

**El declive de los anfibios.
La dificultad de separar
las variaciones naturales
del cambio global**

Miguel TEJEDO*

El declive de los anfibios. La dificultad de separar las variaciones naturales del cambio global

GAKO HITZAK: Anfibiaok, *Bufo calamita*, aldaketa klimatikoa, kontserbazioa, anfibioen gainbehera, demografia.

KEY WORDS: Amphibians, *Bufo calamita*, climate change, conservation, amphibian declines, demography.

PALABRAS CLAVE: Anfibios, *Bufo calamita*, cambio climático, conservación, declives de anfibios, demografía.

Miguel TEJEDO*

LABURPENA

Biodibertsitateak erakusten duen krisialdia planeta mailan, gizakiak ingurumenean zuzenean sortzen dituen eta objektiboki kontrastagarriak diren inpaktuen lehen ondorio dugu. Bestalde, giza-jarduerak zeharka eragiten dituen efektuak neurtzailak dira, perturbazioak, mundu mailan ondorioa dutenak, naturalki gertatzen diren aldaketa demografikoekin oso erraz nahas baitaitezke. Ornodunen artean, espezie berrien deskripzio tasarik handiena erakusten duen taldea anfibioena da, baina, beste alde batetik, azken 15 urte hauetan haien populazioetan aurkitu diren beherakadaren aztarnak oso ugariak izan dira, kasu batzuetan espezieen iraungipena eta guzti gertatu delarik. Paradoxikoki, aipaturiko gainbehera ez da soilik bereziki gizatiaturiko eremuetan azaltzen ari, baizik eta urrutiko lurraldeetan eta babesturiko guneeetan ere, non gizakiaren eskuhartze zuzena baztertu behar den. Horrek guztiak mundu mailan giza-jarduerak eragin dituen klima aldaketa orokorren zeharkako ondorioa dela pentsarazten du. Lehen urratsa, ordea, hipotesi hori baieztatu baino lehen, mundu mailan ematen ari den anfibio populazioen beherakadak patroirik erakusten duenentz jakitea litzateke. Orain arte eginiko analisietan gainbehera globala delako hipotesi hori errealitatea den ez da argitzerik izan. Zalantza nagusia da egindako ikerketa eta jarraipenak urte-serie motzetan gauzatu direla eta horrek aldaketa demografiko naturalak estali ditzakeela. Izan ere, aldaketa demografiko horiek, espezie gehienek erakusten duten sortze-denboraren kausaz, hamar urtetik gorako zikloak izan ditzakete. Denbora-serie nahiko zabalez (>15 urte) dauden errejistro eskasek, den-denak bestalde latitude epeletan lorturikoak, poblazio mailan gainbehera prozesu orokor eza adierazten dute. Lan honetan bibliografiari errepasoa ematen zaio eta adibide batez, denbora-serie motzetan oinarrituriko beherakadak populazio mailan ematen diren ala ez ziurtatzeak dituen ekologia zein metodologia zailtasunak erakusten ditugu. Izan litezkeen alternatiba pragmatikoak, esaterako elastizitate-modelo kuantitatiboak edo populazioetan botila-leporik dagoen baieztatzeko proba genetikoak, zeinek gainbehera dagoela ziurtatzeko diagnostiko zuhurragoa eta denboran motzagoa bultzatu dezaketen, eta populazioak larriki mehatxaturik egon aitzitik, aurreikuspen neurriak ezartzea planteatzen dugu.

SUMMARY

World-wide crisis of biodiversity can be attributable, in first place, to direct impact of human activities on the environment, and their effects are objectively noticeable. On the other hand, global climate changes induced indirectly by human activities may also explain this crisis but their consequences can be difficult to evaluate since they may be confounded with natural fluctuations of populations. Amphibian populations have been suspected to be declining globally, and an increasing number of studies have shown that many populations and species are disappearing even from seemingly pristine habitats, especially in tropical montane sites where human interferences can be disregarded as a potential cause of decline. This suggests the idea that global climate agents are responsible of these losses. However, a rigorous evaluation of this hypothesis would previously require to demonstrate the existence of a global pattern of amphibian decline. Studies addressing this question are certainly not conclusive since not enough long-term census data on amphibians are still available. Most amphibian populations exhibit a high degree of demographic variability that clouds any conclusion about their trends. This limitation precludes the possibility of drawing a global pattern of decline when based on time series too short to have enough statistical power to reject the null hypothesis of no decline. Some alternatives to long-term monitoring programs are suggested such as elasticity analysis and molecular tests for the existence of eventual population bottlenecks.

RESUMEN

La crisis que presenta la biodiversidad planetaria podemos atribuirla en primera instancia a los impactos derivados de la acción directa del hombre sobre el ambiente, los cuáles son objetivamente contrastables. Por otra parte, los efectos indirectos, que surgen igualmente por la actividad antrópica, son difícilmente estimables ya que estas perturbaciones, que tienen su efecto a escala global, son fácilmente confundibles con variaciones demográficas naturales. Los anfibios son probablemente el grupo de vertebrados con mayor tasa de descripción de nuevas especies pero, por otro lado, numerosas evidencias realizadas en los últimos 15 años muestran alarmantes disminuciones en sus poblaciones que han llegado incluso a la extinción de algunas especies. Paradójicamente, este declive no queda restringido a áreas fuertemente humanizadas sino que se está produciendo, igualmente, en zonas protegidas o remotas, principalmente en ambientes

*Departamento de Biología Evolutiva, Estación Biológica de Doñana-CSIC, Avda. de María Luisa s/n. Pabellón del Perú, 41013-Sevilla, España
Correo electrónico tejedo@ebd.csic.es
Fax +34 95 462 1125
Tfo. +34 95 423 2340

tropicales, donde el impacto directo del hombre puede ser descartado. Este hecho refuerza la idea de que probablemente nos encontramos ante agentes indirectos inducidos por cambios climáticos globales de origen antrópico. El primer paso, sin embargo, antes de contrastar esta hipótesis, implicaría resolver la cuestión de si realmente nos encontramos ante un patrón de declive de poblaciones de anfibios a escala planetaria. Los análisis realizados hasta la fecha muestran resultados equívocos o poco concluyentes ante la eventualidad de este presunto declive global. La principal fuente de incertidumbre proviene de que estos análisis están basados en series temporales fundamentalmente cortas que impiden desligar esta hipótesis de las variaciones demográficas naturales. Estas variaciones demográficas pueden presentar ciclos de más de diez años, por el elevado tiempo de generación que presentan la mayoría de las especies. Los escasos registros con series temporales suficientemente amplias (>15 años), todas ellas, por otra parte, concentradas en latitudes templadas, revelan la inexistencia generalizada de procesos de declive a escala poblacional. En este trabajo revisamos la literatura y mostramos con un ejemplo las dificultades tanto de índole ecológica como metodológica para poder asegurar la existencia de declives a escala de población basados en series temporales cortas. Planteamos posibles alternativas pragmáticas como modelos cuantitativos de elasticidad o pruebas genéticas para comprobar cuellos de botella poblacionales, que puedan favorecer un "diagnóstico" más certero y menos costoso en tiempo para asegurar la existencia de declive y establecer medidas preventivas antes de que las poblaciones se vean seriamente amenazadas.

*"Cuando Damballah quiera, comenzará la gran huida.
Cuando Damballah quiera las ranas y los sapos desaparecerán"*
Tú, la oscuridad
Mayra Montero, 1995

I. INTRODUCCIÓN

Los anfibios: ranas, sapos, tritones, salamandras y cecilias se han convertido en el canario de las minas y se les ha considerado como verdaderos testigos de la actual crisis de la biodiversidad que está siendo aceptada ya como el sexto evento de extinción que ha padecido la historia de la vida en la tierra (LEAKEY Y LEVINS, 1997; CHAPIN *et al.*, 2000).

Los anfibios muestran una riqueza próxima a las 4800 especies, lo cual les ha hecho recientemente superar en biodiversidad a los mamíferos (GLAW Y KÖHLER, 1998). Por otra parte, junto a los peces, presentan las máximas tasas de descripción de nuevos taxones, tanto en términos absolutos como en términos relativos, dentro de los vertebrados (GROOMBRIDGE *et al.*, 1992), y su biodiversidad total absoluta se estima que superará ampliamente las cinco mil especies (FROST, 2002). Esto nos da pie a pensar que desgraciadamente, y al igual que está ocurriendo con otros grupos taxonómicos, estamos fatídicamente perdiendo una biodiversidad aún no descrita, de una manera silenciosa, sin saberlo (HANKEN, 1999).

Dentro de este problema sobre la disminución de las poblaciones de anfibios podemos distinguir dos factores causales que, aunque radicados en el mismo origen, tienen desarrollos e implicaciones distintas en cuanto a las estrategias posibles para frenar o mitigar sus efectos. En primer lugar, la destrucción directa por parte del hombre de los hábitats, tanto acuáticos como terrestres, que ocupan los anfibios es probablemente el factor de mayor incidencia a la hora de explicar el declive de los anfibios y por extensión a toda la biodiver-

sidad (ALFORD y RICHARDS, 1999; SALA *et al.*, 2000). Aunque esta reducción es un patrón generalizable a escala global, una estima realista de esta pérdida de hábitats es difícil de valorar. Una posible referencia sería la drástica pérdida de humedales y marismas que se ha experimentado en el último siglo, llegando a representar un 54 % del total de humedales que han desaparecido en Estados Unidos o el 95 % perdido en Australia (WORLD RESOURCES INSTITUTE, 1990). En España podemos hablar de una reducción de alrededor de un 60 % de la superficie original de humedales (CASADO y MONTES, 1995), estimada en base a catálogos históricos (p.ej. PARDO, 1948). Sin embargo, estos catálogos y referentes históricos no recogen el elevado número de charcas, arroyos y otros pequeños humedales que son, por otra parte, los hábitats de reproducción óptimos para los anfibios. Hay que añadir, igualmente, que el deterioro y desaparición de estos ambientes pasa frecuentemente desapercibido para las agencias de medio ambiente, debido a que se tratan de unidades de conservación de pequeño tamaño y, además, mayoritariamente estacionales. En este sentido, la falta de registros históricos determina que no tengamos constancia del porcentaje de microhumedales perdidos en los últimos años, aunque podemos sospechar que la destrucción ha sido radical en áreas urbanizadas y de agricultura intensiva (OLDHAM y SWAN, 1991).

Aparte de la destrucción física, la actividad directa del hombre, a través de sus actividades agrarias, ganaderas, mineras, industriales, urbanísticas y de ocio, promueve igualmente la degradación de estos hábitats acuáticos que se puede

cifrar en: contaminación del agua, erosión y colmatación, introducción de especies que alteran las interacciones ecológicas (depredadores, competidores o patógenos), cambios en los regímenes hídricos que modifican los hidroperiodos o duración de las charcas (FISHER y SHAFFER, 1996; MARCO *et al.*, 1999; COWMAN y MAZANTI 2000; SPARLING, 2000; ROWE y FREDÁ, 2000). Estas mismas actividades promueven la alteración de los medios terrestres por contaminación química, deforestación, urbanización, etc. (MEANS *et al.*, 1996; MARCO *et al.*, 2001).

Un problema añadido, con una potencial incidencia en la conservación de las poblaciones de anfibios, se deriva del hecho de que la eliminación o degradación de determinados medios acuáticos y de los ambientes terrestres que les rodean no tiene una repercusión en la demografía de estas poblaciones de una manera simplemente aditiva. La estructura metapoblacional que parecen presentar la mayor parte de las poblaciones de anfibios, determina que la eliminación de un punto concreto de reproducción o de dispersión, condiciona la viabilidad de núcleos reproductivos próximos, conectados con éste. Estos núcleos pueden verse implicados a modo de efecto dominó, desapareciendo igualmente aunque las alteraciones no incidan directamente sobre ellos (GILL, 1978; BERVEN y GRUDZIEN, 1990; SJÖGREN-GULVE, 1994; SINSCH, 1992; MARSH y TRENHAM, 2001).

En segundo lugar, el declive de las poblaciones de anfibios puede obedecer a efectos indirectos derivados de las actividades desarrolladas por el hombre en los últimos 150 años. Este proceso parece estar desencadenando alteraciones climáticas a escala planetaria cuya evolución y trascendencia parecen comenzar a modelarse y predecirse (SCHNEIDER y ROOT, 2001). En las pasadas dos décadas ha empezado a revelarse que las poblaciones de anfibios están siendo amenazadas por una serie de factores aún no claramente comprendidos y que están afectando áreas donde la incidencia directa del hombre es escasa o nula (WALDMAN y TOCHER, 1998; CAREY *et al.*, 2001; GARDNER, 2001). Estas alteraciones pueden ser adscritas esencialmente a:

1) cambios climáticos, por ejemplo, perturbaciones que afectan a la temperatura y régimen de precipitaciones (POUNDS y CRUMP, 1994; POUNDS *et al.*, 1999);

2) incremento de contaminantes de dispersión a gran escala geográfica, como es el caso de la lluvia ácida;

3) enfermedades infecciosas que pueden estar originadas por la evolución natural de ciertos patógenos o, de modo indirecto, por cambios ambientales que inducen la formación de formas patogénicas y/o debilitan el sistema de defensas inmunes en los anfibios (CAREY, 2000).

II. EVIDENCIAS DEL DECLIVE GLOBAL DE LAS POBLACIONES DE ANFIBIOS

Los testimonios históricos sobre disminuciones de poblaciones de anfibios son prácticamente anecdóticos, aunque no desconocidos, y ya desde finales del siglo XIX se descubrieron disminuciones puntuales de algunas especies como *Rana catesbeiana* y *R. aurora draytoni* en California (JENNINGS y HAYES, 1985). A mediados del siglo XX se describieron en Estados Unidos disminuciones de algunas poblaciones aisladas o especies endémicas, como es el caso de *Rana onca* en Nevada (WRIGHT y WRIGHT, 1949) y *Bufo cognatus* en Oklahoma (BRAGG, 1960).

Sin embargo, no es hasta la década de 1980 y principios de 1990, cuando la comunidad científica comienza a recopilar información de declives de poblaciones de anfibios a escala geográfica planetaria. Entre estos declives se incluyeron ejemplos alarmantes de desaparición completa de poblaciones con mortandades masivas e incluso la pérdida irremediable de especies. En la actualidad se está realizando un enorme esfuerzo de seguimiento de numerosas especies de anfibios que se enmarca en la Evaluación Global de los Anfibios (*Global Amphibian Assessment, GAA*), patrocinado por la comisión para la supervivencia de las especies de la IUCN, *NatureServe*, el Centro para la Ciencia Aplicada a la Biodiversidad de *Conservation International* y la *Amphibiaweb*. Los resultados más recientes de este seguimiento arrojan el siguiente balance por regiones biogeográficas:

1) Región neotropical. Se han detectado disminuciones drásticas en zonas de bosque de montaña tropical de Centroamérica, afectando a especies como el sapo dorado, (*Bufo periglenes*) y la rana arlequín (*Atelopus varius*) en Costa Rica (CRUMP *et al.*, 1992; POUNDS y CRUMP, 1994). Por otro lado, más del cuarenta por ciento de la fauna anfibia ha desaparecido en cuatro localidades estudiadas de modo intensivo, tanto en Costa Rica (POUNDS *et al.*, 1996) como en Panamá (LIPS, 1998, 1999). En Puerto Rico han desapare-

cido tres especies (JOGLAR y BURROWES, 1996). Siete de las ocho especies conocidas de *Atelopus* en Venezuela han desaparecido (LA MARCA y LÖTTERS, 1997). En Ecuador, 15 especies de anuros han disminuido (COLOMA, 1995; COLOMA *et al.*, 2000; RON *et al.*, 2003). En general, existe en toda la región Neotropical, reservorio de la mitad de la riqueza mundial en cuanto a número de especies de anfibios (DUELLMAN, 1999), una tendencia de declive a escala regional (YOUNG *et al.*, 2001; YOUNG y LIPS, 2002; IUCN, 2002 a, b).

2) Australia. De las 213 especies con las que cuenta esta región, se han detectado la extinción de tres de ellas, mientras que 14 están en un estado crítico de conservación y otras 27 vulnerables o casi amenazadas (LAURANCE *et al.*, 1996; HERO, 2001).

3) Sur de Asia. Se han examinado unas 310 especies de la región, de las cuáles 18 estarían extintas y unas 134 pueden ser consideradas como amenazadas en mayor o menor grado (MOLUR, 2002).

4) Norteamérica. En regiones remotas de montaña en Estados Unidos se ha constatado la disminución de la rana de las cascadas (*Rana cascadae*) (FELLERS y DROST, 1993), de la rana de patas rojas y la de patas amarillas (*Rana aurora* y *R. muscosa*) (BLAUSTEIN y WAKE, 1990), y del sapo de Yosemite (*Bufo canorus*) (KAGARISE, SHERMAN y MORTON, 1993).

Por último, de las 32 especies de anfibios que se encuentran en España, una se encuentra en estado crítico, dos amenazadas y otras 18 especies se pueden considerar como vulnerables o casi amenazadas (MÁRQUEZ y LIZANA, 2002).

Podemos afirmar que en la mayor parte de los declives registrados, la destrucción y degradación directa de los hábitats es la principal causante de la disminución de las poblaciones de anfibios a escala global. No obstante, numerosas evidencias de declives, principalmente en la región Neotropical, Australia y Norteamérica presentaban una serie de características comunes como la de localizarse en áreas relativamente alejadas de la intervención directa del hombre, incluso en parques nacionales o en lugares apartados. Por otro lado, se concentraban en zonas de elevada altitud o en climas fríos. En algunos casos la disminución no afectó a todas las especies de anfibios de la comunidad; las mortandades implicaron mayormente a los estadios metamórficos. Por último, la causa directa de estas mortandades puede atribuirse a enfermedades infecciosas del tipo ranavirus y de hongos quitridios

(BERGER *et al.*; 1998, DASZAK *et al.*, 1999; SPEARE y BERGER, 2000; BOSCH *et al.* 2001).

Resumiendo, el declive de los anfibios es una realidad objetiva y distinguir claramente los dos procesos que pueden explicar este declive resulta fundamental para decidir la adopción de estrategias de conservación específicas que intenten mitigar las consecuencias de los mismos. Por un lado, la destrucción directa de las metapoblaciones de anfibios presentan efectos devastadores pero que, en parte, pueden ser remediados mediante acertadas políticas de recuperación de hábitats o incluso programas de cría en cautividad (p. ej. *Alytes muletensis*, ROMÁN y MAYOL, 1997). Sin embargo, la estrategia de conservación cambia drásticamente si consideramos como agentes causales del declive a las perturbaciones promovidas por el cambio climático. Estas perturbaciones podrían estar promoviendo un profundo impacto, muy difícil de cuantificar y valorar y, a todas luces inevitable, ya que afectaría igualmente a zonas legalmente protegidas, con lo cual, las estrategias de conservación basadas en la preservación de hábitats se convierten, y nunca mejor dicho en términos anfibios, en papel mojado. Se hace, por tanto, indispensable para comprender la magnitud del problema, promover un programa de investigación que permita revelar la existencia de un patrón de declive de poblaciones a escala global centrándose en aquellas áreas no afectadas de forma intensiva por el hombre.

III. UN PROGRAMA DE INVESTIGACIÓN DEL DECLIVE GLOBAL DE LOS ANFIBIOS COMO CONSECUENCIA INDIRECTA DE LA ACTIVIDAD DEL HOMBRE.

La configuración de un programa de investigación que pretenda establecer una relación entre las perturbaciones ambientales promovidas por el hombre, como origen y fundamento del declive de los anfibios a escala global, pasa por las eventualidades características de cualquier problema biológico. En biología, el nivel de explicación causal que podemos aportar adolece de las características emergentes de nuestra disciplina que, a diferencia de las ciencias físicas, presenta una serie de contingencias históricas que hace muy particular el desarrollo del mismo. Un análisis lógico de causalidad acerca del declive de los anfibios debe, en primera instancia, poder explicar el proceso previo y presente del declive y, en última instancia, poder predecir la respuesta futura (MAYR, 1961). En una primera fase de definición del proceso, hemos de considerar que en el análisis de la

mayor parte de los patrones ecológicos y de su posible proceso explicativo constituye una proposición condicional del tipo “si-entonces”. La mayor parte de las hipótesis que se manejan en ecología contienen la proposición de que si se ha producido el proceso (Y), entonces se originará el patrón (X) (WIENS, 1989). En el caso que nos trata, sobre el eventual declive de las poblaciones de anfibios, tendríamos la hipótesis de, si actúan los agentes del cambio global provocado por el hombre, entonces esperaríamos una reducción en las poblaciones de anfibios. Por tanto, esta afirmación causal contiene dos partes (patrón y proceso), que a su vez representan hipótesis diferenciadas, y para dar validez a este argumento lógico será necesario la constatación de ambas partes. Es decir, hemos de demostrar, en primer lugar, si existe realmente un patrón de declive global, y si el patrón existe, podemos entonces y, sólo entonces, pasar a conferir causalidad al proceso: ¿podemos atribuir la existencia del declive como consecuencia indirecta de la acción humana sobre el planeta?

La validación de cada fase implica distintas aproximaciones heurísticas. Mientras que las hipótesis acerca de los procesos requerirán en esencia aproximaciones experimentales, la constatación de la hipótesis del patrón del declive de las poblaciones a escala mundial requerirá un análisis comparado. En este trabajo, nos centraremos especialmente en discutir las dificultades inherentes para demostrar la existencia de este patrón global, que surgen principalmente de la enorme variabilidad en las tendencias demográficas de las poblaciones de anfibios. Si no conseguimos desligar una tendencia de descenso demográfico real de los vaivenes cíclicos naturales de las poblaciones de anfibios, no podremos definir claramente el patrón de declive a escala global y, por añadidura, poder conferir causalidad atribuible a los agentes del cambio global.

IV. ANÁLISIS DE LA VARIABILIDAD DEMOGRÁFICA DE LAS POBLACIONES DE ANFIBIOS

Está claro, por lo mostrado anteriormente, que poblaciones locales de numerosas especies de anfibios han disminuido o incluso desaparecido en los últimos años. Sin embargo, y debido a que estas desapariciones se han descrito en zonas geográficas muy limitadas, no podemos extrapolar estos resultados y proclamar la existencia de un patrón de declive global. Determinar si realmente estas disminuciones poblacionales son el reflejo

de una crisis global planetaria, ha motivado la necesidad imperiosa de recopilar información de registros demográficos por todo el mundo (WAKE, 1998). Esto ha llevado en los últimos años a la publicación de sendos estudios que pretenden analizar las tendencias demográficas de numerosas poblaciones de anfibios a escala mundial (ALFORD y RICHARDS, 1999 y HOULAHAN *et al.*, 2000). Ambos estudios muestran que las poblaciones de anfibios tienden, en promedio, a presentar disminuciones demográficas, incluso cuando el análisis se realiza seleccionando series demográficas relativamente largas, superiores a siete años (HOULAHAN *et al.*, 2000). Sin embargo, estas aproximaciones adolecen de dos importantes deficiencias que pueden condicionar la validez de sus conclusiones. En primer lugar, la mayor parte de las series temporales de mayor duración se han medido en ambientes templados, mientras que resultan muy escasos los registros largos en ambientes tropicales, donde se han cifrado los mayores declives y extinciones. Si consideramos series de larga duración la expresada por Houlahan *et al.* (2000, Apéndice 3) igual o superior a siete años, de un total de 335 series temporales sólo 9 proceden de áreas tropicales (2.7%). En este sentido, parece casi aventurado extrapolar conclusiones acerca del declive a áreas geográficas distintas de la región Holártica. Una consideración añadida parte del criterio, no justificado por otra parte por los autores, de definir series de larga duración a partir de siete años. Como veremos más adelante, consideraciones de índole estadística y demográfica hacen que cualquier análisis basado en series inferiores a los 12-15 años carecen de suficiente poder estadístico para verificar una tendencia al declive. En segundo lugar, en ningún momento estos análisis señalan qué fracción de estas series temporales corresponde a poblaciones poco afectadas por la actividad directa del hombre y que, además, mantengan una estructura metapoblacional potencialmente funcional. Este aspecto resulta fundamental si queremos conferir causalidad a los agentes del cambio global.

Uno de los resultados más importantes que ofrecen estos trabajos ha sido el de mostrar la manifiesta variabilidad inherente en la dinámica de las poblaciones naturales de anfibios. Así, encontramos que los coeficientes de variación tienden a aumentar con los años aunque estos acaban estabilizándose en las series más largas. Igualmente, vemos que las diferencias en los coeficientes de variación máximos y mínimos decrecen en periodos más largos (MARSH, 2001). Esta variabilidad

natural de las poblaciones de anfibios puede provocar que no encontremos una tendencia al declive de las poblaciones, no porque este declive no se esté produciendo, sino más bien a la insuficiencia de un poder estadístico apropiado que lo demuestre. El poder estadístico de un test es la probabilidad de no cometer error estadístico del tipo II o, lo que es lo mismo, de obtener un falso negativo, que supone el fracaso en poder detectar un efecto que es cierto. En nuestro caso, un test posee un poder estadístico suficiente si permite rechazar la hipótesis nula de que no existe declive en la población, cuando esta hipótesis nula es realmente falsa, es decir, cuando existe realmente declive. Un poder estadístico bajo o insuficiente no nos permitiría evidenciar la existencia de este declive real. (HAYES Y STEIDL 1997) muestran que un poder estadístico considerado aceptable, como es un valor de 0.8, sólo se encontraría para tendencias muy claras, por ejemplo de una correlación entre la estima demográfica frente al tiempo de 0.9, mientras que serían necesarias series superiores a los 13 años para valores de correlación de 0.7. Si la tendencia al declive es baja, p.ej. 0.5, harían falta casi 20 años de seguimiento para evidenciarlo.

En este sentido, se hace esencial un conocimiento de los niveles de variabilidad de las poblaciones de anfibios y de los factores que inducen esa variabilidad. El hecho de presentar un ciclo de vida complejo amplifica el nivel de variabilidad demográfica ya que la fase acuática embrionaria y larvaria ocupan un ambiente ecológico distinto del ambiente terrestre típico de la fase juvenil y adulta (DUELLMAN y TRUEB, 1986). Añadido a esto, la fase larvaria se desarrolla por lo general en ambientes muy fluctuantes e impredecibles, raramente permanentes, en un gradiente de durabilidad y permanencia que determina un elevado riesgo de mortandad y escasa predecibilidad en las tasas de reclutamiento al medio terrestre. Finalmente, una elevada fecundidad favorece que episodios puntuales de reclutamiento puedan ser causantes de fuertes fluctuaciones demográficas. Es por ello que la fase larvaria se considere como "reguladora" de la dinámica demográfica adulta (WILBUR, 1980; BERVEN, 1995).

Pasaré a comentar algunos ejemplos que muestran la elevada variabilidad en la dinámica de las poblaciones de anfibios y el papel regulador que juegan los eventos de metamorfosis.

En estudios realizados con *Rana sylvatica*, se ha demostrado que los sucesos de reclutamiento presentan una naturaleza episódica y que la diná-

mica de la población adulta está correlacionada con la dinámica de los metamórficos, no presentando tendencias temporales ni al aumento ni al declive (BERVEN, 1990; BERVEN y GRUDZIEN, 1990; BERVEN, 1995).

En un seguimiento realizado en Suiza con *Rana temporaria* (MEYER *et al.*, 1997) se estudiaron las dinámicas demográficas de tres poblaciones durante un periodo bastante amplio, entre 23-28 años. Los resultados de este estudio sugieren una estabilidad demográfica general con la excepción de una de las poblaciones donde parece apuntarse un cierto declive, quizás causado por la introducción de peces en la charca a principios de 1990. Las otras dos poblaciones parecen estar reguladas por fenómenos densodependientes.

Los estudios de (PECHMANN *et al.* 1991) y (SEMLITSCH *et al.* 1996) representan probablemente el proyecto más ambicioso, realizado hasta la fecha, en cuanto a duración y esfuerzo en recopilar datos cuantitativos sobre la demografía de una comunidad de anfibios. Datos absolutos del número de hembras reproductoras y metamórficos que nacían cada año de 13 especies, se midieron durante un periodo de 16 años. Las conclusiones más importantes fueron, en primer lugar, que el número de reproductores oscilaba incluso en varios órdenes de magnitud. En segundo lugar, el número de reproductores dependía de modo inercial de los reclutamientos de metamórficos que, a su vez, mostraron una dinámica episódica sólo produciéndose reclutamientos en una pequeña fracción de años. Estos eventos de reclutamiento estaban claramente condicionados por la duración de la charca. Por último, cuatro de las especies mostraron una tendencia a la disminución mientras que otra aumentó; el resto de las especies mostraron estabilidad.

Un estudio demográfico del tritón pirenaico (*Euproctus asper*) realizado durante dos décadas (1982-2002) en la comarca de la Cerdanya en los Pirineos de Cataluña, demuestra la existencia de enormes variaciones poblacionales, con disminuciones drásticas, atribuibles a eventos puntuales de lluvias torrenciales que provocan una importante mortandad en los tritones. Tras estos periodos, la población muestra un proceso de recuperación progresiva hasta alcanzar unos valores semejantes a los ocurridos antes de la perturbación (G. LLORENTE y A. MONTORI, comunicación personal).

Los estudios anteriores se centraron en anuros y urodelos que se reproducen en charcas tempo-

rales y siguen el ciclo vital estándar de los anfibios con fase larvaria acuática y juvenil-adulta terrestre. Este modo de reproducción que es, por otra parte, el predominante en latitudes templadas, está, como hemos comentado más arriba, probablemente condicionado por las contingencias del medio acuático que regula las poblaciones adultas, vía variaciones en la magnitud de reclutamientos. Existen, no obstante, muchas especies de anfibios, especialmente en ambientes tropicales, que no presentan este ciclo. En los anfibios concurren una enorme variedad de modos de reproducción, que probablemente sólo tengan un parangón en los peces teleósteos (ZUG *et al.*, 2001). En esencia, estos modos de reproducción implican una independencia del medio acuático, evitándoles la importante impredecibilidad del mismo. Lamentablemente, no existen, hasta la fecha, series temporales suficientemente largas de ninguna especie que muestre estos modos reproductivos en ambientes tropicales, pero sí contamos con series demográficas de algunas salamandras pletodóntidas de Norteamérica que reducen, incluso completamente, la fase larvaria acuática. Series temporales de estas salamandras han sido estudiadas por N. Hairston y sus estudiantes durante 23 años (1972-1993) y seguidas por R. Haven Wiley (1989- presente). Este seguimiento demostró que estas salamandras presentan una demografía aparentemente más estable que otras especies que ocupan ambientes temporales, no apreciándose la existencia de declives en ninguna de ellas (HAIRSTON y HAVEN WILEY, 1993; HAIRSTON, 1996; HAVEN WILEY y HAIRSTON, 2002).

Resumiendo, estos estudios y otros (SHOOP, 1974; GILL, 1978; SMITH, 1983; TEJEDO y REQUES, 1994) muestran que las poblaciones de anfibios, especialmente aquellas que se reproducen en ambientes temporales, presentan, en general, fluctuaciones de magnitud sustancial junto a una producción errática de juveniles como consecuencia de frecuentes eventos de mortandad larvaria. Es por ello que en cualquier programa de seguimiento a largo plazo, hemos de pensar no en una escala de años sino de generaciones, con periodos incluso de más de 10 años, y, por tanto, los estudios demográficos que nos pueden conferir información sobre posibles declives deben de prolongarse hasta que la mayoría de los individuos vivos al comienzo del estudio hayan muerto (HAIRSTON, 1996). Todas estas limitaciones condicionan poder definir la tendencia demográfica en poblaciones puntuales, cuanto más, intentar cualquier generalización acerca de un eventual declive global.

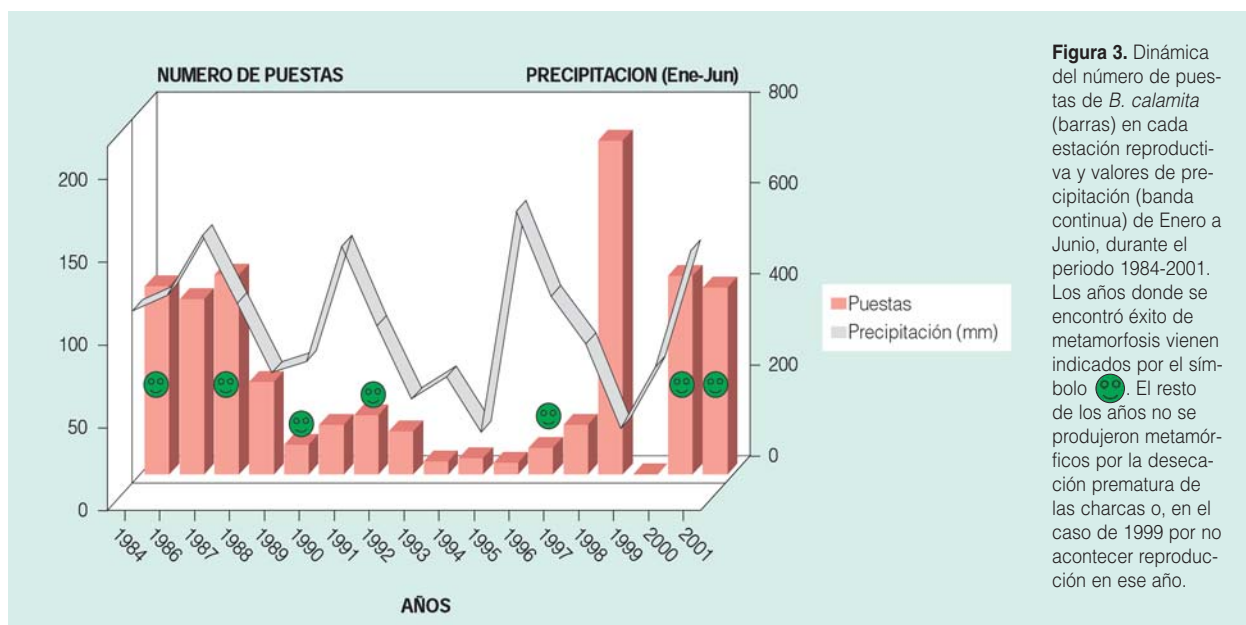
Figura 1. Macho de sapo corredor, *Bufo calamita* de la población de la Toba (Córdoba)
© Ricardo Reques



Figura 2. Una imagen del área de reproducción de la Toba donde hemos seguido una población reproductiva de *Bufo calamita* desde 1984 hasta 2001. Se pueden observar algunos de los charcos temporales usados por ésta y otras especies de anfibios de la comunidad. © Ricardo Reques

V. ANÁLISIS DE LA VARIABILIDAD DEMOGRÁFICA CON UN EJEMPLO: LA DINÁMICA DE UNA POBLACIÓN DE *BUFO CALAMITA*.

Desde 1984 hasta la actualidad hemos venido estudiando (junto al Dr. Ricardo Reques) la dinámica reproductiva de una población de sapo corredor, *Bufo calamita*, (Figura 1), situada en el sur de España, a unos 20 km de la ciudad de Córdoba, la población de la Toba. La zona de estudio está constituida por una serie de charcos de características temporales (Figura 2), hábitat idóneo para esta especie (SINSCH, 1998) y que es ocupada por otras cuatro especies de anfibios (ver TEJEDO 1992, para un mayor detalle del área de estudio). En total abarcamos un periodo de 18 años (1984-2001), de los cuáles disponíamos de información en 16 de ellos. En el año 1999 no se reprodujeron, debido a ser un año especialmente seco, mientras que en otro, 1985, no se pudieron realizar los censos. Durante todo el periodo de estudio, las actividades económicas desarrolladas en el entorno próximo, principalmente ganaderas

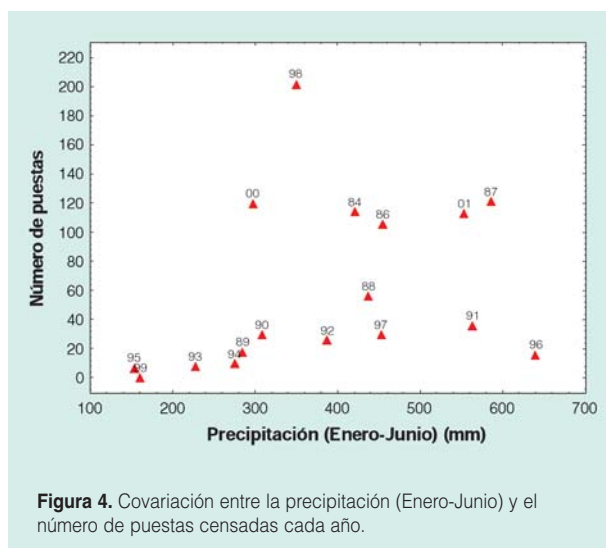


y cinegéticas, no parecen haber afectado singularmente los hábitats tanto acuáticos como terrestres, con lo cual, pensamos que la dinámica reproductiva y demográfica de esta población de *B. calamita* y, del resto de especies de la comunidad de anfibios, no ha estado condicionada por la actividad antrópica. Cada año estimábamos el número de hembras reproductivas, mediante censos de parejas en amplexus en conteos nocturnos o, más frecuentemente, mediante conteos diurnos del número de puestas depositadas en las charcas. Las puestas, en la mayoría de los casos, podían distinguirse de manera individual, siendo, asimismo, identificadas con una estaca de madera que impedía confundirlas con eventuales puestas futuras. Los censos se realizaron a lo largo de todo el periodo reproductivo. La reproducción de *B. calamita* en esta área geográfica, se prolonga desde principios de Enero hasta mediados de Abril, en picos de reproducción discretos desencadenados por lluvias. Algunos años la reproducción puede prolongarse hasta mediados de Junio (REQUES y TEJEDO, 1995). Estos censos proporcionan una estima fidedigna del número de hembras ya que éstas sólo se reproducen una vez al año (TEJEDO, 1992). No obstante, los censos de puestas proporcionan una infraestima del número total de hembras de la población porque no todas se reproducen anualmente (HALLIDAY y TEJEDO, 1995). Cada año seguíamos tanto el desarrollo larvario como la dinámica de desecación de las charcas constatando la existencia o no de éxito de metamorfosis. Esta variable se definió de manera cualitativa, asignando éxito, cuando encontrábamos

metamórficos, o considerando no éxito, cuando las charcas se secaban completamente antes de que las larvas hubiesen culminado su desarrollo larvario, muriendo todas ellas de modo catastrófico. Los valores de precipitación correspondieron a los registros de una estación meteorológica situada a unos nueve km de distancia (5442-E, INM).

Variación anual en la población reproductora.

Los resultados muestran una enorme variabilidad en el número de puestas (Figura 3). Durante los primeros años, el número de puestas censadas osciló entre 100-120. Es a partir de 1989 cuando su número comenzó a decrecer, hasta alcanzar a mediados de los 90 valores que rondaban escasamente una décima parte del número de puestas que se censaron originalmente. Esta disminución parece coincidir con la fuerte sequía que se sufrió en el primer lustro de esta década con valores medios de precipitación (Enero- Junio) muy bajos: 1989-1995, ($\bar{x} \pm 1$ DT: 314.1 ± 131.3 mm), comparados con la media de los demás años de estudio, (447.3 ± 140.6 mm). A partir de 1996 la sequía termina y se suceden años lluviosos. Sin embargo, el número de puestas se mantuvo muy bajo, 16 puestas en 1996 y 30 en 1997. Esta situación cambió radicalmente en 1998 donde se observó un enorme incremento en el número de puestas llegando a superarse la cifra de 200 puestas, valor unas 10 veces superior al encontrado en los años precedentes. En los últimos dos años 2000-2001, parece cerrarse un ciclo, observándose un número de puestas bastante similar al que teníamos al comienzo del seguimiento.



El número de puestas censadas por año covariaba positivamente con la precipitación recogida durante los meses de reproducción (Enero-Junio, mediana 387.2 mm). Existe una cierta tendencia positiva (correlación de Spearman, $r_s = 0.55$, $p=0.02$, $N=17$, Figura 4) pero dos años, 1996 y 1998, parecen desviarse claramente de esta tendencia. La razón puede estribar en el estado demográfico de la población de la Toba. En 1996, la población estaba posiblemente depauperada y, aunque fue el año de mayor precipitación de todo el periodo (639.7 mm), sólo se contabilizaron 16 puestas. En 1998, la situación era inversa. La población estaba probablemente en su máximo pico demográfico y, aunque no llovió excesivamente (349 mm), se registró el mayor número de puestas (202). Si estos dos años son excluidos del análisis la correlación se incrementa notablemente ($r_s=0.77$, $P=0.0007$, $N=15$). Por tanto, el nivel de predicción que tiene la lluvia sobre la variación en el número de hembras que se reproducen cada año parece que, en cierto grado, es dependiente de la inercia demográfica.

Predictores del éxito de metamorfosis.

Examinando el éxito de metamorfosis (Figura 3) vemos que éste es bajo, sólo en siete de los 16 años que hubo reproducción se produjeron juveniles. Los años de sequía fueron poco proclives a generar metamórficos e incluso hubo lapsos de cuatro años seguidos (1992-1995) sin ningún reclutamiento.

Los años sin éxito fueron años en los que las charcas se secaron prematuramente antes de que las larvas pudiesen alcanzar la metamorfosis (Figura 5). Por tanto, la duración o hidroperiodo de la char-

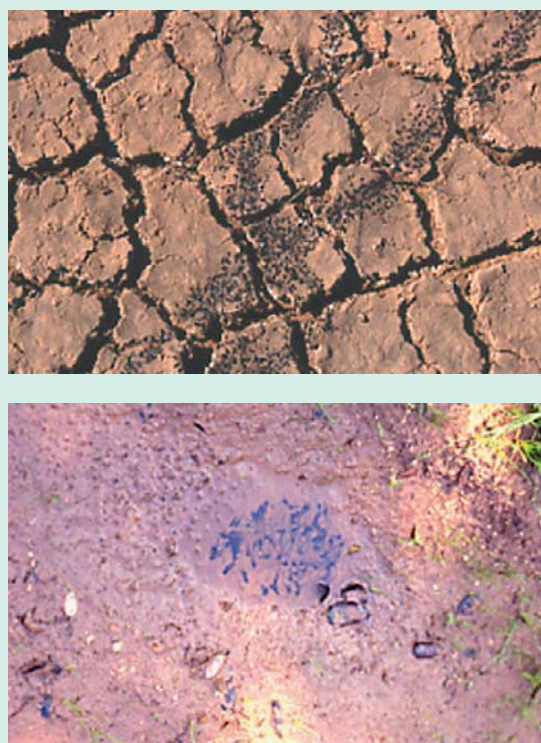


Figura 5. Mortandad de embriones a) y larvas b) de *B. calamita* por desecación prematura de las charcas

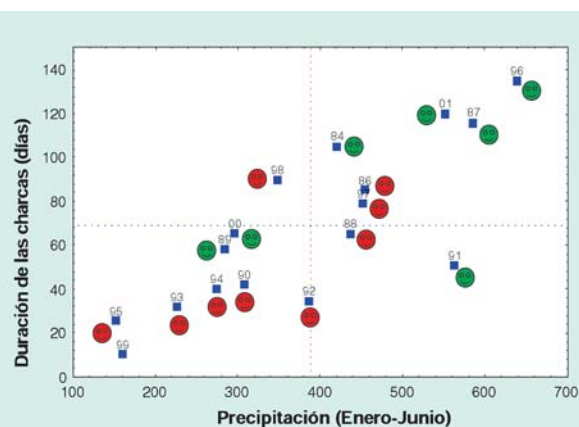


Figura 6. Relación de la precipitación y duración de las charcas. Se muestra, igualmente los años con éxito de metamorfosis (●) y los años donde no se reclutaron juveniles por desecación prematura de las charcas (●). En 1999 no hubo reproducción. Se muestran los valores de la mediana tanto para la precipitación (387.2 mm) como para la duración de la charca (65 días)

ca puede ser un factor causal predictor del éxito de metamorfosis. La duración de las charcas estaba positivamente correlacionada con la precipitación (Figura 6), ($r_s=0.789$, $P=0.0001$, $N=17$). Podemos apreciar, igualmente, que los años con éxito de metamorfosis coinciden con aquellos

hidroperiodos más largos, que a su vez son los más lluviosos. No obstante, en tres años, en los que se produjeron juveniles (1989, 1991 y 2000) la duración de las charcas fue algo inferior al valor de su mediana (65 días). Estos años se caracterizaron por una reproducción tardía durante los meses de Marzo a Abril. Dentro de un mismo año, las reproducciones tardías suelen tener un menor éxito reproductor porque la desecación de los charcos se produce de forma más rápida (TEJEDO, 1992). Sin embargo, los años en los cuáles los meses de primavera son lluviosos, puede darse un éxito de metamorfosis. Aún a pesar de que las reproducciones primaverales se enfrentan con hidroperiodos más cortos, al mismo tiempo, las temperaturas del agua son más altas, lo que permite a las larvas alcanzar la metamorfosis en menos días (TEJEDO y REQUES, 1994). En la Figura 7 aparece la distribución de frecuencias de la precipitación primaveral de años con y sin éxito de metamorfosis. Las precipitaciones de los años

con éxito fueron más cuantiosas (241.2 ± 21.5 mm) que los años sin éxito (147.4 ± 18.89 mm), $F_{1,14}=10.74$, $P=0.005$.

Otro factor determinante del éxito de metamorfosis puede ser un componente biótico como la densidad larvaria. El desarrollo de los renacuajos llega a retrasarse de manera drástica cuando existen condiciones de elevada densidad larvaria por incremento de la competencia intraespecífica (SKELLY y KIESECKER, 2001). Esta reducción en la tasa de desarrollo puede condicionar la producción de metamórficos al no poder las larvas alcanzar la metamorfosis y pasar a tierra antes de producirse la desecación de las charcas (TEJEDO y REQUES, 1994). La influencia de este factor de densidad larvaria pudo ser responsable del éxito de metamorfosis que se observó el año 1989, que fue bastante seco en primavera (Figura 7), pero que presentó un número de puestas muy reducido (18 puestas) que haría que las condiciones de competencia intraespecífica fueran muy bajas.

Debido a que los factores analizados como potenciales predictores del éxito de metamorfosis covarían entre ellos, necesitamos poder definir qué factores son agentes causales del éxito de metamorfosis. Para ello realizamos un análisis previo (MANOVA) que nos permitió contrastar las diferentes respuestas de la precipitación, duración de la charca, y una estima posible de la densidad larvaria, valorada como número de puestas, en función del éxito de metamorfosis entre los años con y sin éxito. Los resultados, Tabla 1, muestran que los años con y sin éxito de metamorfosis difieren para el conjunto de variables ambientales y bióticas analizadas. El subsiguiente análisis univariante indica que la precipitación, especialmente la precipitación primaveral, y la duración de la charca, son las variables que discriminan mejor entre los años con y sin éxito de metamorfosis.

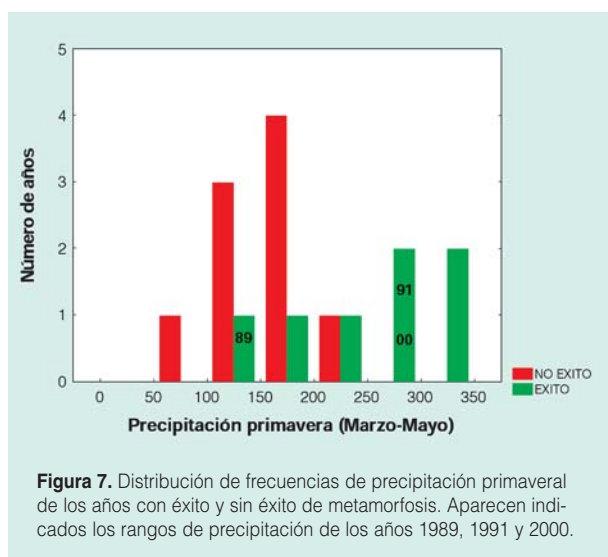


Figura 7. Distribución de frecuencias de precipitación primaveral de los años con éxito y sin éxito de metamorfosis. Aparecen indicados los rangos de precipitación de los años 1989, 1991 y 2000.

λ de Wilks'	$F_{4,11}$	P
0.431	3.629	0.041

	CM Efecto	CM Error	$F_{1,14}$	P
Precipitación (Ene-Jun)	76823.6	15329.6	5.011	0.042
Precipitación (Mar-May)	34646.2	3225.4	10.742	0.005
Duración	85822.02	5709.52	6.682	0.022
Puestas	2283.02	3437.74	0.664	0.429

Tabla 1. Resumen de los análisis de varianza uni y multivariantes para examinar la diferencias en la respuesta de precipitación, duración de las charcas y número de puestas entre años con y sin éxito de metamorfosis.

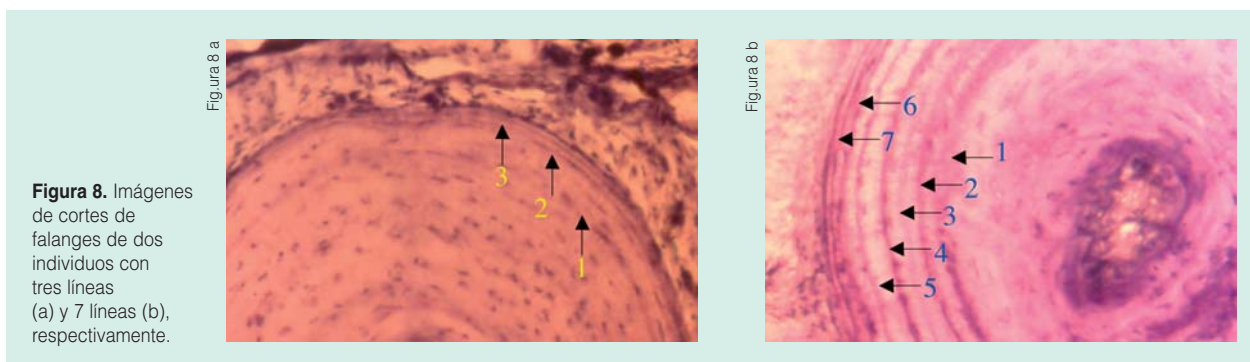
Un análisis posterior de regresión logística, con ajustes binomiales y una función de enlace logit, dio como significativo sólo a la precipitación primaveral ($\chi^2=7.244$, $P=0.007$), mientras que la duración de las charcas presentó un valor próximo a la significación ($\chi^2=3.528$, $P=0.060$).

Factores próximos desencadenantes de la recuperación poblacional.

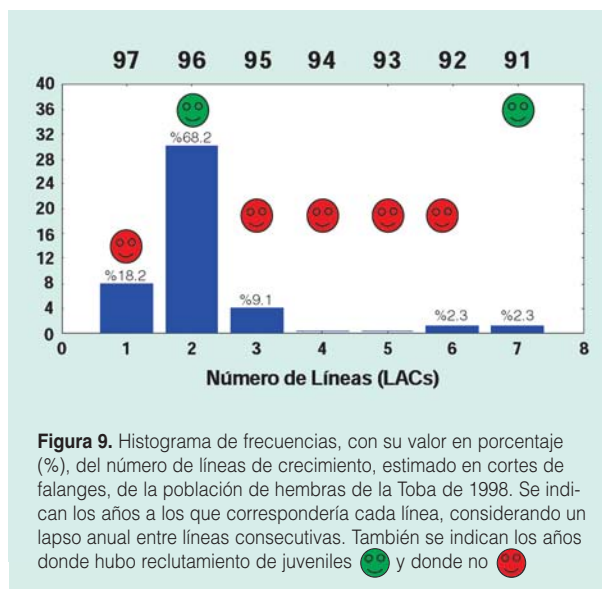
La tendencia en la dinámica de la población de la Toba entre los años 1984 y 1997 era la de un descenso paulatino ($r_s = -0.762$, $P=0.002$, $N=13$) que podíamos atribuir a un declive cierto, ya que teníamos hasta 1997 una serie temporal larga de 14 años, por tanto, de una amplitud superior al tiempo de generación de nuestra especie que presenta una longevidad máxima de 10 años (TEJEDO, 1989) y con un poder estadístico suficiente (HAYES y STEIDL, 1997). Sin embargo, esta tendencia al declive se vio, afortunadamente, truncada en 1998 cuando se reprodujeron más de 200 hembras, valor demográfico máximo en toda la

9). No se encontraron individuos con un número de líneas intermedio (Figura 9). Las líneas de crecimiento óseo en esta población son depositadas anualmente y, por tanto, son indicadores cronológicos fiables que puede servirnos para las estimas de edad (TEJEDO *et al.*, 1997).

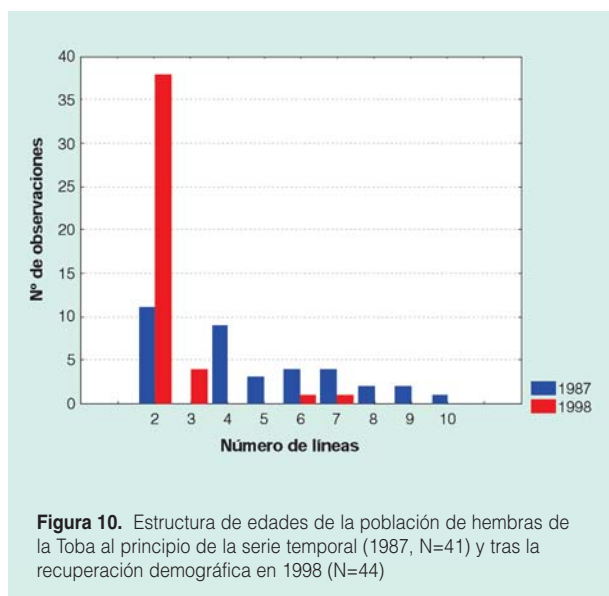
La mayoría de las hembras (68.2 %) presentaban dos líneas y, por tanto, serían claramente hembras de dos años nacidas en 1996. Pensamos que los individuos con una sola línea podrían haber sufrido una posible reabsorción ósea, ya que, por una parte, el año anterior, 1997, fue un año seco sin éxito y, además, la madurez sexual, como se ha comentado anteriormente, se alcanza en esta población con un mínimo de dos años (TEJEDO *et al.*, 1997). Por otro lado, los individuos con tres líneas corresponderían a hembras de dos años que habrían depositado más de una línea por año, como se ha demostrado en otras ocasiones (TEJEDO *et al.*, 1997). Las dos hembras con 6 y 7 líneas podrían corresponder a individuos nacidos en el penúltimo período con éxito ocurrido en 1991 (Figura 9).



serie. Una posibilidad para explicar este drástico aumento en la población reproductora, podía ser el eventual reclutamiento de los metamórficos nacidos en 1996, último año con éxito. Estos metamórficos de 1996 podrían haberse incorporado a la población reproductora en 1998 con dos años, edad mínima en que *B. calamita* alcanza la madurez sexual (TEJEDO *et al.*, 1997). Para comprobar esta hipótesis realizamos un estudio esqueletocronológico junto a Dr. Marina Alcobendas (Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC), donde analizamos el patrón de líneas de crecimiento de 44 hembras que acudieron a reproducirse las noches del 4 y 5 de Enero de 1998. El análisis óseo mostró una distribución de líneas muy sesgada hacia las 1-3 líneas (Figura 8a y 9) y un número muy escaso de individuos (<5 %) con un número de líneas superior, entre 6 y 7 (Figura 8b y



Podemos, por tanto, afirmar que la mayoría de las hembras que se reprodujeron en 1998 nacieron en 1996, y sólo una fracción mínima de la población correspondería a hembras muy longevas. Si comparamos esta estructura de edad de las hembras de 1998 con la estructura de edad que tenían las hembras al principio de la serie temporal, en 1987 (TEJEDO, 1989, 1992), comprobamos que ambas estructuras de edades difieren significativamente (test de Kolmogorov-Smirnov, $D_{max} = 0.595$, $P < 0.001$). La clase de edad 2 en 1998 está representada de manera claramente desproporcionada con respecto a esta misma clase de edad en 1987. Podemos observar, igual-



mente, que las clases de edad en 1987 están más equilibradas y no existen fuertes discontinuidades (Figura 10). Esto probablemente refleje la existencia de episodios de reclutamiento más frecuentes durante los primeros años de la década de los 80 que los ocurridos en la década siguiente.

¿Qué pasó con el resto de la comunidad de anfibios?

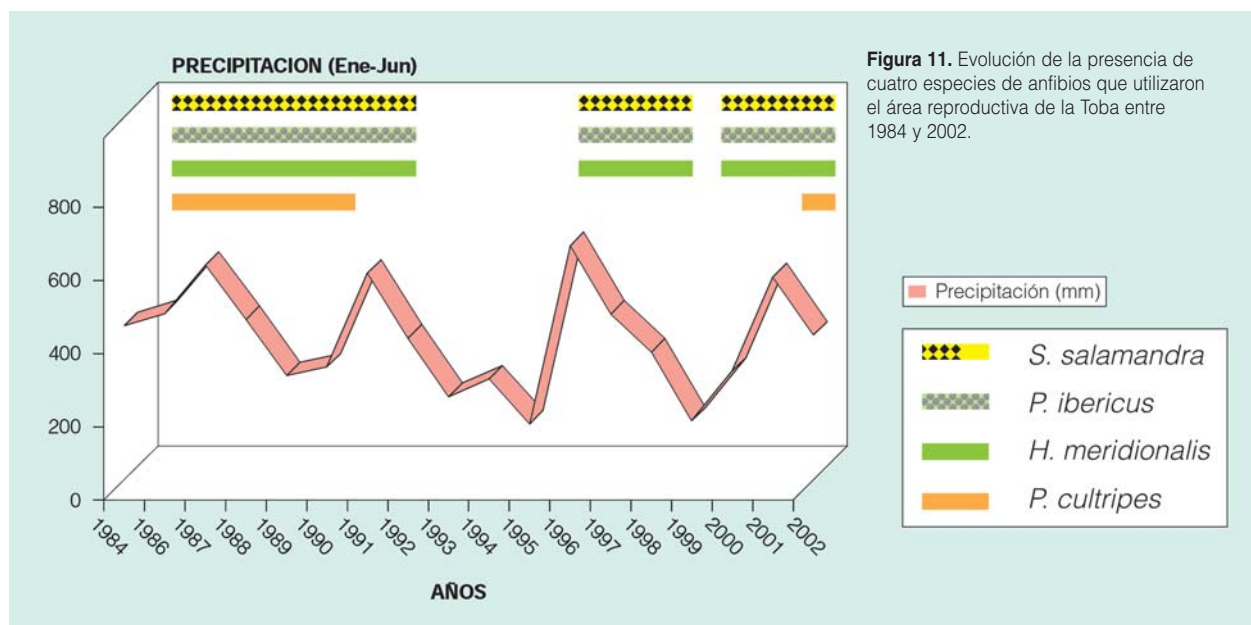
No tenemos datos cuantitativos de abundancia para las otras cuatro especies de anfibios que se reproducen en el área de reproducción de la Toba. No obstante, tenemos datos cualitativos en cuanto a si hubo o no de cada una de ellas. *Salamandra salamandra*, se reprodujo en los años iniciales, no haciéndolo durante el periodo de sequía de los primeros años de la década de los 90 en los cuáles no se encontraron ni adultos, ni larvas. A partir de 1996, volvió a reproducirse.

Igual patrón se observó en *Hyla meridionalis* y *Pelodytes ibericus*. Por último, *Pelobates cultripipes* no se reprodujo desde los primeros años 90 pero, a diferencia de las especies anteriores, no se encontraron larvas tras finalizar el periodo de sequía en 1996. Esto nos hizo sospechar su posible extinción. Su largo periodo de desarrollo larvario determinó una ausencia de reclutamiento, que nunca fue registrado, ni siquiera en los años donde el resto de las especies tuvieron éxito. Sin embargo, afortunadamente durante la primavera de 2002, se encontraron larvas de *P. cultripipes* y algunas lograron metamorfosear con éxito. El hecho que durante 10 años no encontrásemos ningún adulto ni larva de esta especie nos hace suponer que, o bien, esta reproducción de 2002 correspondiera a los últimos efectivos, muy viejos, de esta población, (*P. cultripipes* puede llegar a vivir 10 años de vida en campo, TALAVERA, 1990) o, en cambio, que alguna pareja reproductora alcanzase el área de la Toba procedente de alguna población próxima.

En resumen, la dinámica de reproducción de *B. calamita* sigue unos ciclos naturales condicionados por la precipitación. Estos ciclos pueden tener una duración, como ha sido nuestro caso, de unos 10 años, lo cual hace pensar en la necesidad de establecer unas series temporales muy amplias para poder constatar con cierto grado de certeza la existencia de declives demográficos. La población de la Toba se encuentra demográficamente en equilibrio dinámico presentando ahora los mismos efectivos que hace 15 años.

Este patrón cíclico descrito para *B. calamita* puede ser el patrón general que muestran las poblaciones de anfibios con pronunciados ascensos demográficos mediados por reclutamientos de naturaleza discontinua o episódica al que le siguen declives temporales a una tasa lenta por la relativamente larga longevidad de estos vertebrados.

Todos estos resultados parecen abrigar cierta esperanza, por dos razones importantes. En primer lugar, todas las series analizadas, incluyendo la nuestra, revelan que no podemos afirmar que las poblaciones presenten una tendencia uniforme a la disminución demográfica y que su variabilidad refleja más bien las oscilaciones naturales mediadas probablemente por vaivenes importantes en las tasas de reclutamiento de metamórficos. En segundo lugar, todas son series de más de 15 años y, por tanto, con un poder estadístico alto. Hemos de tener presente que la comprobación fiable del declive de cualquier población requiere



demostrar fehacientemente esta tendencia. Ya no es una cuestión de potenciar el poder estadístico que nos permita disminuir el error Tipo II, es decir, hacer que disminuya el falso negativo, sino que, una serie temporal corta puede del mismo modo provocar que incurramos en el error Tipo I, o, lo que es lo mismo, rechazar la hipótesis nula de que no hay declive, cuando realmente es cierto que no lo hay. Este segundo error no es tan grave en términos de conservación pero puede promover la adopción de medidas de protección innecesarias. Un ejemplo lo tenemos en nuestra serie temporal de *B. calamita*, donde hasta 1997, tras 13 años de seguimiento, la tendencia era inexorablemente hacia el declive. Sin embargo, sólo un año después la población se había recuperado completamente y alcanzado su máximo demográfico. La ciencia siempre navega entre la Escala de no poder detectar patrones reales (falsos negativos, error Tipo II) y la Caribdis de detectar patrones aparentes pero inexistentes (falsos positivos, error Tipo I) (DAWKINS, 1998). En conclusión, si no disponemos de series temporales demográficas lo suficientemente largas estaremos ante la posibilidad de aceptar declives inexistentes o, peor aún, de rechazar disminuciones que dramáticamente son ciertas.

VI. ¿SON LOS ANFIBIOS MÁS SENSIBLES A LOS CAMBIOS AMBIENTALES?

Los anfibios modernos no son, como se considera por el público en muchas ocasiones (incluyendo profesionales), un grupo residual de los ori-

ginarios tetrápodos que alcanzaron el medio terrestre y que están evolutivamente limitados por un ciclo de vida complejo. No es esta, ni mucho menos, la realidad. Su éxito en biodiversidad así lo demuestra (GLAW y KÖHLER, 1998). El medio acuático donde transcurre la etapa larvaria es un ambiente generalmente temporal y, por tanto, muy impredecible, lo que determina muy probablemente las colosales variaciones demográficas que experimentan las poblaciones de anfibios. Sin embargo, indirectamente, el desarrollo larvario en el medio acuático faculta a los anfibios poseer fecundidades altas, (si lo comparamos p.ej. con los otros vertebrados terrestres poiquiloterms como son los reptiles), al no tener que invertir grandes cantidades de vitelo por huevo para poder asegurar su desarrollo. Esta alta fecundidad permite a las poblaciones recuperar de un golpe los efectivos demográficos perdidos. Si a esto sumamos una relativamente larga longevidad que amortigua los escasos reclutamientos, tenemos que el pretendido lastre evolutivo que representaría el ciclo de vida complejo pueda realmente representar una oportunidad exclusiva para establecerse en ambientes acuáticos temporales, que ningún otro vertebrado es capaz de ocupar.

Por otra parte, se ha sugerido que los anfibios presentan una fisiología que les limita enormemente y les hace ser muy susceptibles ante alteraciones ambientales. Esto parece ser una realidad constatada experimentalmente (ver Introducción). No obstante, hay que decir igualmente, que el potencial de adaptación a medios estresantes es absolutamente formidable en este

Gradientes de temperatura (altitud y latitud)

Rana clamitans, *R. sylvatica*, *R. temporaria*, *Desmognathus ochrophaeus*: Berven 1982a, b; Berven y Gill 1983; Bernardo 1994; Laugen *et al.* 2002, 2003; Nieceza *et al.*, datos no publicados

Gradientes de duración del medio acuático

Ambystoma maculatum: Semlitsch *et al.* 1990

Gradientes en el riesgo de depredación

Ambystoma barbouri: Storer y Sih 1998, Storer *et al.* 1999
Rana aurora: Kiesecker y Blaustein 1997

Gradientes en los niveles de competencia intraespecífica

Rana temporaria: Loman 2003

Gradientes en los niveles de competencia interespecífica

Bufo calamita: Gómez-Mestre y Tejedo 2002

Cambios en la turbidez del agua

Rana sylvatica: Skelly *et al.* 2000

Variaciones geográficas en la tolerancia a pH ácidos y pesticidas

Rana arvalis: Räsänen *et al.* 2003 a, b
Rana sylvatica: Pierce y Sikand 1985
Rana sphenoccephala, *Hyla versicolor*: Semlitsch *et al.* 2000
Rana temporaria: Glos *et al.* 2003

Variaciones geográficas en la sensibilidad a la radiación UV-B

Ambystoma macrodactylum: Belden y Blaustein 2002

Variación geográfica a la tolerancia a los medios hiperosmóticos

Bufo calamita: Gómez-Mestre y Tejedo 2002, 2003, datos no publicados

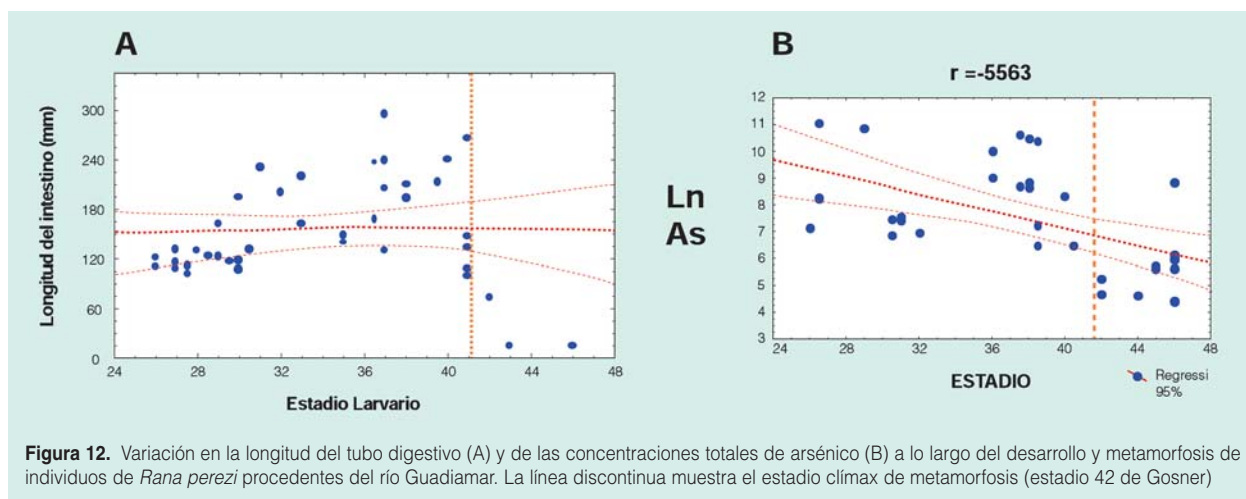
Tabla 2.

Potencial evolutivo, variación geográfica y adaptaciones locales de los anfibios a gradientes ambientales y estresantes bióticos y abióticos.

grupo de vertebrados. En la Tabla 2, se muestra la diversidad de adaptaciones a distintos gradientes ambientales y a factores de estrés, tanto abióticos como bióticos. Estas evidencias denotan un enorme potencial a escala microevolutiva que, por extensión en el tiempo, ha podido propiciar las numerosas novedades macroevolutivas asociadas a la gran diversidad de modos reproductivos y fisiológicos que muestra el grupo.

Terminaré este apartado, mostrando con un ejemplo cómo el proceso de la metamorfosis en anfibios no representa un lastre, sino que puede, indirectamente, acarrearles ventajas relativas a la

hora de ocupar ambientes hostiles. Durante los últimos tres años hemos estudiado (junto al Dr. R. Reques) los niveles de contaminación por metales pesados en renacuajos de *Rana perezi*, en zonas intensamente afectadas del río Guadiamar (provincia de Sevilla) por el vertido de más de 6 millones de m³ de lodos tóxicos y aguas hiperácidas tras el desastre de la mina de Aznalcóllar, en Abril de 1998. Observamos que las concentraciones de arsénico oscilan poco durante la fase larvaria pero al llegar a la metamorfosis se produce una disminución abrupta (Figura 12 B). Vemos, igualmente, que la metamorfosis supone una importante transforma-



ción de la longitud del tubo digestivo, que se acorta drásticamente, a la hora del paso de una dieta herbívora-detritívora, durante la etapa larvaria acuática, a una dieta carnívora, una vez alcanzado el medio terrestre.

Por tanto, este proceso de desarrollo, absolutamente único dentro de los vertebrados, les supone a los anfibios una especie de "limpieza fisiológica" de aquellos contaminantes a los que estén expuestos durante la fase larvaria acuática.

VII. RETOS Y ALTERNATIVAS EN LAS ESTIMAS DEL DECLIVE DE LAS POBLACIONES DE ANFIBIOS

La aparente falta de resolución ante la principal cuestión que hemos tratado en este trabajo, si tenemos suficiente poder estadístico para demostrar fehacientemente la existencia de declives a escala poblacional, nos hace cuestionarnos seriamente poder establecer una extrapolación acerca de la existencia eventual de un declive a escala global. Quizás la manera de abordar el problema del declive hasta la fecha: el inventario de especies, el seguimiento demográfico y el análisis experimental, no hayan podido aportarnos unas bases claras para poder simplemente definir la existencia del patrón global del declive y mucho menos conferir causalidad a los propuestos agentes promotores del mismo. Este punto no es ciertamente baladí, y puede ser conveniente recordar el argumento de Lev Tolstoy concerniente a cómo el estudio de la ciencia por la misma ciencia es un absurdo y más que un absurdo una imposibilidad. Considerando los enormes esfuerzos que se requieren y el escaso presupuesto que se dedica aún a las cuestiones de conservación de la naturaleza, sería muy oportuno saber qué hacer, hacia dónde dirigir las energías de investigadores, ecólogos y gestores del medio ambiente, para conseguir un poder estadístico firme en la determinación de declives demográficos. El seguimiento demográfico de series temporales largas, que reflejen como mínimo un ciclo completo de renovación generacional, implica un periodo de censos de entre 6-15 años, dependiendo de la longevidad de cada especie. Difícilmente ningún proyecto puede aspirar a mantener esta dedicación en tiempo. Sólo sería razonable si estos censos fueran organizados por agencias de medio ambiente o voluntarios adiestrados a reconocer adultos y puestas. Si consideramos, además, que la mayor biodiversidad de anfibios se localiza en zonas de países tropicales, con menos recursos económicos para financiar estos seguimientos a largo plazo, se hace indispensable buscar alter-

nativas más pragmáticas, en tiempo y en recursos, a la recopilación de información demográfica durante periodos tan largos.

Por otro lado, las aproximaciones experimentales han demostrado que numerosos agentes estresantes, cuyos niveles se han incrementado en las últimas décadas por la actividad del hombre, afectan de modo adverso el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de los anfibios (ver Introducción). Sin embargo, en ningún caso se ha comprobado la relación directa que estos estresantes tienen sobre las dinámicas poblacionales. En las áreas geográficas donde se han producido declives importantes de poblaciones y especies de anfibios como son Centroamérica, Caribe y América del Sur, se han detectado cambios ambientales durante los pasados 20 años, a saber, incrementos significativos en los niveles de radiación UV-B (MIDDLETON *et al.*, 2001) e incremento en los niveles de contaminantes (STALLARD *et al.*, 2001). Sin embargo, como los mismos autores señalan, estas perturbaciones no son de la magnitud suficiente para poder atribuirlos como agentes causales de la génesis del declive observado. Se hace, por tanto, necesario un conocimiento de los niveles de tolerancia de comunidades de anfibios de alto riesgo, como pueden ser comunidades de alta montaña, especies endémicas con distribución reducida o en proceso de regresión, especies susceptibles a distintos agentes estresantes, incluyendo los estresantes naturales, tomados unívocamente o, mejor aún, en asociación con otros estresantes.

El análisis experimental nos puede proporcionar inferencias importantes sobre los factores responsables que afectan de manera causal a la supervivencia y otros caracteres de la historia de vida. Sin embargo, las aproximaciones son claramente mejorables en dos aspectos importantes. En primer lugar, la experimentación se ha centrado mayoritariamente en ciertas etapas vitales, embrionaria y larvaria, por razones logísticas pero también por ser consideradas como reguladoras de la población (WILBUR, 1980). Por contra, otras etapas vitales han sido escasamente consideradas de modo experimental, como es el periodo juvenil no reproductivo que puede jugar también un papel regulador importante, por sí mismo, o como consecuencia de los efectos arrastrados desde la etapa larvaria. En segundo lugar, la mayor parte de la experimentación se ha venido desarrollando en condiciones muy controladas de laboratorio, especialmente los análisis de efectos sinérgicos entre varios factores estresantes, como la acción combinada de radiación UV/B y pH.

Estos experimentos de laboratorio probablemente no reflejen un patrón realista y generalizable mientras no se aborden en un programa experimental más ambicioso donde se incluyan tantos experimentos de campo, con un menor nivel de control y más realismo, junto a experimentos naturales. Estos últimos representan un nulo control experimental pero, por contra, máximo realismo y, en consecuencia, máximo poder de generalización e inferencia de los resultados. Por otro lado, en el análisis de las perturbaciones sobre la demografía de anfibios resultan cruciales abordar experimentos que analicen la tendencia en el tiempo, conocidos como experimentos naturales de trayectoria (DIAMOND, 1986). En conclusión, un análisis combinado, aplicando distintas metodologías para abordar de un modo integrado el mismo problema, tiene la enorme ventaja de que sus conclusiones son más robustas y proporcionan una mejor comprensión del sistema pudiendo facilitar inferencias sobre la dinámica futura de estas poblaciones.

Alternativas factibles a los censos demográficos a lo largo de periodos tan dilatados en el tiempo son claramente necesarios para poder confirmar la existencia de declives que hagan operativas acciones de protección. Dos posibilidades pueden sugerirse. La primera de ellas sería la aplicación de modelos cuantitativos poblacionales de análisis de elasticidad que permiten hacer predicciones cuantitativas sobre la evolución demográfica de una población (HEPPELL *et al.*, 2000a) y, como segunda posibilidad, el análisis molecular de cuellos de botella poblacionales (CORNUET y LUIKART, 1996).

Los análisis de elasticidad, derivados de modelos de proyección matricial, estiman los efectos de cambios proporcionales en las tasas vitales (p.ej. supervivencia larvaria o juvenil, edad de madurez sexual) sobre la tasa de crecimiento poblacional (DE KROON *et al.*, 1986; BENTON y GRANT, 1999; CASWELL, 2000). Estos modelos pueden ser muy útiles como una primera aproximación predictiva al problema del declive de las poblaciones de anfibios, al presentar dos ventajas inestimables. En primer lugar, permiten establecer con precisión qué episodios del ciclo de vida resultan cruciales para la supervivencia de poblaciones particulares y así poder decidir dónde concentrar los esfuerzos de manejo de las mismas. Se puede inferir de estos modelos que dichos esfuerzos deben centrarse en aquellos parámetros demográficos que tengan las elasticidades máximas (CROUSE *et al.*, 1987; DE KROON *et al.*, 2000). En segundo lugar, los análisis de elasticidad permiten vincular la

información experimental, proveniente de las estimas de riesgo, que proporcionan tasas de mortalidad específicas de cada estadio vital, con los fenómenos demográficos a escala de población. El establecimiento de esta conexión cuantitativa permite identificar y, por tanto, proporcionar causalidad a los mecanismos propuestos como motores del declive y también, en términos prácticos, asegurar que los esfuerzos de conservación y manejo se concentren en las causas más probables del declive (BIEK *et al.*, 2002). A pesar de la relevancia del problema del declive de anfibios, sólo se cuenta con información demográfica detallada de un puñado escaso de especies.

Pese a esta carencia informativa básica, dos estudios recientes (BIEK *et al.*, 2002; VONESH y DE LA CRUZ, 2002) coinciden en señalar que las elasticidades parecen ser máximas para la supervivencia de juveniles y de adultos, y en menor cuantía para la supervivencia de embriones y larvas. Este hecho es muy interesante ya que, por una parte, revela que existen variaciones en las elasticidades y que, por otra, la etapa post metamórfica es fundamental para la estabilidad demográfica y cualquier perturbación en esta etapa tendrá un efecto más acentuado sobre la dinámica poblacional. Estos resultados, por contra, son claramente contradictorios con las observaciones de las dinámicas a largo plazo, que hemos descrito con anterioridad, y que muestran que son los eventos puntuales de metamorfosis y, por tanto, la supervivencia larvaria hasta la metamorfosis, la que determina cambios drásticos en la demografía de adultos (BERVEN, 1990, 1995; SEMLITSCH *et al.*, 1996; este estudio con *Bufo calamita*). Se hace necesario, por tanto, poner un mayor énfasis para poder precisar, por una parte, la utilidad real de los análisis de elasticidad y, por otro lado, valorar la versatilidad y generalización de estos análisis entre especies, factor decisivo para poder decidir con criterio qué mecanismos potenciales pueden promover el declive en otras poblaciones o especies de las que se disponga de poca información (HEPPELL *et al.*, 2000b).

La segunda posibilidad que quiero comentar, como alternativa al seguimiento a largo plazo, es el análisis molecular de cuellos de botella poblacionales. Estos cuellos de botella, que se definen como una disminución en el tamaño efectivo de la población, pueden ser evidenciados mediante la utilización de marcadores genéticos (CORNUET y LUIKART, 1996; LUIKART *et al.*, 1998). Un cuello de botella produce la pérdida de alelos raros a una tasa mayor que una pérdida en heterocigosidad y,

como consecuencia, se produce un exceso de heterocigotos. Este exceso de heterocigotos no se produciría por cambios en la dinámica natural, contingencia ante la cuál la estructura genética de la población se mantendría en equilibrio. Utilizando este test genético para las estimas de los cuellos de botella, (BEEBEE y ROWE 2001), analizaron ocho marcadores de microsatélites de 20 poblaciones inglesas de *Bufo calamita*. Los resultados mostraron, conforme a lo esperado, que las poblaciones grandes, con oscilaciones naturales importantes, no presentaban un aparente cuello de botella, mientras que las poblaciones pequeñas o que habían sufrido un declive considerable sí lo presentaban. Por tanto, esta prueba genética de exceso de heterocigotos puede ser una alternativa interesante para comprobar si la población, de la cual presumimos está en declive demográfico, lo está igualmente por disminución notable en su tamaño efectivo.

Dada la situación de urgencia que están sufriendo numerosas poblaciones y especies de anfibios, para algunas de ellas lamentablemente estamos presenciando su extinción en tiempo real, resulta crítico que los escasos recursos que se disponen para conservación de estos vertebrados, se empleen de la forma más eficaz posible. Pensamos que las aproximaciones cuantitativas de análisis de sensibilidad pueden ayudar a priorizar los esfuerzos de investigación y manejo, mientras que los análisis genéticos de cuello de botella, u otras alternativas, como el análisis de estructura de edades (GARDNER, 2001; este estudio), o la función que pueden desempeñar las colecciones museísticas para el análisis a escala poblacional o regional (SHAFFER *et al.*, 1998), puedan ser estrategias múltiples que nos den idea de las posibles inflexiones y decaimientos demográficos. Esto puede permitirnos actuar a tiempo de preservar la mayor parte de la biodiversidad mundial de anfibios frente a la inexorable codicia humana:

...bordeábamos tranquilas charcas cubiertas de la blanca floración de las hierbas acuáticas, y al llamar yo la atención sobre ello a mis amigos, exclamó uno de ellos. "Hasta el agua estancada cría flores!" A lo que pensé calladamente: no; sólo el agua estancada florece...

...La industria pide agua corriente, pero a la poesía le basta la que está quieta.

Miguel de Unamuno
 Recuerdo de Granja de Moreruela 1911

AGRADECIMIENTOS

Agradecer a varias personas que han colaborado en las informaciones, la mayoría de ellas aún no publicadas, que aparecen aquí recogidas. En primer lugar, agradecer a Gustavo Llorente y Albert Montori que me facilitaron la información de su estudio demográfico sobre el tritón pirenaico desarrollado durante los últimos 20 años. Agradecer muy encarecidamente a Marina Alcobendas, que realizó el estudio osteocronológico y, a Ricardo Reques artífice en gran medida de crecer, más bien envejecer conmigo, y animarme a la hora de decidir seguir realizando los censos de puestas año tras año. Igualmente agradecer la lectura del manuscrito a M. Alcobendas, I. Gómez, F. Marangoni, R. Márquez, C. Melián y R. Reques. R. Reques me facilitó igualmente, información bibliográfica. El seguimiento de la población de corredores de la Toba fue parcialmente financiado (sólo los últimos cinco años) por los proyectos PB96-0861, financiado por el Ministerio de Cultura, y Anfibios Endémicos de Andalucía, financiado por la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía. Agradecer finalmente a la familia Gutiérrez Escobar habernos permitido acceder a su propiedad para buscar sapos durante tantos años. Agradecer a Ana Lasarte por las tareas editoriales y finalmente un reconocimiento especial a Xabi Rubio principal promotor de esta publicación.

REFERENCIAS

- ALFORD, R. A., RICHARDS, S. J.
 1999 Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30:133-165.
- BEEBEE, T. J. C., ROWE, G.
 2001 Application of genetic bottleneck testing to the investigation of amphibian declines: a case study with natterjack toads. *Conservation Biology* 15(1):266-270.
- BELDEN, L. K., BLAUSTEIN, A. R.
 2002 Exposure of red-legged frog embryos to ambient UV-B radiation in the field negatively affects larval growth and development. *Oecologia* 130:551-554.
- BENTON, T. G., GRANT, A.
 1999 Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 14(12):467-471.

- BERGER, L., SPEARE, R., DASZAK, P., GREEN, D. E., CUNNIGHAM, A. A., GOGGIN, C. L., SLOCOMBE, R., RAGAN, M. A., HYATT, A. D., MCDONALD, K. R., HINES, H. B., LIPS, K. R., MARANTELLI, G., PARKES, H.
1998 Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:9031-9036.
- BERNARDO, J.
1994 Experimental analysis of allocation in two divergent, natural salamander populations. *American Naturalist* 143:14-38.
- BERVEN, K. A.
1982a The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits. *Evolution* 36(5):962-983.
- BERVEN, K. A.
1982b The genetic basis of altitudinal variation in the frog *Rana sylvatica* II. An experimental analysis of larval development. *Oecologia* 52:360-369.
- BERVEN, K. A.
1990 Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Ecology* 71(4):1599-1608.
- BERVEN, K. A.
1995 Population regulation in the wood frog, *Rana sylvatica*, from three diverse geographic localities. *Australian Journal of Ecology* 20:385-392.
- BERVEN, K. A., GILL, D. E.
1983 Interpreting geographic variation in life-history traits. *Amer.Zool.* 23:85-97.
- BERVEN, K. A., GRUDZIEN, T. A.
1990 Dispersal in the wood frog (*Rana sylvatica*): implications for genetic population structure. *Evolution* 44:2047-2056.
- BIEK, R., FUNK, W. C., MAXELL, B. A., SCOTT MILLS, L.
2002 What is missing in amphibian decline research: insights from ecological sensitivity analysis. *Conservation Biology* 16(3):728-734.
- BLAUSTEIN, A. R., WAKE, D. B.
1990 Declining amphibian populations: a global phenomenon? *Trends in Ecology and Evolution* 5(7):203-204.
- BOSCH, J., MARTÍNEZ-SOLANO, I., GARCÍA PARÍS, M.
2001 Evidence of chytrid fungus infection involved in the decline of the common midwife toad (*Alytes obstetricans*) in protected areas of central Spain. *Biological Conservation* 97:331-337.
- BRAGG, A. N.
1960 Population fluctuation in the amphibian fauna of Cleveland County, Oklahoma during the past twenty-five years. *Southwestern Naturalist* 5:165-169.
- CAREY, C.
2000 Infectious disease and worldwide declines of amphibian populations, with comments on emerging diseases in coral reef organisms and in humans. *Environmental Health Perspectives* 108, Suppl. 1:143-150.
- CAREY, C., HEYER, W. R., WILKINSON, J., ALFORD, R. A., ARNTZEN, J. W., HALLIDAY, T., HUNGERFORD, L., LIPS, K. R., MIDDLETON, E. M., ORCHARD, S. A., RAND, A. S.
2001 Amphibian declines and environmental change: use of remote-sensing data to identify environmental correlates. *Conservation Biology* 15(4):903-913.
- CASADO, S., MONTES C.
1995 *Guía de los Lagos y Humedales de España*. J.M. Reyero Editor. Madrid.
- CASWELL, H.
2000 *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*, 2^a Ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- CHAPIN, F. S. I., ZAVALA, E. S., EVINER, V. T., NAYLOR, R. L., VITOUSEK, P. M., REYNOLDS, H. L., HOOPER, D. U., LAVOREL, S., SALA, O. E., MACK, M. C., DÍAZ, S.
2000 Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242.
- COLOMA, L. A.
1995 Ecuadorian frogs of the genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae). University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications 87:1-72.
- COLOMA, L. A., LÖTTTERS, S., SALAS, A. W.
2000 Taxonomy of the *Atelopus ignescens* complex (Anura: Bufonidae): designation of a neotype of *Atelopus ignescens* and recognition of *Atelopus exiguus*. *Herpetologica* 56:303-324.
- CORNUET, J.-M., LUIKART, G.
1996 Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144:2001-2014.
- COWMAN, D. F., MAZANTI, L. E.
2000 Ecotoxicology of "new generation" pesticides to amphibians. En: Sparling, D. W., Linder, G, Bishop, C. A. (eds.), *Ecotoxicology of Amphibians and Reptiles*, pp. 233-268. Society of Environmental Toxicology and Chemistry (SETAC), Pensacola.

- CROUSE, D. T., CROWDER, L. B., CASWELL, H.
1987 A stage-based population model of loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68:1412-1423.
- CRUMP, M. L., HENSLEY, F. R., CLARK, K. L.
1992 Apparent decline of the golden toad: underground or extinct? *Copeia* 1992:413-420.
- DASZAK, P., BERGER, L., CUNNINGHAM, A. A., HYATT, A. D., GREEN, D. E., SPEARE, R.
1999 Emerging infectious diseases and amphibian population declines. *Emerging Infectious Diseases* 5:735-748.
- DAWKINS, R.
1998 *Unweaving the rainbow*. Penguin Books.
- DE KROON, H.; PLAISIER, A.; VAN GROENENDAEL, J.; CASWELL, H.
1986 Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67:1427-1431.
- DE KROON, H., VAN GROENENDAEL, J.; EHRLÉN, J.
2000 Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81:607-618.
- DIAMOND, J.
1986 Overview: Laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. En: Diamond, J., Case, T. J. (eds.), *Community Ecology*, pp. 3-22. Harper and Row, New York.
- DUELLMAN, W. E.
1999 *Patterns of Distribution of Amphibians: A Global Perspective*. Baltimore, Maryland: John Hopkins University Press.
- DUELLMAN, W. E., TRUEB, L.
1986 *Biology of Amphibians*. John Hopkins University Press.
- FELLERS, G. M., DROST, C.A.
1993 Disappearance of the cascades frog (*Rana cascadae*) at the southern end of its range, California, USA. *Biological Conservation* 65:177-181.
- FISHER, R. N., SHAFFER, H. B. T.
1996 The decline of amphibians in California's Great Central Valley. *Conservation Biology* 10(5):1387-1397.
- FROST, D. R.
2002 Amphibian Species of the World: an online reference. V2.21 (15 Julio 2002). Base de datos disponible electrónicamente <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>
- GARDNER, T.
2001 Declining amphibian populations: a global phenomenon in conservation biology. *Animal Biodiversity and Conservation* 24.2(2):25-44.
- GILL, D. E.
1978 The metapopulation ecology of the red-spotted newt, *Notophthalmus viridiscens* (Rafinesque). *Ecological Monographs* 48:145-166.
- GLAW, F., KÖHLER, J.
1998 Amphibian species diversity exceeds that of mammals. *Herpetological review* 29(1):11-12.
- GLOS, J., GRAFE, T. U., RÖDEL, M.-O., LINSENMAIR, K. E.
2003 Geographic variation in pH tolerance of two populations of the european common frog, *Rana temporaria*. *Copeia* 2003:650-656.
- GÓMEZ-MESTRE, I., TEJEDO, M..
2002 Geographic variation in asymmetric competition: a case study with two larval anuran species. *Ecology* 83:2102-2111.
- GÓMEZ-MESTRE, I., TEJEDO, M.
2003 Local adaptation of an anuran amphibian to osmotic stressful environments. *Evolution* 57:1889-1899.
- GROOMBRIDGE, B.
1992 *Global biodiversity. Status of the earth's living resources*. Chapman and Hall.
- HAIRSTON Sr., N. G.
1996 Predation and competition in salamander communities. En: Cody, M. L.; Smallwood, J. A. (eds). *Long-term studies of vertebrate communities*, pp 161-189, Academic Press.
- HAIRSTON, N. G., Sr., R. H. WILEY.
1993 No decline in salamander (Amphibia: Caudata) populations: a twenty-year study in the southern Appalachians. *Brimleyana* 18:59-64.
- HALLIDAY, T. R., TEJEDO, M.
1995 Intrasexual selection and alternative mating behaviour. En: Heatwole, H., Sullivan, B. K. (eds) *Amphibian Biology*, vol 2. pp 419-468. Surrey Beatty & Sons.
- HANKEN, J.
1999 Why are there so many new amphibian species when amphibians are declining? *Trends in Ecology and Evolution* 14:7-8.
- HAVEN WILEY, R. Y HAIRSTON, N. G., Sr.
2002 Trends in numbers of Appalachian salamanders. <http://www.unc.edu/~rhwiley/salamandertrends/>

- HAYES, J. P. AND STEIDL, R. J.
1997 Statistical power analysis and amphibian population trends. *Conservation Biology* 11(1):273-275.
- HEPPELL, S. S., PFISTER, C., DE KROON, H.
2000a Elasticity analysis in population biology: methods and applications. *Ecology* 81(3):605-606.
- HEPPELL, S. S., CASWELL, H., CROWDER, L. B.
2000b Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* 81(3):654-665.
- HERO, J.-M.
2001 Assessing the conservation status of Australian frogs. *Froglog* 48:6.
- HOULAHAN, J. E., FINDLAY, C. S., SCHMIDT, B. R., MEYER, A. H., KUZMIN, S. L.
2000 Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* 404:752-755.
- IUCN
2002a Anfibios de Mesoamérica están desapareciendo. <http://www.iucn.org/places/orma/noticias/13112002.htm>
- IUCN
2002b Casi la mitad de anfibios de Mesoamérica en peligro de extinción. <http://www.iucn.org/places/orma/noticias/20112002.htm>
- JENNINGS, M. R., HAYES, M. P.
1985 Pre-1900 overharvest of California red-legged frogs (*Rana draytonii*): the inducement for bullfrog (*Rana catesbeiana*) introduction. *Herpetologica* 41(1):94-103.
- JOGLAR, R. L., BURROWES, P. A.
1996 Declining amphibian populations in Puerto Rico. En: Powell, R., Henderson, R. W. (eds.) *Contributions to West Indian herpetology: a tribute to Albert Schwartz*, pp. 371-380. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York, USA.
- KAGARISE SHERMAN, C., MORTON, M. L.
1993 Population declines of Yosemite toads in the eastern Sierra Nevada of California. *Journal of Herpetology* 27(2):186-198.
- KIESECKER, J. M., BLAUSTEIN, A. R.
1997 Population differences in responses of red-legged frogs (*Rana aurora*) to introduced bullfrogs. *Ecology* 78:1752-1760.
- LA MARCA, E., LÖTTTERS, S.
1997 Monitoring of declines in Venezuelan *Atelopus* (Amphibia: Anura: Bufonidae). *Herpetologia Bonnensis* 1997:207-213.
- LAUGEN, A. T.; LAURILA, A.; MERILÄ, J.
2002 Maternal and genetic contributions to geographical variation in *Rana temporaria* larval life-history traits. *Biological Journal of the Linnean Society* 76:61-70.
- LAUGEN, A. T.; LAURILA, A.; RÄSÄNEN, K.; MERILÄ, J.
2003 Latitudinal countergradient variation in the common frog (*Rana temporaria*) development rates-evidence for local adaptation. *Journal of Evolutionary Biology* 16:996-1005.
- LAURANCE, W. F., McDONALD, K. R., SPEARE, R.
1996 Epidemic disease and the catastrophic decline of Australian rain forest frogs. *Conservation Biology* 10(2):406-413.
- LEAKEY, R., LEVINS, R.
1997 *La sexta extinción. El futuro de la vida y de la humanidad*. Tusquets Editores [Edición en castellano de la edición en inglés 1995, Sherma B.V.]
- LIPS, K. R.
1998 Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conservation Biology* 12(1):106-117.
- LIPS, K. R.
1999 Mass mortality and population declines of anurans at an upland site in western Panama. *Conservation Biology* 13(1):117-125.
- LOMAN, J.
2003 Growth and development of larval *Rana temporaria*: local variation and countergradient selection. *Journal of Herpetology* 37:595-602.
- LUIKART, G.; ALLENDORF, F. W.; CORNUET, J.-M.; SHERWIN, W. B.
1998 Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks. *Journal of Heredity* 89:238-247.
- MARCO, A., QUILCHANO, C., BLAUSTEIN, A. R.
1999 Sensitivity to nitrate and nitrite in pond-breeding amphibians from the Pacific Northwestern, USA. *Environmental Toxicology and Chemistry* 18:2836-2839.
- MARCO, A., CASH, D., BELDEN, L. K., BLAUSTEIN, A. R.
2001 Sensitivity to urea fertilization in three amphibian species. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 40:406-409.

- MÁRQUEZ, R., LIZANA, M.
2002 Conservación de los anfibios y reptiles de España. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R, Lizana, M. *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*, pp. 345-383. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- MARSH, D. M.
2001 Fluctuations in amphibian populations: a meta-analysis. *Biological Conservation* 101:327-335.
- MARSH, D. M., TRENHAM, P. C.
2001 Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology* 15(1):40-49.
- MAYR, E.
1961 Cause and effect in biology. *Science* 134:1501-1506.
- MEANS, D. B., PALIS, J. G., BAGGETT, M.
1996 Effects of slash pine silviculture on a Florida population of flatwoods salamander. *Conservation Biology* 10(2):426-437.
- MEYER, A. H., SCHMIDT, B. R., GROSSENBACHER, K.
1997 Analysis of three amphibian populations with quarter-century long time-series. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265:523-528.
- MIDDLETON, E. M., HERMAN, J. R., CELARIER, E. A., WILKINSON, J. W., CAREY, C., RUSIN, R. J.
2001 Evaluating ultraviolet radiation exposure with satellite data at sites of amphibian declines in Central and South America. *Conservation Biology* 15(4):914-929.
- MOLUR, S.
2002 South Asian amphibian workshops: executive summary. *Froglog* 52:2-3.
- OLDHAM, R. S. Y SWAN, M. J. S.
1991 Conservation of amphibian populations in Britain. En: Seitz, A. y Loeschke, V. (eds.), *Species conservation: a population biological approach*, pp. 141-157. Birkhauser Verlag, Basel.
- PARDO, L.
1948 *Catálogo de los lagos de España*. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid.
- PECHMANN, J. H. K., SCOTT, D. E., SEMLITSCH, R. D., CALDWELL, J. P., VITT, L. J., GIBBONS, W.
1991 Declining amphibian populations: the problem of separating human impacts from natural fluctuations. *Science* 253:892-895.
- PIERCE, B. A., SIKAND, N.
1985 Intrapopulation variation in acid tolerance of Connecticut wood frogs: genetic and maternal effects. *Can. J. Zool.* 63:1647-1651.
- POUNDS, J. A., CRUMP, M. L.
1994 Amphibian declines and climate disturbance: The case of the golden toad and the harlequin frog. *Conservation Biology* 8(1):72-85.
- POUNDS, J. A., FOGDEN, M. P. L., SAVAGE, J. M., GORMAN, G. C.
1996 Test of null models for amphibian declines on a tropical mountain. *Conservation Biology* 11(6):1307-1322.
- POUNDS, J. A., FOGDEN, M. P. L., CAMPBELL, J.H.
1999 Biological response to climate change on tropical mountain. *Nature* 398:611-615.
- RÄSÄNEN, K., LAURILA, A. MERILÄ, J.
2003a Geographic variation in acid stress tolerance of the moor frog, *Rana arvalis* I. Local adaptation. *Evolution* 57:352-362.
- RÄSÄNEN, K., LAURILA, A. MERILÄ, J.
2003b Geographic variation in acid stress tolerance of the moor frog, *Rana arvalis* II. Adaptive maternal effects. *Evolution* 57:363-371.
- REQUES, R., TEJEDO, M.
1995 Negative phenotypic correlation between length of larval period and metamorphic size in natural populations of natterjack toads (*Bufo calamita*). *Journal of Herpetology* 29:311-314.
- ROMÁN, A., MAYOL, J.
1997 *La recuperación del ferreret, Alytes muletensis*. Documents Tècnics de Conservació, II Epoca num 1. Conselleria de Medi Ambient, Ordenació del Territori i Litoral. Govern Balear, Palma de Mallorca.
- RON, S. R., DUELLMAN, W. E., COLOMA, L. A., BUSTAMANTE, M. R.
2003 Population decline of the jambato toad *Atelopus ignescens* (Anura: Bufonidae) in the Andes of Ecuador. *Journal of Herpetology* 37:116-126.
- ROWE, C. L., FREDÁ, J.
2000 Effects of acidification on amphibians at multiple levels of biological organization. En: Sparling, D.W., Linder, G, Bishop, C.A. (eds.), *Ecotoxicology of Amphibians and Reptiles*, pp. 545-571. Society of Environmental Toxicology and Chemistry (SETAC), Pensacola.

- SALA, O. E., CHAPIN, F. S. I., ARMESTO, J. J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBERSANWALD, E., HUENNEKE, L. F., JACKSON, R. B., KINZIG, A., LEEMANS, R., LODGE, D. M., MOONEY, H. A., OESTERHELD, M., POFF, N. L., SYKES, M. T., WALKER, B. H., WALKER, M., WALL, D. H.
2000 Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770-1774.
- SCHNEIDER, S. H. Y ROOT, T. L.
2001 Synergism of climate change and ecology. En: Levin, S.A. (ed.) *Encyclopedia of Biodiversity*, vol. 1, pp. 709-725. Academic Press.
- SKELLY, D. K.; KIESECKER, J.M.
2001 Venue and outcome in ecological experiments: manipulations of larval anurans. *Oikos* 94 (1): 198-208
- SEMLITSCH, R. D.
1990 Paedomorphosis in *Ambystoma talpoideum*: maintenance of population variation and alternative life-history. *Evolution* 44:1604-1613.
- SEMLITSCH, R. D., SCOTT, D. E., PECHMANN, J. H. K.
1996 Structure and dynamics of an amphibian community. En: Cody, M. L.; Smallwood, J. A. (eds.). *Long-term studies of vertebrate communities*, pp 217-248. Academic Press.
- SEMLITSCH, R. D., BRIDGES, C. M., WELCH, A. M.
2000 Genetic variation and fitness tradeoff in the tolerance of gray treefrog (*Hyla versicolor*) tadpoles to the insecticide carbaryl. *Oecologia* 125:179-185.
- SHAFFER, H. B.; FISHER, R. N.; DAVIDSON, C.
1998 The role of natural history collections in documenting species declines. *Trends in Ecology and Evolution* 13:27-30.
- SHOOP, C. R.
1974 Yearly variation in larval survival of *Ambystoma maculatum*. *Ecology* 55:440-444
- SINSCH, U.
1992 Structure and dynamic of a natterjack toad metapopulation (*Bufo calamita*). *Oecologia* 90:489-499.
- SINSCH, U.
1998 *Biologie und Ökologie der Kreuzkröte*. Laurenti Verlag. Bochum.
- SJÖGREN-GULVE, P.
1994 Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation of the pool frog, *Rana lessonae*. *Ecology* 75:1357-1367.
- SKELLY, D. K., FREIDENBURG, L. KEALOHA.
2000 Effects of beaver on the thermal biology of an amphibian. *Ecological Letters* 3:483-486.
- SPARLING, D. W.
2000 Ecotoxicology of organic contaminants to amphibians. En: Sparling, D. W., Linder, G, Bishop, C.A. (eds.), *Ecotoxicology of Amphibians and Reptiles*, pp. 461-494. Society of Environmental Toxicology and Chemistry (SETAC), Pensacola.
- SPEARE, R., BERGER, L.
2000 Global distribution of chytridiomycosis in amphibians. <http://www.jcu.edu.au/school/phtn/PHTM/frogs/chyglob.htm>
- SMITH, C. K.
1983 Factors controlling tadpole populations of the chorus frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royale, Michigan. *Ecology* 64:501-510.
- STALLARD, R. F.
2001 Possible environmental factors underlying amphibian decline in eastern Puerto Rico: Analysis of U.S. government data archives. *Conservation Biology* 15(4):943-953.
- STORFER, A., SIH, A.
1998 Gene flow and ineffective antipredator behavior in a stream-breeding salamander. *Evolution* 52:558-565.
- STORFER, A., CROSS, J, RUSH, V., CARUSO, J.
1999 Adaptive coloration and gene flow as a constraint to local adaptation in the streamside salamander, *Ambystoma barbouri*. *Evolution* 53:889-898.
- TALAVERA, R. R.
1990 *Evolución de los pelobátidos y pelodítidos (Amphibia, Anura): Morfología y desarrollo del sistema esquelético*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid.
- TEJEDO, M.
1989 *Éxito reproductor y selección sexual en el sapo corredor, Bufo calamita*. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba.
- TEJEDO, M.
1992 Effects of body size and timing of reproduction on reproductive success in female natterjack toads (*Bufo calamita*). *Journal of Zoology*, Lond. 228:545-555.
- TEJEDO, M., REQUES, R.
1994 Plasticity in metamorphic traits of natterjack tadpoles: the interactive effects of density and pond duration. *Oikos* 71:295-304.

- TEJEDO, M., REQUES, R., ESTEBAN, M.
1997 Actual and osteochronological estimated age of natterjack toads (*Bufo calamita*). *Herpetological Journal* 7:81-87.
- VONESH, J. R., DE LA CRUZ, O.
2002 Complex life cycles and density dependence: assessing the contribution of egg mortality to amphibian declines. *Oecologia* 133:325-333.
- WAKE, D. B.
1998 Action on amphibians. *Trends in Ecology and Evolution* 13(10):379-380.
- WALDMANN, B., TOCHER, M.
1998 Behavioral ecology, genetic diversity, and declining amphibian populations. Caro, T. M. *Behavioral ecology and conservation biology*. (15), 394-443. Oxford, Oxford University Press.
- WIENS, J. A.
1989 *The ecology of bird communities, Volume 1 Foundations and patterns*. Cambridge University Press, Cambridge.
- WILBUR, H. M.
1980 Complex life cycles. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11:67-93.
World Resources Institute 1990. *World Resources 1990-91*. Oxford University Press, New York, NY.
- WORLD RESOURCES INSTITUTE
1990 *World Resources 1990-91*. Oxford University Press, New York, NY.
- WRIGHT, A. H., WRIGHT, A. A.
1949 *Handbook of Frogs and Toads of the United States and Canada*. Comstock, Ithaca, New York
- YOUNG, B. E., LIPS, K. R., REASER, J. K., IBÁÑEZ, R., SALAS, A. W., CEDEÑO, J. R., COLOMA, L. A., RON, S., LA MARCA, E., MEYER, J. R., MUÑOZ, A., BOLAÑOS, F., CHAVES, G., ROMO, D.
2001 Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conservation Biology* 15(5):1213-1223.
- YOUNG, B. E. Y LIPS, K. R.
2002 RANA:the research and analysis network for neotropical amphibians. *Froglog* 53:1-3.
- ZUG, G. R., VITT, L. J., CALDWELL, J. P.
2001 *Herpetology. An introductory biology of amphibians and reptiles*. 2ª Ed. Academic Press. San Diego.

Foto: Xabier Rubio

