de esta revisión y que consideramos claves para entender las dinámicas ecológicas y genéticas de las comunidades de anfibios en zonas perturbadas.

Ecológicas: *i)* caracterizar detalladamente la variación ambiental local derivada de perturbaciones antrópicas, haciendo énfasis en incluir datos espacialmente explícitos de micro-clima, estructurales hidrológicos (pozas, arroyos, ríos permanentes y temporales, etc.) y físicoquímicos de los cuerpos de agua para tener un panorama más completo de las variables potencialmente asociadas con los patrones de abundancia y composición, así como genéticas; *ii)* analizar el efecto de perturbaciones antrópicas con base en un diseño experimental que considere un gradiente de perturbación y que incluya variables estructurales y ambientales (punto *i*) para identificar, desde una perspectiva funcional, efectos negativos, positivos o neutros de la perturbación sobre las especies de la comunidad, que permita además identificar las características 'óptimas' del paisaje perturbado que no comprometa la biodiversidad; *iii)* realizar evaluaciones en diferentes escalas de tiempo, por ejemplo, anuales, dentro de un mismo año (estacional), o en una sola estación (por ejemplo, en lluvias), lo que ayudaría a determinar potenciales fluctuaciones de los efectos de la perturbación a corto, mediano y largo plazo. Por último, *iv)* analizar las comunidades en diferentes escalas geográficas, desde local (hábitos, ámbitos hogareños) hasta escalas grandes (paisajística o regional) que impliquen movimiento entre poblaciones.

Genéticas: *i*) realizar estudios comparativos que incluyan especies con rasgos funcionales diferentes y representativos de una comunidad, así como de paisajes perturbados y no perturbados con características estructurales diferentes, que ayuden a identificar tanto patrones consistentes (si los hubiere) como las diferencias más significativas; *ii*) incluir datos espacialmente explícitos de variación ambiental local y la caracterización de cuerpos de agua, aspectos que son clave para la estructuración de los anfibios y que pueden ser importantes en análisis de asociación genómica y en la búsqueda de loci sujetos a adaptación local a variables derivadas de las perturbaciones; *iii*) incluir como covariables a los rasgos funcionales en los análisis genéticos, bajo diseños experimentales que faciliten evaluar más certeramente las respuestas a la perturbación y cómo éstas influyen en los patrones genéticos. A partir de la identificación de genes potenciales para selección, *iv*) evaluar el potencial de los paisajes para promover conectividad y flujo génico entre poblaciones cercanas que hayan pasado por eventos estresantes y que compartan dichos loci. Finalmente, *iv*) complementar los estudios de adaptación con base en datos genómicos mediante experimentos de jardín común donde se expongan individuos in situ a condiciones ambientales no óptimas, o de laboratorio controlando las mismas, que permitan corroborar adaptaciones genéticas mediante otras técnicas como transcriptómica y expresión genómica. Lo anterior con el fin de determinar si es posible mantener y transferir variación genética asociada con adaptaciones locales entre poblaciones, por ejemplo, tolerancia a variables ambientales estresantes.

Además de las estrategias mencionadas para identificar respuestas adaptativas a perturbación antrópica, es importante tomar en cuenta los valores atípicos derivados de procesos neutrales como la deriva génica para poder compararlos con aquellos derivados por presiones de selección natural. Para ello, se pueden utilizar herramientas de simulación mediante métodos coalescentes para obtener sets de datos derivados de procesos neutrales (Card et al. 2019), y así evitar los falsos positivos. Por último, en términos de manejo y conservación, sería ideal incluir análisis de adaptación local en sitios perturbados, y priorizar la conectividad entre poblaciones, para lograr la persistencia de especies en dichos sitios.

Agradecimientos

Esta investigación estuvo apoyada parcialmente por UNAM-PAPIIT (IN220321) a LMOO. GJSO manifiesta que este artículo es parte de su tesis de doctorado como estudiante en el Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), y recibió una beca del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT CVU:814369 / No. Beca: 464869).

Contribución de los autores

Gerardo J. Soria-Ortiz: Conceptualización, Investigación, Redacción - borrador original. Leticia M. Ochoa-Ochoa: Supervisión, Investigación, Redacción – Revisión y edición. Ella Vázquez-Domínguez: Supervisión, Investigación, Redacción – Revisión y edición.

Referencias

Aguirre-Liguori, J.A., Tenailon, M.I., Vázquez-Lobo, A., Gaut, B.S., Jaramillo-Correa, J.P., Montes-Hernández, S., et al. 2017. Connecting genomic patterns of local adaptation and niche suitability in teosintes. *Molecular Ecology* 26: 4226-4240.

Allendorf, F.W. 2017. Genetics and the conservation of natural populations: allozymes to genomes. *Molecular Ecology* 26: 420-430.

Allentoft, M.E., O'Brien, J. 2010. Global amphibian declines, loss of genetic diversity and fitness: a review. *Diversity* 2: 47-71.

Barrett, R.D., Schluter, D. 2008. Adaptation from standing genetic variation. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 38-44.

Bijlsma, R., Loeschcke, V. 2012. Genetic erosion impedes adaptive responses to stressful environments. *Evolutionary Applications* 5:117-129.

Blaustein, A.R., Belden, L.K. 2003. Amphibian defenses against ultraviolet-B radiation. *Evolution and Development* 5: 89-97.

Brady, S.P. 2011. Road to evolution? Local adaptation to road adjacency in an amphibian (*Ambystoma maculatum*). *Scientific Reports* 2: 235.

Card, D.C., Adams, R.H., Schield, D.R., Perry, B.W., Corbin, A.B., Pasquasi, G.I., et al. 2019. Genomic basis of convergent island phenotypes in boa constrictors. *Genome Biology and Evolution* 11: 3123-3143.

Carlson, A., Edenhorn P. 2000. Extinction dynamics and the regional persistence of a tree frog metapopulation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267: 1311-1313.

Chapin, E.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., et al. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.

Chen, J., Glémin, S., Lascoux, M. 2017. Genetic diversity and the efficacy of purifying selection across plant and animal species. *Molecular Biology and Evolution* 37: 1417-1428.

Cheptou, P.O., Hargreaves, A.L., Bonte, D., Jacquemyn H. 2017. Adaptation to fragmentation: Evolutionary dynamics driven by human influences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372: 20160037.

Compton, B.W., McGarigal, K., Cushman, S.A., Gamble, L.R. 2007. A resistant-kernel model of connectivity for amphibians that breed in vernal pools. *Conservation Biology* 21: 788-799.

Córdoba-Tapia, F., Zambrano, L. 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas* 24: 78-87.

Cortés-Suárez, J.E. 2017. Uso de microhábitat por parte del sapo gigante *Rhinella horribilis* en pastizales en el municipio de Villa de Leyva, Boyacá, Colombia. *Revista Biodiversidad Neotropical* 7: 253-257.

Cushman, S.A. 2006. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus. *Biological Conservation* 128: 231-240.

De León, L.F., Castillo A. 2015. *Rhinella marina* (Cane toad). Salinity tolerance. *Herpetological Review* 46: 237-238.

Eakin, C., Calhoun, A.J., Hunter Jr, M.L. 2019. Indicators of wood frog (*Lithobates sylvaticus*) condition in a suburbanizing landscape. *Ecosphere* 10: e02789.

Ernst, R., Linsenmair, K.E., Rödel, M.O. 2006. Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation* 133: 143-155.

Furness, A.I., Venditti, C., Capellini, I. 2022. Terrestrial reproduction and parental care drive rapid evolution in the trade-off between offspring size and number across amphibians. *PLoS Biology* 20: e3001495.

Fusco, N.A., Pehek, E., Munshi-South, L. 2020. Urbanization reduces gene flow but not genetic diversity of stream salamander populations in the New York City metropolitan area. *Evolutionary Applications* 14: 99-116.

Gallagher, M.T., Snodgrass, J.W., Brand, A.B., Casey, R.E., Lev, S.M., Van Meter, R.J. 2014. The role of pollutant accumulation in determining the use of stormwater ponds by amphibians. *Wetlands Ecology and Management* 22: 551-564.

García-González, C., Campo, D., Pola, I.G., García-Vázquez, E. 2012. Rural road networks as barriers to gene flow for amphibians: Species-dependent mitigation by traffic calming. *Landscape and Urban Planning* 104: 171-180.

Gardner, T. 2001. Declining amphibian populations: a global phenomenon in conservation biology. *Animal Biodiversity and Conservation* 24: 25-44.

Gomez-Mestre, I., Pyron, R.A., Wiens, J.J. 2012. Phylogenetic analyses reveal unexpected patterns in the evolution of reproductive modes in frogs. *Evolution* 66: 3687-700.

Gould, J., Beranek, C., Valdez, J., Mahony, M. 2022. Quantity versus quality: A balance between egg and clutch size among Australian amphibians in relation to other life history variables. *Austral Ecology* 47: 685-697.

Grenat, P.R., Polloa, F.E., Ferreroa, M.A., Martino, A.L. 2019. Differential and additive effects of natural biotic and anthropogenic noise on call properties of *Odontophrynus americanus* (Anura, Odontophryniidae): Implications for the conservation of anurans inhabiting noisy environments. *Ecological Indicators* 99: 67-73.

Grummer, J.A., Leaché, A.D. 2017. Do dams also stop frogs? Assessing population connectivity of coastal tailed frogs (*Ascaphus truei*) in the North Cascades National Park Service Complex. *Conservation Genetics* 18: 439-451.

- Guo, B., Lu, D., Liao, W.B., Merilä, J. 2016. Genomewide scan for adaptive differentiation along altitudinal gradient in the Andrew's toad *Bufo andrewsi*. *Molecular Ecology* 25: 3884-3900.
- Hamer, A.J., McDonnell, M.J. 2008. Amphibian ecology and conservation in the urbanizing world: a review. *Biological Conservation* 141: 2432-2449.
- Hamer, A.J., Parris, K.M. 2011. Local and landscape determinants of amphibian communities in urban ponds. *Ecological Applications* 21: 378-390.
- Harpak, A., Garud, N., Rosenberg, N.A., Petrov, D.A., Combs, M., Pennings, P.S., et al. 2021. Genetic adaptation in New York city rats. *Genome Biology and Evolution* 13: evaa247.
- Hecht, L., Allcock, M. 2020. Potential Effects of habitat fragmentation on wild animal welfare. *EcoEvoRxiv* June 18. doi:10.32942/osf.io/hb7nm.
- Homola, J.J., Loftin, C.S., Kinnison, M.T. 2019a. Landscape genetics reveals unique and shared effects of urbanization for two sympatric pool-breeding amphibians. *Ecology and Evolution* 9: 11799-11823.
- Homola, J.J., Loftin, C.S., Cammen, K.M., Helbing, C.C., Birol, I., Schultz, T.F., et al. 2019b. Replicated landscape genomics identifies evidence of local adaptation to urbanization in wood frogs. *Journal of Heredity* 110: 707-719.
- Huamán-Trucios, S., Camel, V., Orellana Mendoza, E., Pyles, M.V., von May, R. 2021. Abundance and microhabitat use of the Endangered toad *Rhinella yanachaga* (Anura: Bufonidae) in the cloud forest of Yanachaga-Chemillén National Park, Peru. *Amphibian & Reptile Conservation* 15: 1-9.
- Hussain, Q.A., Pandit, A.K. 2012. Global amphibian declines: A review. *International Journal of Biodiversity and Conservation* 4: 348-357.
- Johnson, M.T., Munshi-South, J. 2017. Evolution of life in urban environments. *Science* 358: 6363.
- Kerby, J.L., Richards-Hrdlicka, K.L., Storfer, A., Skelly, D.K. 2010. An examination of amphibian sensitivity to environmental contaminants: are amphibians poor canaries? *Ecology Letters* 13: 60-67.
- Koprivnikar, J., Redfern, J.C. 2012. Agricultural effects on amphibian parasitism: importance of general habitat perturbations and parasite life cycles. *Journal of Wildlife Diseases* 48: 925-936.
- Laureto, L.M.O., Cianciaruso, M.V., Samia, D.S.M. 2015. Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza and Conservação* 13: 112-116.
- Lourenço-de-Moraes, R., Campos, F.S., Ferreira, R.B., Beard, K.H., Solé, M., Llorente, G.A., et al. 2020. Functional traits explain amphibian distribution in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography* 47: 275-287.
- MacGregor-Fors, I., Ordoñez, O.H., Ortega-Álvarez, R. 2013. Urban croaking: diversity and distribution of anurans in a neotropical city. *Urban Ecosystems* 16: 389-396.
- McDonnell, M.J., Hahs, A.K. 2013. The future of urban biodiversity research: moving beyond the 'low-hanging fruit'. *Urban Ecosystems* 16: 397-409.
- McKee, A.M., Maerz, J.C., Smith, L.L., Glenn, T.C. 2017. Habitat predictors of genetic diversity for two sympatric wetland-breeding amphibian species. *Ecology and Evolution* 7: 6271-6283.
- Medina, R., Wogan, G.O., Bi, K., Termignoni-García, F., Bernal, M.H., Jaramillo-Correa, J.P., et al. 2021. Phenotypic and genomic diversification with isolation by environment along elevational gradients in a neotropical treefrog. *Molecular Ecology* 30: 4062-4076.
- Meza-Parral, Y., Pineda, E. 2015. Amphibian diversity and threatened species in a severely transformed Neotropical region in Mexico. *PLoS One* 10: e0121652.
- Miles, L.S., Rivkin, L.R., Johnson, M.T., Munshi-South, J., Verrelli, B.C. 2019. Gene flow and genetic drift in urban environments. *Molecular Ecology* 28: 4138-4151.
- Miles, L.S., Carlen, E.J., Winchell, K.M., Johnson, M.T. 2021. Urban evolution comes into its own: Emerging themes and future directions of a burgeoning field. *Evolutionary Applications* 14: 3-11
- Morrison, C., Hero, J.M. 2003. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology* 72: 270-279.
- Mueller, J.C., Kuhl, H., Boerno, S., Tella, J.L., Carrete, M., Kempnaers, B. 2018. Evolution of genomic variation in the burrowing owl in response to recent colonization of urban areas. *Proceedings of The Royal Society B* 285: 20180206.
- Munshi-South, J., Zak, Y., Pehek, E. 2013. Conservation genetics of extremely isolated urban populations of the northern dusky salamander (*Desmognathus fuscus*) in New York City. *PeerJ* 1: e64.
- Nunes-de-Almeida, C.H.L., Haddad, C.F.B., Toledo, L.F. 2021. A revised classification of the amphibian reproductive modes. *Salamandra* 57: 413-427.
- Okamiya, H., Kusano, T. 2018. Lower genetic diversity and hatchability in amphibian populations isolated by urbanization. *Population Ecology* 60: 347-360.
- Patrick, D.A., Harper, E.B., Hunter Jr, M.L., Calhoun, A.J. 2008. Terrestrial habitat selection and strong density-dependent mortality in recently metamorphosed amphibians. *Ecology* 89: 2563-2574.
- Pelletier, F., Coltman, D.W. 2018. Will human influences on evolutionary dynamics in the wild pervade the Anthropocene? *BMC Biology* 16: 1-10.
- Percino-Daniel, R., Recuero, E., Vázquez-Domínguez, E., Zamudio, K.R., Parra-Olea, G. 2016. All grown-up and nowhere to go: paedomorphosis and local adaptation in *Ambystoma salamanders* in the Cuenca Oriental of México. *Biological Journal of the Linnean Society* 118: 582-597.
- Pereyra, L.C., Akmentins, M.S., Salica, M.J., Quiroga M.F., Moreno, C.E., Vaira, M. 2021. Tolerant and avoiders in an urban landscape: anuran species richness and functional groups responses in the Yungas' forest of NW Argentina. *Urban Ecosystems* 24: 141-152.
- Petranka, J.W., Murray, S.S., Kennedy, C.A. 2003. Responses of amphibians to restoration of a southern Appalachian wetland: perturbations confound post-restoration assessment. *Wetlands* 23: 278-290.
- Phillips, B.L., Brown, G.P., Webb, J.K. y Shine, R. 2006. Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature* 439: 803-803.
- Richter-Boix, A.L.E.X., Quintela, M., Segelbacher, G., Laurila, A. 2011. Genetic analysis of differentiation among breeding ponds reveals a candidate gene for local adaptation in *Rana arvalis*. *Molecular Ecology* 20: 1582-1600.
- Riemann, J.C., Ndriantsoa, S.H., Rödel, M.O., Glos, J. 2017. Functional diversity in a fragmented landscape—Habitat alterations affect functional trait composition of frog assemblages in Madagascar. *Global Ecology and Conservation* 10: 173-183.
- Romiguier, J., Gayral, P., Ballenghien, M., Bernard, A., Cahais, V., Chenuil, A., et al. 2014. Comparative population genomics in animals uncovers the determinants of genetic diversity. *Nature* 515: 261-263.
- Rubbo, M.J., Kiesecker, J.M. 2005. Amphibian breeding distribution in an urbanized landscape. *Conservation Biology* 19: 504-511.
- Saber, S., Tito, W., Said, R., Mengistou, S., Alqahtani, A. 2017. Amphibians as bioindicators of the health of some wetlands in Ethiopia. *The Egyptian Journal of Hospital Medicine* 66: 66-73.
- Schlaepfer, D.R., Braschler, B., Rusterholz, H.P., Baur, B. 2018. Genetic effects of anthropogenic habitat fragmentation on remnant animal and plant populations: a meta-analysis. *Ecosphere* 9: e02488.
- Schmidt, C., Garraway, C.J. 2021. The population genetics of urban and rural amphibians in North America. *Molecular Ecology* 30: 3918-3929.
- Semlitsch R.D., Skelly, D. K. 2007. Ecology and Conservation of Pool-Breeding Amphibians. En: Calhoun A.J.P., deMaynader, P.G. (Eds), *Science and conservations of vernal pools in Northeastern North America*, pp. 127-42. CRC Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Seto, K.C., Parnell, S., Elmqvist, T. 2013. A global outlook on urbanization. En: Elmqvist, T. (Eds), *Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities. A Global Assessment*, pp. 1-13. Springer, Dordrecht, Países Bajos.
- Smith, A.M., Green, M.D. 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography* 28: 110-128.
- Spear, S.F., Storfer, A. 2008. Landscape genetic structure of coastal tailed frogs (*Ascaphus truei*) in protected vs. managed forest. *Molecular Ecology* 17: 4642-4656.
- Spear, S.F., Storfer, A. 2010. Anthropogenic and natural disturbance lead to differing patterns of gene flow in the Rocky Mountain tailed frog, *Ascaphus montanus*. *Biological Conservation* 143: 778-786.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. En: Levin, S.A. (Eds), pp. 109-120. *Encyclopedia of Biodiversity*, Academic Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Trimble, M.J., van Aarde, R.J. 2014. Amphibian and reptile communities and functional groups over a land-use gradient in a coastal tropical forest landscape of high richness and endemism. *Animal Conservation* 17: 441-453.
- Villa, P.M., Pérez-Sánchez, A.J., Nava, F., Acevedo, A., Cadenas, D.A. 2019. Local-scale seasonality shapes anuran community abundance in a cloud forest of the tropical Andes. *Zoological Studies* 58: 17

- Vitt, L.J., Caldwell, J.P. 2013. Reproduction and reproductive modes. En: Vitt ,L.J., Caldwell, J.P. (Eds), *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*, pp. 115-178. Academic Press, United States.
- Vuorio, V., Reunanen, P., Tikkanen O.P. 2016. Spatial context of breeding ponds and forest management affect the distribution and population dynamics of the great crested newt. *Annales Zoologici Fennici* 53: 19-34.
- Wang, G.D., Zhang, B.L., Zhou, W.W., Li, Y.X., Jin, J.Q., Shao, Y., et al. 2018. Selection and environmental adaptation along a path to speciation in the Tibetan frog *Nanorana parkeri*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115: E5056-E5065.
- Wei, X., Huang, M., Yue, Q., Ma, S., Li, B., Mu, Z., et al. 2021. Long-term urbanization impacts the eastern golden frog (*Pelophylax plancyi*) in Shanghai City: Demographic history, genetic structure, and implications for amphibian conservation in intensively urbanizing environments. *Evolutionary Applications* 14: 117-135.
- Wells, K. (eds.) 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- Zabala-Forero, F., Urbina-Cardona, N. 2021. Respuesta de la diversidad taxonómica y funcional a la transformación del paisaje: relación de los ensamblajes de anfibios con cambios en el uso y cobertura del suelo. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 92: e923443.