

Curso: Enfoques, métodos y herramientas para el análisis de la conectividad ecológica

Instructor: Oscar Godínez Gómez

Proyecto final: Efectos de la fragmentación y la conectividad en la diversidad de reptiles en paisajes de la Sierra Madre del Sur, Oaxaca, Mexico

Estudiante: Daniel G. Ramírez Arce

Introducción

El cambio de uso de suelo es una de las principales causas de la pérdida y fragmentación del hábitat, lo que puede conducir a la extinción de especies vulnerables, generando impactos negativos sobre la biodiversidad (Newbold et al. 2015; Newbold et al. 2020). Además, provoca una reducción en la conectividad estructural y funcional del paisaje, lo que afecta el movimiento, la dispersión y el flujo genético entre poblaciones (Correa-Ayram et al. 2016). Los efectos de la fragmentación y el cambio de uso de suelo sobre la diversidad han sido objeto de debate en las últimas décadas: mientras algunos autores reportan efectos negativos (Fletcher et al. 2018), otros señalan que pueden ser positivos (Fahrig et al. 2019). Sin embargo, la magnitud y dirección de dichos efectos dependen generalmente de la historia y características particulares del paisaje, así como de la intensidad de las actividades humanas (Mendenhall et al. 2013).

Por otra parte, cada especie responde de manera distinta al cambio de uso de suelo, la fragmentación y la pérdida de conectividad (Newbold et al. 2020). Esto se debe principalmente a que difieren en sus rasgos funcionales, es decir, en aquellas características que determinan su adecuación y su respuesta frente a cambios ambientales (Violle et al. 2007; Doherty et al. 2020). Así, por ejemplo, algunas especies pueden responder positivamente, llegando incluso a ser más abundantes en los bordes de los parches de hábitat o en usos de suelo de origen antrópico, gracias a una mayor tolerancia a condiciones climáticas extremas o variables (Wimp & Murphy 2021; Veselka et al. 2023). En contraste, otras especies dependen de la presencia de remanentes de hábitat grandes e intactos, donde las condiciones climáticas son más estables (Schneider-Maunoury et al. 2016). En consecuencia, los efectos del cambio de uso de suelo se reflejan no solo en la composición taxonómica de las comunidades, sino también en la de sus rasgos funcionales, afectando de manera conjunta la diversidad taxonómica y funcional.

Algunos grupos taxonómicos, como los reptiles, pueden ser muy susceptibles al cambio de uso del suelo, la fragmentación y la pérdida de conectividad, esto debido a sus requerimientos ecológicos (Cordier et al. 2021). Por ejemplo, los reptiles son altamente sensibles a factores climáticos como la temperatura (Vitt & Caldwell 2014; Wang et al. 2016), y las modificaciones en el uso de suelo pueden generar ambientes que exceden sus tolerancias térmicas (e.g., Veselka et al. 2023). Ciertas especies especialistas, como las arbóreas, requieren grandes parches de vegetación y tienen pocas probabilidades de

sobrevivir en hábitats perturbados como potreros o cultivos (Palmeirim et al. 2021). A su vez, especies con baja capacidad de dispersión son particularmente vulnerables en paisajes donde la conectividad se ha visto reducida, ya que los usos de suelo alterados pueden actuar como barreras para el movimiento (Schutz & Driscoll 2008; Baguette et al. 2012). En este sentido, los reptiles constituyen un grupo clave para evaluar cómo las características del paisaje, incluida la conectividad, influyen en los patrones de diversidad.

La Sierra Madre del Sur (SMS) en México alberga más de 200 especies de reptiles (Ramírez-Arce et al. 2024); sin embargo, el avance del cambio de uso de suelo constituye una amenaza creciente para estos ecosistemas (Mendoza-Ponce et al. 2018). En trabajos previos, se analizaron los patrones de diversidad taxonómica y funcional de reptiles en distintos usos de suelo en dos regiones de la SMS, así como su relación con variables ambientales locales y métricas de fragmentación a diferentes escalas espaciales (Ramírez-Arce & Ochoa-Ochoa, *en revisión*). Dicho estudio mostró una mayor diversidad en parches grandes de bosque y en paisajes con mayor cobertura forestal, aunque a escalas más amplias la fragmentación y heterogeneidad del paisaje resultó ser un predictor positivo e importante (Ramírez-Arce & Ochoa-Ochoa, *en revisión*). No obstante, en ese trabajo no se evaluó la conectividad estructural en estas regiones ni sus posibles efectos sobre la diversidad de reptiles. Por lo tanto, el objetivo de este proyecto fue analizar cómo la fragmentación y la conectividad estructural del paisaje influye en los patrones de diversidad taxonómica y funcional de reptiles en dos regiones de la SMS. Para ello, primero evaluamos el estado general de la conectividad estructural en dichas regiones y, posteriormente, empleamos modelos aditivos generalizados para determinar si existía una relación entre métricas de fragmentación y conectividad, y los patrones de diversidad observados. Nuestra hipótesis es que, debido a la capacidad de dispersión limitada de los reptiles y a su alta sensibilidad a los cambios ambientales (Vitt & Caldwell 2014; Cordier et al. 2021), se observará una mayor diversidad en paisajes menos fragmentados y con mayor conectividad.

Materiales y métodos

Sitio de estudio

La SMS es una región fisiográfica del sur de México (Figura 1), cuya vegetación predominante incluye bosques de coníferas y encinos, selvas tropicales caducifolias y perennifolias, bosques mesófilos de montaña, matorrales xerófitos y pastizales (Espinosa et al. 2016). En esta región, las principales actividades humanas son la agricultura y la ganadería (Espinosa et al. 2016), mientras que la cobertura de áreas naturales protegidas es limitada (González-Ocampo et al. 2014). Los datos para este proyecto se tomaron de dos regiones de aproximadamente 812 km² cada una, separadas por una distancia lineal de ~70 km, ubicadas en el límite centro-sur de la SMS (Figura 1). Estas regiones están conformadas principalmente por selvas tropicales caducifolias y subcaducifolias, bosques de coníferas, selvas tropicales perennifolias y bosques mixtos.

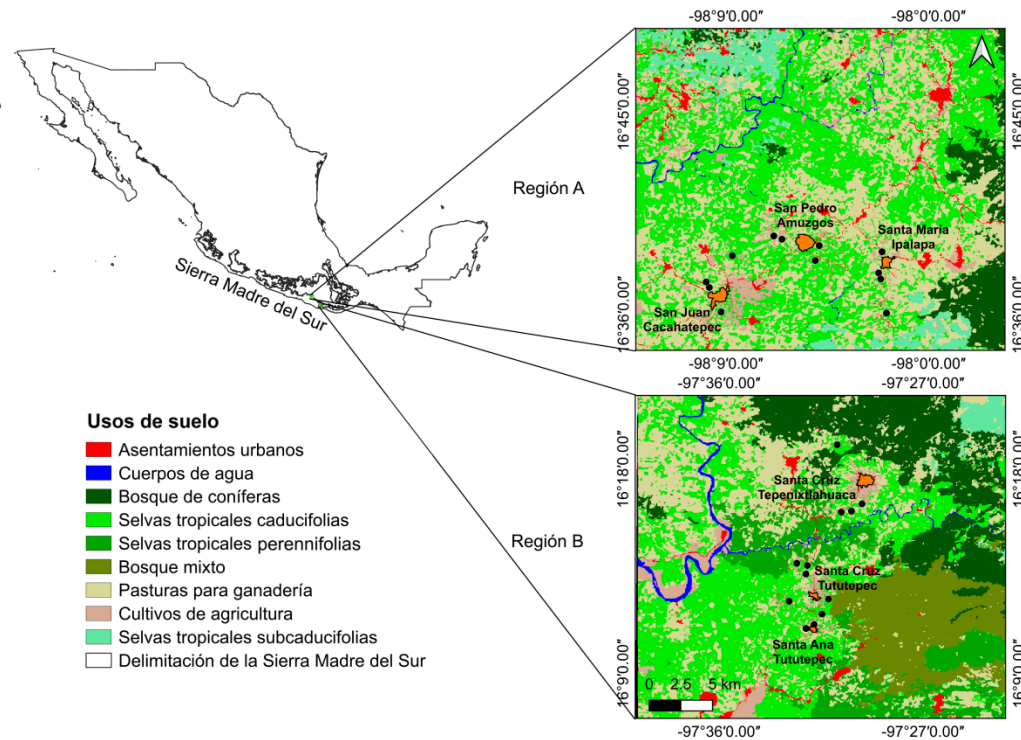


Figura 1. Usos de suelo de las regiones evaluadas en la Sierra Madre del Sur, Oaxaca, México. Los polígonos naranja representan las localidades visitadas, y los puntos negros los sitios donde se realizaron los muestreos con reptiles y en donde se calcularon las métricas de fragmentación y conectividad.

Muestreo de reptiles y medidas de diversidad

En ambas regiones se recolectaron datos de riqueza y abundancia de reptiles de noviembre de 2021 a agosto de 2023 durante ocho salidas de campo de ~32 días realizadas cada dos meses, abarcando tanto la temporada seca como la lluviosa. En cada salida se visitaron seis localidades (i.e., pueblos; Figura 1) y se muestrearon cuatro tipos de uso de suelo en cada localidad: parches grandes de bosque, parches pequeños de bosque, áreas de cultivo (i.e., milpas) y pastizales no naturales (i.e., áreas de pastoreo de ganado), resultando en un total de 24 sitios muestreados. En cada uso de suelo, se realizaron búsquedas intensivas en tres transectos de 50 x 6 m, con una duración de 0.75–1.50 horas por transecto (McDiarmid et al. 2012). Cada reptil capturado fue identificado a nivel de especie, y la abundancia relativa de las especies se calculó como el número de individuos observados por transecto en relación con el número total de reptiles registrados. Los datos de los tres transectos se sumaron para su análisis posterior.

Por otro lado, se compilieron datos de ocho rasgos funcionales relevantes para los requerimientos de nicho, capacidades de dispersión, demandas energéticas y segregación temporal de recursos, los cuales en conjunto se relacionan con la resistencia de cada especie a cambios ambientales (Gómez-Ortiz & Moreno 2017). Específicamente, se compiló información sobre la longitud hocico-cloaca, ancho de la boca, patrón de actividad,

presencia de apéndices, preferencia de microhábitat, tamaño promedio de la nidada, tipo de reproducción y dieta. La información de los rasgos se obtuvo mediante observaciones en campo y se complementó con la revisión de referencias bibliográficas y bases de datos.

Con esta información, se calculó la diversidad taxonómica y funcional con números de Hill de orden q_0 , q_1 y q_2 (Jost 2006; Chao et al. 2019), utilizando el paquete iNEXT.3D (Chao et al. 2021). El orden q puede variar teóricamente de 0 a infinito, pero los valores más utilizados son el orden q_0 , que es insensible a la abundancia de las especies y generalmente representa la riqueza de especies, para la diversidad taxonómica, o el número de grupos funcionales, para la diversidad funcional, y los órdenes q_1 y q_2 , que son sensibles a la abundancia de las especies y representan el número de especies o grupos funcionales comunes y dominantes, respectivamente (Jost 2006; Chao et al. 2019). Para la diversidad funcional, se construyó una matriz de disimilitud funcional con la distancia de Gower, adecuada para rasgos mixtos (Pavoine et al. 2009). Dado que el conjunto de datos incluyó rasgos categóricos, continuos y binarios, que contribuyen de forma desigual a la disimilitud, se aplicó la función *gawdis* (de Bello et al. 2020) para asegurar una contribución equitativa de los rasgos, asignando pesos que minimizan las diferencias en la correlación entre la disimilitud de cada rasgo individual y la disimilitud multirasgo total.

Métricas de fragmentación y conectividad

Se generaron mapas clasificados de uso de suelo para ambas regiones a partir de imágenes satelitales Landsat OLI 8, obtenidas de la plataforma USGS EarthExplorer (<https://earthexplorer.usgs.gov/>) para el año 2022. Con estas imágenes se calculó el Índice Integral de Conectividad (IIC; Pascual-Hortal & Saura, 2006), la contribución de cada nodo a dicho índice (dIIC) y el Área Equivalente de Conectividad (EC; Saura et al. 2011) para ambas regiones, utilizando la función *MK_dPCIIC* del paquete Makurhini (Godínez-Gómez et al. 2025). En este contexto, se tomó como hábitat todas aquellos parches de vegetación natural presentes en ambas regiones. La distancia entre pares de nodos se estableció desde el borde de los mismos, con un umbral máximo de 1000 m, en consideración a la limitada capacidad de dispersión de la mayoría de las especies de reptiles (Vitt & Caldwell 2014; Inman et al. 2022). Esto se realizó con el fin de analizar de forma general el estado de la conectividad estructural de ambas regiones.

Adicionalmente, se generaron buffers de 3000 m de radio alrededor de cada uno de los 24 sitios muestreados y se calcularon cinco métricas de fragmentación con la función *MK_Fragmentation* del paquete Makurhini (Godínez-Gómez et al. 2025): área total del hábitat, densidad de parches, borde total, tamaño promedio de los parches y densidad de malla efectiva (MESH). Asimismo, se empleó la función *MK_dPCIIC* del mismo paquete para calcular la Probabilidad de Conectividad (PC; Saura & Pascual-Hortal 2007) y el EC como medidas complementarias de conectividad (Saura et al. 2011). Estas métricas se utilizaron para evaluar las relaciones entre la diversidad taxonómica y funcional y la fragmentación y conectividad del paisaje.

Análisis estadísticos

Con el fin de analizar las relaciones entre la diversidad taxonómica y funcional, y la fragmentación y conectividad del paisaje, se utilizaron modelos aditivos generalizados (GAMs; Wood 2017), implementados con el paquete mgcv (Wood 2021). Como variables dependientes se utilizaron los ordenes q0, q1 y q2 de la diversidad taxonómica y funcional, y como variables predictoras las cinco métricas de fragmentación (área total del hábitat, densidad de parches, borde total, tamaño promedio de los parches y densidad de malla efectiva), y las dos métricas de conectividad (PC y EC). No obstante, debido a que puede existir colinealidad entre las variables predictoras, se realizó primeramente un análisis del Factor de Inflación de la Varianza (VIF) para seleccionar los predictores menos correlacionados, seleccionando aquellos con valores menores a 10. Esto dejó como variables predictoras solamente la PC, la densidad de parches, MESH, y el borde total. Asimismo, se incorporó el tipo de uso de suelo como covariable en los modelos, lo que permitió controlar sus efectos y estimar de forma más precisa el efecto de las otras variables explicativas. Los modelos fueron diagnosticados con el paquete gratia (Simpson & Singmann 2024). Todos los análisis se realizaron en R 4.4.1 (R Core Team 2024).

Resultados

Ambas regiones conservan más de la mitad de su superficie con parches de vegetación natural, los cuales funcionan como hábitat potencial para las comunidades de reptiles presentes (Tabla 1). De este hábitat, más del 60% se encuentra conectado de acuerdo con el índice ECA (Tabla 1). Sin embargo, al considerar el tamaño total del paisaje, únicamente el 38.22% de la superficie de la región A y el 44.70% de la región B presentan conectividad (Tabla 1). El índice IIC, que incorpora el tamaño del paisaje en su cálculo, muestra por lo tanto que la conectividad es relativamente baja en ambas regiones (Tabla 1). Asimismo, al analizar la contribución relativa de cada parche de hábitat, se observa que la mayor parte proviene de parches muy grandes que forman un continuo en gran parte del paisaje (Figura 2). En contraste, los parches de menor tamaño aportan contribuciones muy reducidas, probablemente debido a su mayor grado de aislamiento (Figura 2).

Tabla 1. Índice Integral de Conectividad (IIC), Área Equivalente de Conectividad (EC), y EC normalizados con respecto al área del paisaje y del hábitat, para las regiones evaluadas en la Sierra Madre del Sur, Oaxaca, México.

Región	Área del paisaje (ha)	Área del hábitat (ha)	IIC	ECA (ha)	ECA	Normalized
					normalizado (% de área del paisaje)	ECA normalizado (% del área del hábitat)
A	82200.53	45053.34	0.1460	31413.79	38.22	69.73

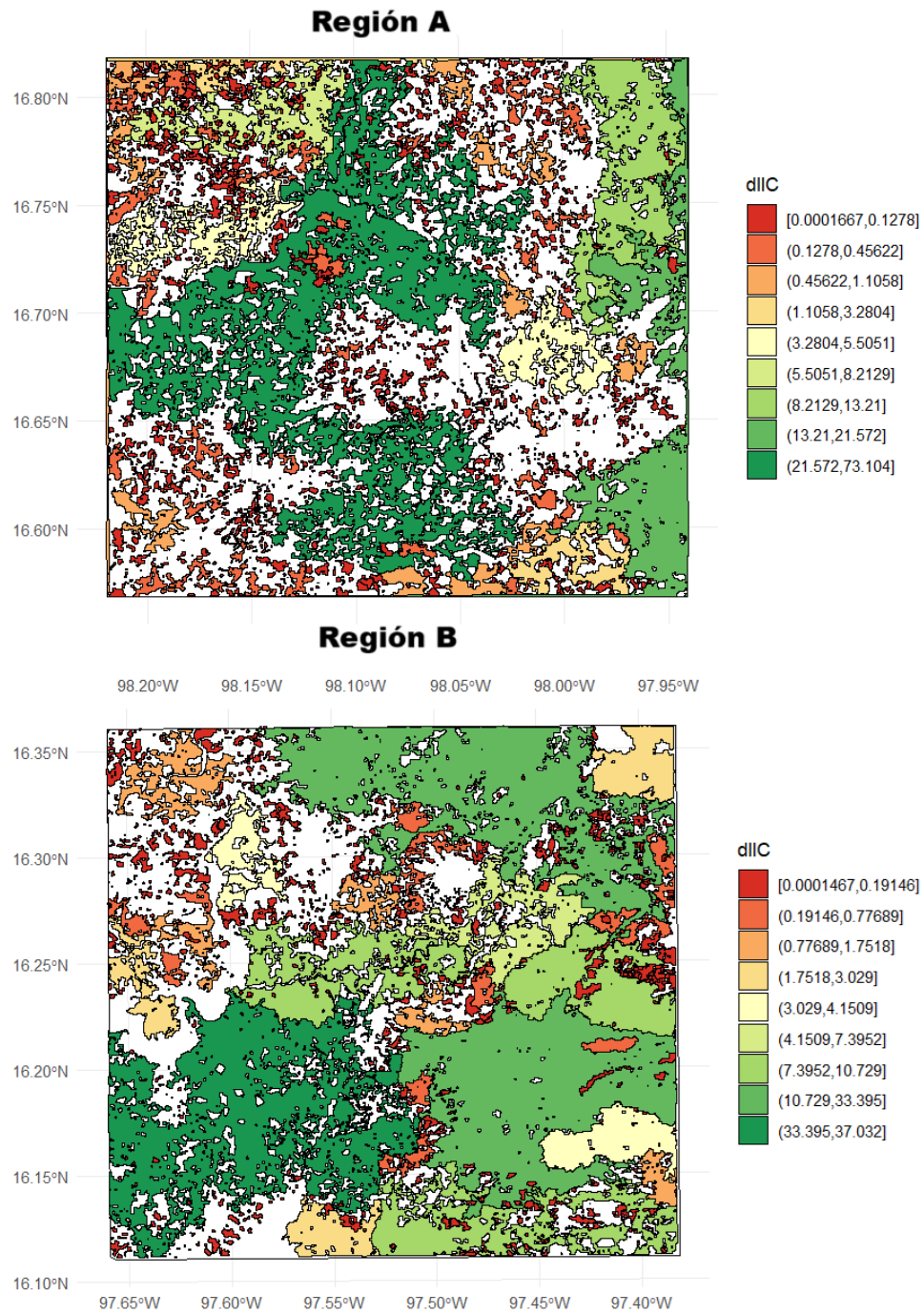


Figura 2. Contribución relativa al Índice Integral de Conectividad (dIIC) de los parches de hábitat presentes en las dos regiones evaluadas de la Sierra Madre del Sur, Oaxaca, México.

Contrario a lo esperado, la diversidad taxonómica de orden q0, que representa la riqueza de especies, disminuyó conforme lo hizo la densidad de parches de hábitat y no mostró una relación significativa con ninguna métrica de conectividad (Tabla 2; Figura 3). Asimismo, las diversidades taxonómicas de órdenes q1 y q2, que representan el número de especies comunes y dominantes, respectivamente, disminuyeron a medida que se redujeron el MESH y la densidad de parches (Tabla 2; Figura 3). En cuanto a la diversidad funcional de orden q0, que refleja el número de grupos funcionales, no se encontró ninguna relación significativa con las variables explicativas (Tabla 2). Sin embargo, las diversidades funcionales de órdenes q1 y q2, que representan el número de grupos funcionales comunes y dominantes, respectivamente, mostraron una relación negativa con el MESH y, en el caso del orden q2, también con la densidad de parches (Tabla 2; Figura 3).

Tabla 2. Modelos aditivos generalizados de las asociaciones entre las métricas de fragmentación y conectividad, y la diversidad taxonómica y funcional de reptiles en las regiones evaluadas de la Sierra Madre del Sur, Oaxaca, México. Se presentan los grados de libertad efectivos (Edf) y los valores de p (P-value). Las relaciones significativas con un valor de $p < 0.05$ se señalan en negrita.

	Diversidad taxonómica q0		Diversidad taxonómica q1		Diversidad taxonómica q2		Diversidad funcional q0		Diversidad funcional q1		Diversidad funcional q2	
Coeficientes paramétricos	Estimado	P-value	Estimado	P-value	Estimado	P-value	Estimado	P-value	Estimado	P-value	Estimado	P-value
Intercepto	2.41	<0.001	4.81	<0.001	3.35	<0.001	7.61	<0.001	3.33	<0.001	2.49	<0.001
Términos suaves	Edf	P-value	Edf	P-value	Edf	P-value	Edf	P-value	Edf	P-value	Edf	P-value
Probabilidad de conectividad												
Densidad de parches	1	0.014	2.662	0.036	2.623	0.047	1	0.146	2.651	0.060	2.721	0.034
MESH	1	0.959	3.064	0.001	3.181	0.001	1	0.454	3.024	0.003	3.139	0.001
Borde total	1	0.284	1	0.880	1.731	0.719	1	0.615	1	0.520	1	0.471

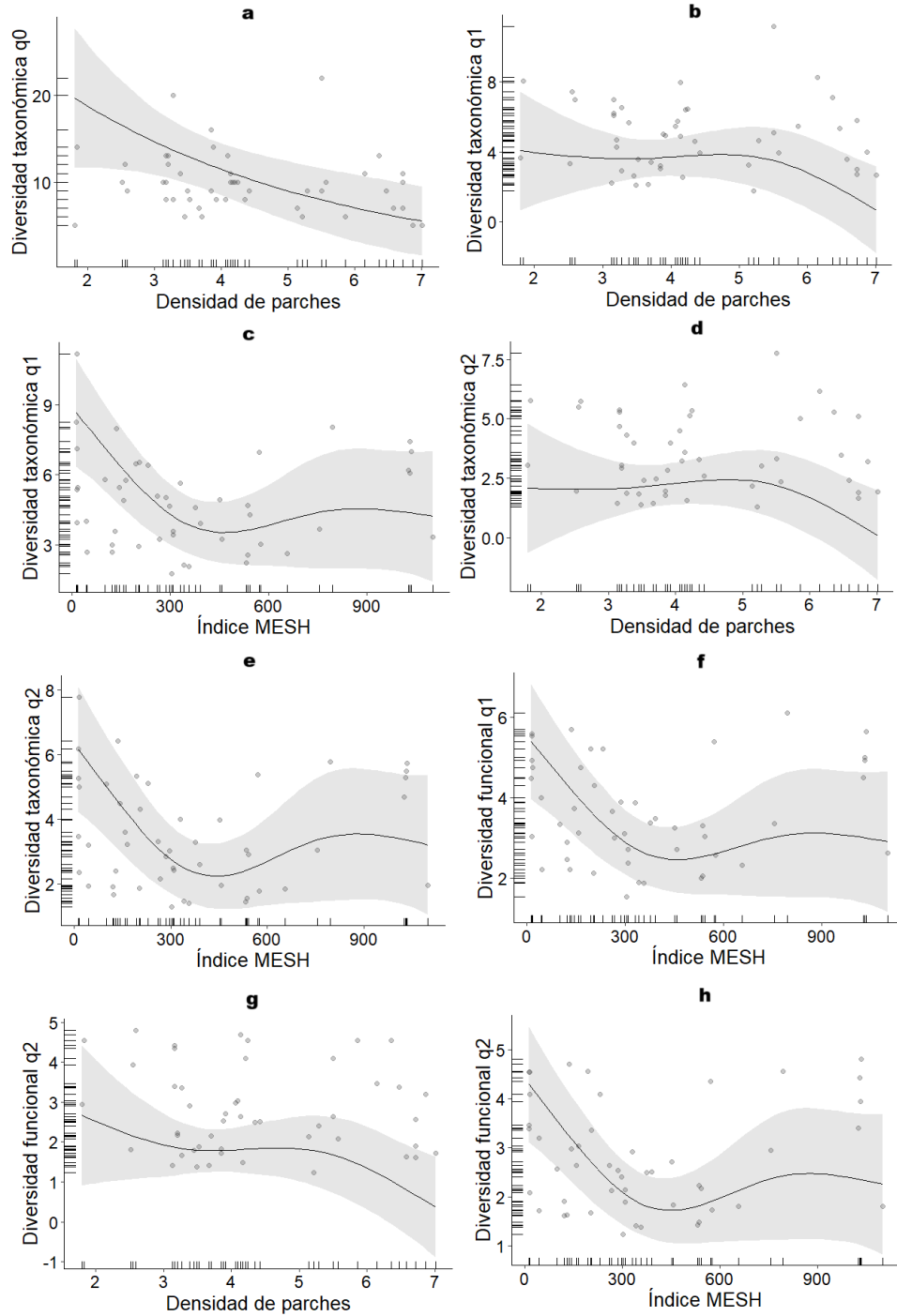


Figura 3. Gráficas de los modelos aditivos generalizados (GAMs) que muestran los efectos parciales de las métricas de fragmentación y conectividad sobre la diversidad taxonómica y funcional de reptiles. El eje y representa el efecto parcial de cada variable. Las áreas sombreadas indican intervalos de confianza al 95%. Solo se presentan las relaciones significativas (ver Tabla 2). **a:** Diversidad taxonómica q0; **b, c:** Diversidad taxonómica q1; **d, e:** Diversidad taxonómica q2; **f:** Diversidad funcional q1; **g, h:** Diversidad funcional q2.

Discusión

Los resultados de este proyecto muestran que las regiones evaluadas presentan un grado relativamente alto de fragmentación y pérdida de conectividad estructural, lo cual ha sido reportado previamente a lo largo de la SMS debido al cambio de uso de suelo (Mendoza-Ponce et al. 2018), y se espera que aumente en el futuro (Ramírez-Arce et al. 2024). No obstante, ambas regiones conservan algunos parches grandes que contribuyen significativamente a la conectividad. Dado que prácticamente no existen áreas naturales protegidas a lo largo de la SMS (González-Ocampo et al. 2014), estos resultados resaltan la importancia de considerar la implementación de estrategias para la conservación de estos parches boscosos, ya sea mediante protección federal o a través de áreas destinadas voluntariamente a la conservación. Esto ha sido recomendado por otros autores que han trabajado con anfibios y reptiles en toda la SMS (Fuentes-de la Rosa et al. 2024; Ramírez-Arce et al. 2024; Fuentes-de la Rosa et al. 2025).

Estos parches de bosque suelen sostener una alta diversidad en comparación con los usos de suelo de origen humano, debido a la variedad de microclimas y microhábitats que permiten la coexistencia de especies funcionalmente distintas, incluidas especies únicas, especializadas y/o en algún grado de peligro de extinción (Bars-Closel et al. 2017; Berriozabal-Islas et al. 2017; Cordier et al. 2021). No obstante, estudios anteriores (Ramírez-Arce & Ochoa-Ochoa, *en revisión*) han mostrado que las diferencias en la diversidad taxonómica y funcional entre los parches boscosos y los usos de suelo de origen humano no son realmente significativas, siendo ligeramente mayores en los parches boscosos. De hecho, se observó que algunas especies únicas o relativamente más abundantes también pueden encontrarse en usos de suelo antrópicos. Esta similitud podría deberse a que los parches de bosque grandes actúan como hábitats fuente, permitiendo la persistencia de especies en usos de suelo antrópicos cercanos (Richter-Boix et al. 2007; Ryberg y Fitzgerald 2016), resaltando nuevamente la importancia de conservar estos parches de manera efectiva.

La diversidad taxonómica y funcional mostraron una relación negativa principalmente con la densidad de parches boscosos y el MESH, lo que podría indicar que la diversidad de reptiles en estos paisajes es mayor en sitios más fragmentados y heterogéneos; por tanto, una mayor variedad de usos de suelo podría sostener tanto especies especialistas como generalistas (p. ej., García-Llamas et al. 2018; García-Llamas et al. 2019; Ramírez-Arce et al. 2022). Esto tiene sentido, dado que algunas especies fueron únicas para cada tipo de uso de suelo (Ramírez-Arce & Ochoa-Ochoa, *en revisión*). Estos resultados coinciden con estudios que sugieren un efecto positivo de la fragmentación sobre la biodiversidad (Fahrig et al. 2019). Además, dado que estos análisis se realizaron a una escala relativamente amplia (i.e., 3000 m), podría indicar que las características del paisaje a distancias considerables de los parches focales influyen en las comunidades locales de reptiles, posiblemente reflejando dinámicas de metacomunidades (Richter-Boix et al. 2007; Ryberg y Fitzgerald 2016). Por otra parte, es importante mencionar que estas relaciones también deberían analizarse a otras escalas espaciales para determinar si se mantienen o cambian, considerando que pueden variar según la escala de análisis (McGarigal et al. 2016). Al considerarse una escala más amplia, por ejemplo, podría observarse alguna relación

positiva con alguna métrica de conectividad, reflejada por la presencia de parches de bosque grandes que contribuyan positivamente a la conectividad en ambas regiones evaluadas.

Conclusiones

En conjunto, los resultados de este proyecto evidencian que, aunque las regiones evaluadas de la SMS presentan un grado relativamente alto de fragmentación y pérdida de conectividad estructural, todavía conservan parches de bosque grandes que contribuyen significativamente a la conectividad y podrían funcionar como hábitats fuente para especies de reptiles, incluso en usos de suelo antrópicos cercanos. Estos parches sostienen una alta diversidad taxonómica y funcional, incluyendo especies únicas, especializadas o en algún grado de peligro de extinción, y su presencia resalta la importancia de implementar estrategias efectivas de conservación, ya sea mediante protección legal o iniciativas voluntarias. Al mismo tiempo, la diversidad de reptiles se relaciona de manera compleja con la estructura del paisaje: sitios más fragmentados y heterogéneos pueden sostener una mayor diversidad taxonómica y funcional, y las características del paisaje a distancias considerables de los parches focales influyen en las comunidades locales, sugiriendo la presencia de dinámicas de metacomunidades. Estos hallazgos sugieren la importancia de evaluar los efectos de la fragmentación y conectividad sobre la biodiversidad para orientar estrategias de manejo y conservación en la SMS.

Referencias

- Baguette, M., Blanchet, S., Legrand, D., Stevens, V. M., & Turlure, C. (2013). Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews*, 88(2), 310–326. <https://doi.org/10.1111/brv.12000>
- Bars-Closel, M., Kohlsdorf, T., Moen, D. S., & Wiens, J. J. (2017). Diversification rates are more strongly related to microhabitat than climate in squamate reptiles (lizards and snakes). *Evolution*, 71(9), 2243–2261. <https://doi.org/10.1111/evo.13305>
- Berriozabal-Islas, C., Badillo-Saldaña, L. M., Ramírez-Bautista, A., & Moreno, C. E. (2017). Effects of habitat disturbance on lizard functional diversity in a tropical dry forest of the Pacific Coast of Mexico. *Tropical Conservation Science*, 10, 194008291770497. <https://doi.org/10.1177/1940082917704972>
- Chao, A., Chiu, C., Villéger, S., Sun, I., Thorn, S., Lin, Y., Chiang, J., & Sherwin, W. B. (2019). An attribute-diversity approach to functional diversity, functional beta diversity, and related (dis)similarity measures. *Ecological Monographs*, 89(2), e01343. <https://doi.org/10.1002/ecm.1343>
- Chao, A., Henderson, P. A., Chiu, C., Moyes, F., Hu, K., Dornelas, M., & Magurran, A. E. (2021). Measuring temporal change in alpha diversity: A framework integrating taxonomic, phylogenetic and functional diversity and the iNEXT.3D standardization. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(10), 1926–1940. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13682>
- Cordier, J. M., Aguilar, R., Lescano, J. N., Leynaud, G. C., Bonino, A., Miloch, D., Loyola, R., & Nori, J. (2021). A global assessment of amphibian and reptile responses to land

- use changes. *Biological Conservation*, 253, 108863. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108863>
- Correa-Ayram, C. A., Mendoza, M. E., Etter, A., & Salicrup, D. R. P. (2016). Anthropogenic impact on habitat connectivity: A multidimensional human footprint index evaluated in a highly biodiverse landscape of Mexico. *Ecological Indicators*, 72, 895–909. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.09.007>
- de Bello, F., Botta-Dukát, Z., Lepš, J., & Fibich, P. (2020). Towards a more balanced combination of multiple traits when computing functional differences between species. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(3), 443–448. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13537>
- Doherty, T. S., Balouch, S., Bell, K., Burns, T. J., Feldman, A., Fist, C., Garvey, T. F., Jessop, T. S., Meiri, S., & Driscoll, D. A. (2020). Reptile responses to anthropogenic habitat modification: A global meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 29(7), 1265–1279. <https://doi.org/10.1111/geb.13091>
- Espinosa, D., Ocegueda-Cruz, S., & Luna-Vega, I. (2016). Introducción al estudio de la biodiversidad de la Sierra Madre del Sur: Una visión general. In I. Luna-Vega, D. Espinosa, & R. Contreras-Medina (Eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre del Sur* (pp. 23–36). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D., Eigenbrod, F., Ford, A., Harrison, S., Jaeger, J. A., Koper, N., Martin, A., Martin, J., Metzger, J. P., Morrison, P., Rhodes, J., Saunders, D., Simberloff, D., Smith, A., ... Watling, J. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation*, 230, 179–186. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.12.026>
- Fletcher, R. J., Didham, R. K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R. M., Rosindell, J., Holt, R. D., Gonzalez, A., Pardini, R., Damschen, E. I., Melo, F. P., Ries, L., Prevedello, J. A., Tscharrntke, T., Laurance, W. F., Lovejoy, T., & Haddad, N. M. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation*, 226, 9–15. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.022>
- Fuentes-de la Rosa, D. L., Aguilar-Cámara, A., Camarena-Hernández, A., & Ochoa-Ochoa, L. M. (2024). Big impacts with small efforts: Spatial prioritization for amphibian conservation in the Sierra Madre del Sur, Mexico. *Animal Conservation*, 1–14. <https://doi.org/10.1111/acv.1299>
- Fuentes-de la Rosa, D. L., Ramírez-Arce, D. G., & Ochoa-Ochoa, L. M. (2025). Conservation priority sites for reptiles in the Sierra Madre del Sur with a perspective for the future. *Revista de Biología Tropical*, 73(1), e60000. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v73i1.60000>
- García-Llamas, P., Calvo, L., De la Cruz, M., & Suárez-Seoane, S. (2018). Landscape heterogeneity as a surrogate of biodiversity in mountain systems: What is the most appropriate spatial analytical unit? *Ecological Indicators*, 85, 285–294. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.10.026>
- García-Llamas, P., Rangel, T. F., & Calvo, L. (2019). Linking species functional traits of terrestrial vertebrates and environmental filters: A case study in temperate mountain systems. *PLOS ONE*, 14(2), e0211760. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211760>
- Godínez-Gómez, O., Correa-Ayram, C., Goicolea, T., & Saura, S. (2025). Makurhini: An R package for comprehensive analysis of landscape fragmentation and connectivity. Preprint. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-6398746/v1>

- Gómez-Ortiz, Y., & Moreno, C. E. (2017). La diversidad funcional en comunidades animales: Una revisión que hace énfasis en los vertebrados. *Animal Biodiversity and Conservation*, 40(2), 165–174.
- González-Ocampo, H. A., Cortés-Calva, P., Íñiguez-Dávalos, L. I., & Ortega-Rubio, A. (2014). Las áreas naturales protegidas de México. *Investigación y Ciencia de la Universidad Autónoma de Aguascalientes*, 60, 7–15.
- Inman, R. D., Esque, T. C., & Nussear, K. E. (2022). Dispersal limitations increase vulnerability under climate change for reptiles and amphibians in the southwestern United States. *The Journal of Wildlife Management*, 87(1), e22317. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22317>
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363–375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- McDiarmid, R. W., Foster, M. S., Guyer, C., Gibbons, J. W. y Chernoff, N. (2012). *Reptile biodiversity: Standard methods for inventory and monitoring*. University of California Press, California.
- McGarigal, K., Wan, H. Y., Zeller, K. A., Timm, B. C., & Cushman, S. A. (2016). Multi-scale habitat selection modeling: A review and outlook. *Landscape Ecology*, 31(6), 1161–1175. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0374-x>
- Mendenhall, C. D., Kappel, C. V., & Ehrlich, P. R. (2013). Countryside biogeography. In *Encyclopedia of Biodiversity* (pp. 347–360). <https://doi.org/10.1016/B978->
- Mendoza-Ponce, A., Corona-Núñez, R., Kraxner, F., Leduc, S., & Patrizio, P. (2018). Identifying effects of land use cover changes and climate change on terrestrial ecosystems and carbon stocks in Mexico. *Global Environmental Change*, 53, 12–23.
- Newbold, T., Bentley, L., Hill, S. L. L., Edgar, M. J., Horton, M., Su, G., Şekercioglu, Ç. H., Collen, B., & Purvis, A. (2020). Global effects of land use on biodiversity differ among functional groups. *Functional Ecology*, 34(3), 684–693. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13500>
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I. A. R., Börger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverría-Londoño, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhusseini, T. I., ... Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45–50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>
- Palmeirim, A. F., Farneda, F. Z., Vieira, M. V., & Peres, C. A. (2021). Forest area predicts all dimensions of small mammal and lizard diversity in Amazonian insular forest fragments. *Landscape Ecology*, 36(12), 3401–3418. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01311-w>
- Pascual-Hortal, L., & Saura, S. (2006). Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: Towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology*, 21(7), 959–967. <https://doi.org/10.1007/s10980-006-0013-z>
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A., Gachet, S., & Daniel, H. (2009). On the challenge of treating various types of variables: Application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, 118(3), 391–402. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16668.x>
- Ramírez-Arce, D. G., Ochoa-Ochoa, L. M., & Lira-Noriega, A. (2022). Effect of landscape composition and configuration on biodiversity at multiple scales: A case study with

- amphibians from Sierra Madre del Sur, Oaxaca, Mexico. *Landscape Ecology*, 37(8), 1973–1986. <https://doi.org/10.1007/s10980-022-01479-9>
- Ramírez-Arce, D. G., Ochoa-Ochoa, L. M., Lira-Noriega, A., & Martorell, C. (2024). Reptile diversity patterns under climate and land use change scenarios in a subtropical montane landscape in Mexico. *Journal of Biogeography*, 52(1), 108–121. <https://doi.org/10.1111/jbi.15017>
- R Core Team. (2024). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>
- Richter-Boix, A., Llorente, G. A., & Montori, A. (2007). Structure and dynamics of an amphibian metacommunity in two regions. *Journal of Animal Ecology*, 76(3), 607–618. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01232.x>
- Ryberg, W. A., & Fitzgerald, L. A. (2016). Landscape composition, not connectivity, determines metacommunity structure across multiple scales. *Ecography*, 39(10), 932–941. <https://doi.org/10.1111/ecog.01321>
- Saura, S., Estreguil, C., Mouton, C., & Rodríguez-Freire, M. (2011). Network analysis to assess landscape connectivity trends: Application to European forests (1990–2000). *Ecological Indicators*, 11(2), 407–416. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.06.011>
- Saura, S., & Pascual-Hortal, L. (2007). A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning*, 83(2–3), 91–103. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2007.03.005>
- Schneider-Maunoury, L., Lefebvre, V., Ewers, R. M., Medina-Rangel, G., Peres, C. A., Somarriba, E., Urbina-Cardona, N., & Pfeifer, M. (2016). Abundance signals of amphibians and reptiles indicate strong edge effects in Neotropical fragmented forest landscapes. *Biological Conservation*, 200, 207–215. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.011>
- Schutz, A. J., & Driscoll, D. A. (2008). Common reptiles unaffected by connectivity or condition in a fragmented farming landscape. *Austral Ecology*, 33(5), 641–652. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01830.x>
- Simpson, G. L., & Singmann, H. (2024). Package gratia (R package version 0.9.2). <https://cran.r-project.org/web/packages/gratia/gratia.pdf>
- Veselka, A. J., Aponte-Gutiérrez, A., Medina-Báez, O. A., & Watling, J. I. (2023). Upper thermal limits predict herpetofaunal responses to forest edge and cover. *Biotropica*, 55(2), 540–550. <https://doi.org/10.1111/btp.13208>
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2014). *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press.
- Wang, Y., Zeng, Z. G., Li, S. R., Bi, J. H., & Du, W. G. (2016). Low precipitation aggravates the impact of extreme high temperatures on lizard reproduction. *Oecologia*, 182(4), 961–971.
- Wimp, G. M., & Murphy, S. M. (2021). Habitat edges alter arthropod community composition. *Landscape Ecology*, 36(10), 2849–2861. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01288-6>
- Wood, S. N. (2017). *Generalized additive models: An introduction with R*. CRC Press.

Wood, S. N. (2021). Package mgcv (R package version 1.8–36).
<https://cran.r-project.org/web/packages/mgcv/mgcv.pdf>